

Alagamento e número de pneumatóforos induzem alterações no padrão de crescimento em palma de óleo

Flooding and number of pneumatophores induce changes in the growth pattern in oil palm

Las inundaciones y el número de neumatóforos inducen cambios en el patrón de crecimiento de la palma aceitera

DOI: 10.55905/oelv22n4-117

Originals received: 03/15/2024

Acceptance for publication: 04/01/2024

Nara Helena Tavares da Ponte

Doutora em Agronomia

Instituição: Universidade do Estado do Amapá

Endereço: Macapá, Amapá, Brasil

E-mail: nara.ponte@ueap.edu.br

Rodolfo Inácio Nunes Santos

Doutor em Agronomia

Instituição: Universidade Federal Rural da Amazônia

Endereço: Belém, Pará, Brasil

E-mail: rodolfoagro85@gmail.com

Roberto Lisboa Cunha

Doutor em Fisiologia Vegetal

Instituição: Embrapa Amazônia Oriental

Endereço: Belém, Pará, Brasil

E-mail: robertolisboacunha@gmail.com

Marcelo Murad Magalhães

Doutor em Ciência dos Alimentos

Instituição: Embrapa Amazônia Oriental

Endereço: Belém, Pará, Brasil

E-mail: marcelo.magalhaes@embrapa.br

Ana Catarina Siqueira Furtado

Mestre em Botânica Tropical

Instituição: Embrapa Amazônia Oriental

Endereço: Belém, Pará, Brasil

E-mail: Catarinafurtadobotanica@gmail.com

Fernanda Ilkiu Borges de Souza

Doutora em Biologia Vegetal e Recursos Naturais

Instituição: Embrapa Amazônia Oriental

Endereço: Belém, Pará, Brasil

E-mail: fernanda.ilkiu@embrapa.br

Hugo Alves Pinheiro

Doutor em fisiologia Vegetal

Instituição: Universidade Federal Rural da Amazônia

Endereço: Belém, Pará, Brasil

E-mail: hugo.pinheiro@ufra.edu.br

RESUMO

O dendezeiro (*Elaeis guineensis* Jacq.) aparentemente tolera o alagamento prolongado e numerosos pneumatóforos são evidentes adaptações morfológicas. O número de pneumatóforos por planta é, no entanto, bastante variável. Assim, levantamos a hipótese de que um maior número de pneumatóforos pode atenuar os efeitos do estresse no sistema radicular crescimento e induzir maior tolerância ao alagamento de longo prazo em mudas de dendê. Para testar esta hipótese nós comparou características morfológicas e fisiológicas em plantas bem irrigadas (controle) e encharcadas com 2-10 e 90-120 pneumatóforos após ca. 77 dias de alagamento. A altura da planta foi semelhante entre controle e plantas encharcadas com 90-120 pneumatóforos, mas foi 21% menor em plantas com 2-10 pneumatóforos do que no controle. O diâmetro do caule e do bulbo e a biomassa foram 16, 20 e 42% maiores em plantas encharcadas do que no controle, independente do número de pneumatóforos. Número semelhante de folhas e folíolos foram observados independentemente do regime de irrigação e número de pneumatóforos, mas a área total do folíolo e a biomassa de folíolos foi maior em plantas com 90-120 pneumatóforos do que em outras plantas. Biomassa do sistema radicular foi notavelmente diminuído em plantas encharcadas; no entanto, tais quedas foram mais expressivas em plantas com 2-10 pneumatóforos. O potencial hídrico foliar, as trocas gasosas foliares e a fluorescência da clorofila não foram afetados por alagamento. Assim, concluímos que o alagamento causa poucas alterações na morfologia aérea das mudas mas afeta notavelmente o desenvolvimento do sistema radicular, principalmente naquelas plantas com menor número de pneumatóforos o as maiores concentrações de açúcares foram encontrados na estipe e bulbo das plantas alagadas com mais pneumatóforos.

Palavras-chave: Dendezeiro, Açúcares, Raíz.**ABSTRACT**

Oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) apparently tolerates long-term waterlogging and numerous pneumatophores are evident morphological adaptation. The number of pneumatophores per plant is, however, quite variable. Thus we hypothesized that a higher number of pneumatophores may attenuate the stress effects on root system growth and induce higher tolerance to long-term waterlogging in oil palm seedlings. To test this hypothesis we compared morphological and physiological traits in well-watered (control)



and waterlogged plants with 2–10 and 90–120 pneumatophores after ca. 77 days of waterlogging. Plant height was similar between control and waterlogged plants with 90–120 pneumatophores, but it was 21% lower in plants with 2–10 pneumatophores than in control. The stem diameter and bulb diameter and biomass were 16, 20 and 42% higher in waterlogged plants than in control, independent of number of pneumatophores. Similar number of leaves and leaflets were observed regardless of watering regime and pneumatophore number, but total leaflet area and leaflet biomass were higher in plants with 90–120 pneumatophores than in other plants. Root system biomass was remarkably decreased in waterlogged plants; however, such decreases were more expressive in plants with 2–10 pneumatophores. Leaf water potential, leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence were unaffected by waterlogging. Thus, we conclude that waterlogging causes few changes in seedlings' above-ground morphology but remarkably affects root system development, mainly in those plants with lower number of pneumatophores. The highest concentrations of sugars were found in the stem and bulb of plants flooded with more pneumatophores.

Keywords: Oil Palm, Sugars, Root.

RESUMEN

La palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) aparentemente tolera inundaciones prolongadas y numerosos neumatóforos son evidentes adaptaciones morfológicas. El número de neumatóforos por planta es, sin embargo, bastante variable. Por lo tanto, se plantea la hipótesis de que un mayor número de neumatóforos puede atenuar los efectos del estrés sobre el sistema de crecimiento de la raíz e inducir mayor tolerancia a inundaciones a largo plazo en plántulas de palma. Para probar esta hipótesis se compararon características morfológicas y fisiológicas en plantas bien irrigadas (control) y empapadas con 2-10 y 90-120 neumatóforos después de aproximadamente 77 días de inundación. La altura de la planta fue similar entre las plantas testigo y las empapadas con 90-120 neumatóforos, pero fue 21% menor en las plantas con 2-10 neumatóforos que en el control. El diámetro del tallo y bulbo y la biomasa fueron 16%, 20% y 42% mayores en plantas remojadas que en el testigo, independientemente del número de neumatóforos. Se observó un número similar de hojas y folíolos independientemente del régimen de riego y el número de neumatóforos, pero el área total de la folíola y la biomasa foliar fue mayor en plantas con 90-120 neumatóforos que en otras plantas. La biomasa del sistema radicular disminuyó notablemente en las plantas empapadas, sin embargo, dichas caídas fueron más expresivas en las plantas con 2-10 neumatóforos. El potencial hídrico foliar, el intercambio gaseoso foliar y la fluorescencia de clorofila no se vieron afectados por las inundaciones. Así, concluimos que las inundaciones causan pocos cambios en la morfología aérea de las plántulas, pero afectan notablemente el desarrollo del sistema radicular, especialmente en aquellas plantas con menos neumatóforos, por lo que las concentraciones más altas de azúcares se encontraron en el tallo y bulbo de las plantas inundadas con más neumatóforos.

Palabras clave: Aceite de Palma, Azúcares, Raíz.

1 INTRODUÇÃO

Hipoxia (níveis sub ótimos de O₂) e anoxia (total indisponibilidade de O₂) são estresses abióticos respectivamente decorrentes do acúmulo temporário e prolongado de água nos macro e microporos do solo (Scremin-dias *et al.*, 2011). Estes estresses afetam o metabolismo do sistema radicular das plantas, levando a uma diminuição da respiração aeróbica e a aumentos da respiração anaeróbica, além do aumento da resistência estomática, a redução da fotossíntese, alterações nas taxas de transpiração, inibição de crescimento, murcha e/ou abscisão de folhas (Parolin, 2009; Parolin; Wittmann, 2010; Pareek *et al.* 2010) e também podendo resultar na morte do tecido (Voesenek E Bailey-serres, 2013).

Na solução do solo, o déficit de O₂ é acompanhado por alterações no metabolismo das raízes (voesenek e Bailey-serres 2013; Bailey-serres e Colmer, 2014). Em especial com a diminuição da respiração aeróbica e indução da fermentação. Seus produtos, por sua vez, provocam alterações nas membranas, levando a descompartimentalização e, por último a morte celular (Drew, 1997).

De acordo com a magnitude dos danos no sistema radicular, uma série de efeitos fisiológicos e morfológicos podem ser observados também na parte aérea (Murugesan e Velayutham, 2017). Assim, plantas sob alagamento podem apresentar reduções nas taxas de assimilação líquida de CO₂ (*A*), condutância estomática ao vapor d'água (*g_s*) e transpiração (*E*); (Oliveira e Gualtieri 2017; Medeiros, 2016), alterações na síntese e partição de carboidratos (Silveira *et al.* 2015; Dixon *et al.* 2006; Henrique *et al.* 2009). e diminuição do crescimento da parte aérea em altura, no número de folhas e redução na massa seca de raízes (Silveira *et al.* 2015, Alves *et al.* 2013; Zanandrea *et al.* 2010).

Algumas plantas submetidas ao alagamento induzem a síntese de amilases nas raízes devido a hipoxia, provocando a conversão de amido em glicose (Bailey-serres e Voesenek, 2008). Além de causar redução na taxa de translocação de carboidratos das folhas para as raízes, diminuindo seu crescimento e suas atividades metabólicas, que passam a demandar menor quantidade de carboidratos, acumulando os fotoassimilados nas folhas (Silveira *et al.* 2015). Dessa forma, plantas sob condições de alagamento

dependem, dentre outros fatores, da sua capacidade de crescimento e distribuição de nutrientes inorgânicos, água e fitormônios para os ramos e outros drenos (Silveira *et al.* 2015).

Maiores teores de carboidratos seguidos por aumentos na taxa de fermentação nas raízes, em função de incrementos na atividade das enzimas álcool desidrogenase e piruvato descarboxilase foram os fatores que conferiram tolerância em três cultivares de *Glycine max* submetidas aos estresse por alagamento em diferentes estágios de desenvolvimento (Fante *et al.* 2010). Em plantas alagadas de *Guazuma ulmifolia*, foi observado que a disponibilidade de amido radicular não foi alterada em relação às plantas não alagadas, o que pode ter ocorrido devido a uma produção satisfatória de fotoassimilados nas folhas os quais foram translocados às raízes (Ribeiro, 2018).

Sob alagamento, plantas de *Elaeis guineensis* Jacq. (Arecaceae) apresentam diminuição acentuada na biomassa do sistema radicular (Lamade *et al.* 1998; Firmansyah, 2017). Apesar disto, modificações morfológicas são induzidas para melhorar a adaptação das plantas ao estresse, através de raízes epígeas que ajudam na captação do O₂ atmosférico (RIVERA- Rivera-Mendes *et al.* 2016). Assim, plantas de dendezeiro submetidas a 21 dias de alagamento apresentaram um número variado de pneumatóforos (14 a 60 por planta) (Firmansyah, 2017). Em três materiais vegetais de palma de óleo submetidos ao alagamento por 60 dias, foi observado o aparecimento de 8 a 79 pneumatóforos por planta juntamente com a formação de aerênquimas radiculares, fazendo com que essas plantas mantivessem inalteradas as médias de A , g_s e E (Rivera - Mendes *et al.* 2016).

A indução de um número variável de pneumatóforos por planta (de 2 a 120) foi também observada em plantas jovens de palma de óleo do híbrido intraespecífico Tenera, submetidas ao alagamento por 77 dias (Ponte *et al.* 2019). Neste estudo, os autores demonstraram os efeitos negativos do estresse no crescimento do sistema radicular, que diminuiu em todas as plantas, porém, sem efeitos no potencial hídrico foliar, trocas gasosas e fluorescência da clorofila. Portanto, os danos ao sistema radicular não devem ter ocasionado problemas expressivos na absorção e transporte de água e nutrientes da raiz para a parte aérea das plantas (Ponte *et al.* 2019). Por outro lado, foi observado que



o alagamento induziu um aumento na massa seca de estipe e bulbo, o que sugere que estes órgãos devam acumular mais carboidratos como estratégia de sobrevivência ao estresse. Esse aumento foi igual para todas as plantas independentemente do número de pneumatóforos.

Assim, o presente estudo testou a hipótese de que o padrão de alocação de biomassa e de carboidratos fundamentais nos tecidos drenos (estipe, bulbo, raízes e pneumatóforos) é influenciado pelo alagamento e pelo número de pneumatóforos observados por planta. Então, plantas de dendezeiro sob irrigação plena à capacidade de campo (tratamento controle) e plantas alagadas com diferentes números de pneumatóforos foram comparadas após 77 dias de alagamento com os objetivos específicos de avaliar possíveis alterações no padrão de partição de carbono e nitrogênio e nas concentrações de carboidratos fundamentais (sacarose, glicose, frutose e amido) nos tecidos drenos assim como avaliar possíveis diferenças anatômicas nas raízes.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CRESCIMENTO

Mudas de *Elaeis Gonstítuid* Jacq., de seis meses de idade, uniformes em altura (~ 30 cm) e número de folhas (~ 10 folhas) foram selecionadas em viveiro (1° 58' 42" S, 48° 36' 50" W, Moju-PA, Brasil) e transportadas para casa de vegetação (Embrapa Amazônia Oriental, Belém-PA, Brasil, 1° 27' 21" S, 48°30'14" W). As mudas foram aclimatadas por 30 dias antes da instalação do experimento, com irrigação diária com 500 mL de água, volume este determinado para repor a água perdida por evapotranspiração e manter o substrato à capacidade de campo.

Para a instalação do experimento foi necessário primeiramente induzir a formação de pneumatóforos nas plantas, o que é decorrente do estresse por alagamento. Então, 150 mudas foram submetidas ao estresse por alagamento (Rivera-mendes *et al.* 2016), induzido por meio da submersão das plantas em água, realizada em vasos de polietileno de 15 L (30 × 30 cm, altura vs. Diâmetro). O volume de água utilizado nos vasos foi

suficiente para manter uma lâmina de 2 cm de água acima da superfície do solo. A água evaporada foi diariamente repostada a fim de preservar a lâmina hídrica e manter as plantas continuamente alagadas. Outras 50 mudas foram mantidas sob irrigação diária à capacidade campo conforme descrito anteriormente. Após 77 dias de cultivo nessas condições, as plantas sob alagamento apresentaram um número bastante variável de pneumatóforos lançados acima da superfície da lâmina de água, enquanto as plantas irrigadas à capacidade de campo não apresentaram pneumatóforos. Foram selecionadas plantas para compor três tratamentos: Controle (C 0P), cujas plantas foram cultivadas sob plena irrigação e por isso não apresentavam pneumatóforos; plantas alagadas de 2 a 10 pneumatóforos (WP 2 – 10P), plantas alagadas contendo 90 a 120 (WP 90 – 120P). Uma vez que as variáveis de resposta (trocas gasosas, crescimento e concentrações de carboidratos) poderiam ser influenciadas pelas variações ambientais ao longo do dia, o experimento foi instalado, em blocos ao acaso, onde cada bloco foi constituído de 10 plantas por tratamento. Assim, cada bloco foi constituído de 10 blocos (repetições) foram instalados. Dessa forma, apenas um bloco foi avaliado por dia. A avaliação dos tratamentos ocorreu entre os dias experimentais 73 e 83, contados a partir da diferenciação dos regimes hídricos (controle e alagamento).

2.2 STATUS HÍDRICO E TROCAS GASOSAS

O potencial hídrico na antemãhã (Ψ_{pd}) foi determinado entre 8 e 10 h por meio de uma bomba tipo Scholander (PMS Instrument Co., Albany, USA) segundo Pinheiro *et al.* (2008). Folíolos medianos da terceira folha a partir do ápice foram utilizados como amostra. Um folíolo por planta, por tratamento, foi avaliado.

As variáveis de trocas gasosas (A , g_s , e E) foram determinadas por meio de um analisador de gases à infravermelho (LI-COR Biosci. Inc., Nebraska, USA), entre 8 e 10 h, sob radiação fotossinteticamente ativa constante de $1.100 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Suresh *et al.*, 2012) e fluxo de CO_2 de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$. A eficiência instant\u00e2nea do uso da \u00e1gua (QUE) foi estimada como raz\u00e3o A / E . As vari\u00e1veis de fluoresc\u00eancia da clorofila a foram determinadas com um aparelho fluorom\u00e9trico (LI-6400-40; LI-COR Biosci. Inc.,

Nebraska, EUA) no mesmo folíolo amostrado para determinação da troca gasosa foliar (Lima *et al.* 2002). Dois folíolos por planta, por tratamento, foram avaliados. Durante as medições de trocas gasosas entre os dias 77 e 83, as médias de T_{air} , RH e VPD foram 33.3 ± 0.9 °C, $60 \pm 2\%$, 2.05 ± 0.21 kPa e $729 \pm 9 \pm 38$ $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$

2.3 TAXAS DE CRESCIMENTO RELATIVO

Foi realizada uma caracterização inicial do lote de plantas antes da aplicação do estresse (Dia 0), a qual consistiu na determinação da altura da planta (AP), do diâmetro do coleto (DC) e do bulbo (DB), da área foliolar total (AFT) e massas secas de folíolos, estipe, bulbo e raízes.

A altura da planta foi determinada com uma régua entre o solo e a folha mais alta, e o DC foi determinado por meio de paquímetro medindo-se a região da base da estipe. Em seguida, as plantas foram separadas em folhas, estipe, bulbo, raízes e pneumatóforos (quando presentes). O DB foi determinado por meio da medição do diâmetro de sua maior seção. Para a determinação da AFT, os folíolos foram destacados e levados a um medidor de área foliar utilizando o software Image J (Schneider *et al.* 2012). As partes das plantas foram acondicionadas em sacos de papel e secas até massa constante em estufa de ventilação forçada de ar a 65 °C para a obtenção de seus pesos secos. Estas mesmas variáveis de crescimento foram determinadas ao final do experimento.

A partir dos dados, as taxas de crescimento relativo (TCR) foram calculadas como $\text{TCR} = (\text{Ln } x - \text{Ln } y) / \Delta t$, em que x e y correspondem ao valor da variável de interesse nos tempos inicial e final e Δt corresponde ao número de dias entre as determinações inicial e final.

2.4 DETERMINAÇÃO DE AÇÚCARES SOLÚVEIS E AMIDO

Amostras (100 mg MS) das diferentes partes da planta foram submetidas a extração etanólica (TRETHERWEY *et al.* 1998) e, após centrifugação a 13.000 g por 10 min a 4 °C, o sobrenadante foi utilizado para as determinações de glicose, frutose e

sacarose. O precipitado foi congelado ($-80\text{ }^{\circ}\text{C}$) para posterior determinação das concentrações de amido.

As concentrações de glicose, frutose e sacarose foram determinadas de acordo com Stitt et al. (1989), com algumas modificações. A mistura de reação ($100\text{ }\mu\text{L}$) continha tampão 100 mM imidazol/ 5 mM MgCl_2 ($\text{pH } 6,9$), 2 mM NAD^+ , 1 mM ATP, 2 U glicose-6-fosfato desidrogenase e $5\text{ }\mu\text{L}$ de extrato etanólico. As determinações de glicose, frutose e sacarose foram respectivamente avaliadas pela adição de 2 U hexocinase, 2 U glicose-6-fosfato isomerase e 2 U invertase. Após a adição de cada enzima, a produção de NADH foi acompanhada a 340 nm utilizando-se um leitor de microplacas (Thermo Scientific™ Multiskan™ GO, Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, EUA).

Para a determinação do amido, os sedimentos congelados obtidos a partir de extrato etanólico foram solubilizados em 1 mL ethanol 100% e fixados por 20 min a $80\text{ }^{\circ}\text{C}$. Após centrifugação (12.000 g , por 5 min a $4\text{ }^{\circ}\text{C}$), o sobrenadante foi descartado e o resíduo solubilizado em 1 mL $0,2\text{ M}$ KOH. Após fixação por 60 min a $90\text{ }^{\circ}\text{C}$, as amostras foram centrifugadas a 12.000 g por 5 min a $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ e os sobrenadantes foram neutralizados com ácido acético (Trethewey *et al.* 1998). Em seguida, uma alíquota do extrato neutralizado ($20\text{ }\mu\text{L}$) foi fixada por 60 min a $55\text{ }^{\circ}\text{C}$ em uma mistura de reação contendo $30\text{ }\mu\text{L}$ citrato de sódio $0,3\text{ M}$ / tampão de cítrico $0,3\text{ M}$ ($\text{pH } 4,6$), $10\text{ }\mu\text{L}$ amiloglicosidase (correspondente a 2 U) e $240\text{ }\mu\text{L}$ de água destilada. Após a hidrólise, o teor de glicose nas amostras foi determinado pela adição 2 U hexocinase e subsequente produção de NADH a 340 nm . A concentração de amido nas amostras foi estimada em equivalentes de glicose.

2.5 CARBONO E NITROGÊNIO TOTAL

As determinações de carbono total (C_T) e nitrogênio total (N_T) nas diferentes partes da planta foi realizada pelo método de combustão seca em analisador elementar CHN (2400 Series II CHNS/O Analyser, PerkinElmer do Brasil, São Paulo, Brasil). As amostras (3 mg MS) foram acondicionadas e seladas em cápsulas de estanho e incineradas à aproximadamente $950\text{ }^{\circ}\text{C}$ por 5 min na presença de O_2 . Após a combustão, toda a matéria orgânica foi convertida em CO_2 , cuja concentração foi detectada por sensor a

infravermelho, relacionando-a automaticamente com a quantidade de carbono elementar existente na amostra, através de estequiometria Carmo e Silva (2012).

2.6 CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA DAS RAÍZES

A caracterização anatômica de raízes foi realizada em plantas dos tratamentos C 0P e plantas alagadas com pneumatóforos e sem pneumatóforos. As raízes coletadas foram cortadas em tamanhos de 10, 5 e 3 cm e imediatamente fixadas em FAA 50% (Formol, Álcool e Ác. Acético) e FNT (Formalina Neutra Tamponada), onde foram mantidas por 7, 5 e 2 dias até troca para álcool etílico 70%, para conservação (Demarco, 2012). Posteriormente, as amostras foram seccionadas no tamanho máximo de 0,5 cm de altura e selecionados aleatoriamente para serem desidratados em bateria alcoólica de 70%-100%, por um período de 1:30 horas, por tratamento. Parte das amostras foram submetidas ao procedimento de ponto crítico para posterior metalização em ouro para observação em microscópio eletrônico de varredura (MEV) (Potiguara *et al.* 2013). As amostras que não passaram por esse estágio de ponto crítico, foram secas ao ar e submetidas diretamente à metalização. As raízes foram seccionadas no plano transversal, de forma que na mesma imagem pudessem ser selecionados 30 pontos uniformemente distribuídos entre 4 tecidos das raízes: aerênquima, endoderme, xilema e floema. As condições de operação para imageamento em elétrons secundários foram: corrente do feixe de elétrons = 90 μ A, voltagem de aceleração constante = 10 kv, distância de trabalho = 15 mm.

2.7 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A ANOVA foi realizada considerando-se os três tratamentos (C 0P, WP 2 – 10P, and WP 90 – 120P) e o delineamento em blocos ao acaso, com 10 blocos no total. As diferenças entre médias de tratamentos para cada variável foram comparadas pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$) utilizando-se o software R (versão 3.4.1; R Core Team 2016).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 TAXAS DE CRESCIMENTO RELATIVO E MASSA SECA DE PNEUMATÓFOROS

A TCR calculada para algumas variáveis relacionadas a morfologia da parte aérea da planta foram influenciadas significativamente pelo alagamento e pelo número de pneumatóforos apresentados pelas plantas. A TCR em altura não diferiu entre plantas controle e alagadas com 90-120 P, enquanto nas plantas com 2-10P esta variável foi reduzida em 46% em relação ao tratamento controle (Tabela 2). A TCR em diâmetro do coleto foi, em média, 33% maior nas plantas alagadas (independente do número de pneumatóforos) que nas plantas controle (Tabela 2). Levando em consideração o diâmetro do bulbo, a TCR nas plantas alagadas com 2-10P e 90-120P aumentaram em 30 e 71% respectivamente em relação às plantas 0P (Tabela 2). A TCR em termos de AFT foi 10 e 15% maior nas plantas alagadas com 90-120P em relação as plantas 0P e 2-10P, respectivamente (Tabela 2).

O alagamento e número de pneumatóforos por planta alterou significativamente a TCR calculada para acúmulo de massa seca nos tecidos drenos das plantas (Tabela 2). A TCR para massa seca de folhas nas plantas alagadas com 90-120P não diferiu das plantas controle (0P), mas foi 29% maior em comparação às plantas alagadas com 2-10P (Tabela 2). A TCR para massa seca de estipe foi 40% maior nas plantas alagadas com 90-120P que nas plantas alagadas com 2-10P (Tabela 2). As plantas alagadas com 90-120P apresentaram um aumento significativo de 29% na TCR de massa seca de bulbo em relação às plantas controle (0P), enquanto nas plantas alagadas com 2-10P esta variável não diferiu dos demais tratamentos (Tabela 2).

Uma redução expressiva na TCR de raízes foi observada nas plantas alagadas independentemente do número de pneumatóforos (Tabela 2). Contudo, em relação ao controle, essas reduções foram de 73% nas plantas alagadas com 2-10P e de 46% nas plantas alagadas com 90-120P, indicando que o número de pneumatóforos por planta influenciou expressivamente nesta variável (Tabela 2).

A massa seca de pneumatóforos foi 67 % maior nas plantas alagadas com 90-120P que nas plantas alagadas com 2-10P (Fig. 1), evidenciando que um maior número de pneumatóforos é correspondente a um maior acúmulo de massa seca nessas estruturas.

3.2 CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA DAS RAÍZES

Nas raízes normais nas condições de capacidade de campo das plantas controle a rizoderme encontra-se presente (Fig. 2A). Tanto exoderme quanto córtex periférico apresentam camadas consideráveis de células e são de fácil delimitação, ambos os tecidos são formados por células de pequeno tamanho, porém às do córtex são moderadamente maiores. O córtex interno é formado inicialmente por 4 a 6 camadas de células de grande tamanho, seguido por uma região de aerênquimas bem desenvolvidos. O feixe vascular apresenta metaxilemas robustos e medula significativa.

Nas raízes alagadas sem pneumatóforos (Fig. 2B), a rizoderme está presente e, de forma semelhante às raízes com pneumatóforos, a distinção entre exoderme e córtex periférico é pouco distinta, além de possuir poucas camadas iniciais de córtex interno. As características do feixe vascular também são semelhantes as das raízes com pneumatóforos.

Semelhantemente nas raízes alagadas com pneumatóforos (Fig. 2C) a rizoderme se encontra aderida à raiz e a exoderme se caracteriza por poucas camadas de células de pequeno diâmetro; o córtex periférico é bastante reduzido, sendo difícil distingui-lo da exoderme, porém o primeiro apresenta células com diâmetro ligeiramente maior; o córtex interno é menor em relação a raiz normal, assim os aerênquimas ocupam uma área maior do corte transversal. O feixe vascular possui menor diâmetro, seus metaxilemas são menos significativos e sua medula reduzida.

3.3 TEORES DE CARBONO (C) E NITROGÊNIO (N)

Os teores de C na estipe e no bulbo não diferiram entre plantas controle e alagadas, independente do número de pneumatóforos (Tabela 3). O teor de carbono nos



pneumatóforos foi sensivelmente maior (3,5%) nas plantas alagadas com 90-120P que nas plantas alagadas com 2-10P (Tabela 3).

O teor de N na estipe das plantas alagadas com 90-120P foi reduzido em 32% em relação às plantas controle, enquanto diferenças significativas entre plantas controle e 2-10P não foram observadas (Tabela 3). Em relação ao bulbo das plantas controle, os teores de N nas plantas alagadas com 2-10P e 90-120P foram reduzidos respectivamente em 19 e 41% (Tabela 3). Nas raízes, o teor de N nas plantas alagadas com 2-10P foi 13% maior que nas plantas controle e 15% maior que nas plantas alagadas com 90-120P (Tabela 3). Nos pneumatóforos, o teor de N foi 10% maior nas plantas alagadas com 2-10P em relação às plantas com 90-120P (Tabela 3).

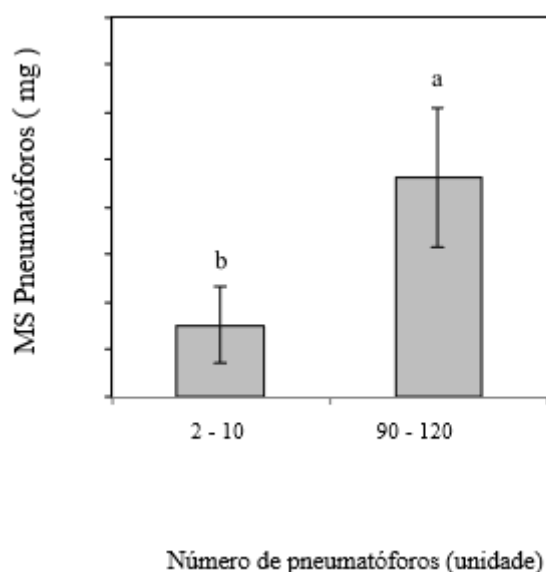
A concentração de sacarose na estipe foi 30% maior nas plantas alagadas com 2-10P que nos demais tratamentos (Tabela 1). Não houve diferença na concentração de sacarose no bulbo e nos pneumatóforos, mas a concentração deste açúcar nas raízes foi, em média, 26% maior nas plantas alagadas (independente do número de pneumatóforos) que nas plantas controle (Tabela 1).

A maior concentração de glicose na estipe foi observada nas plantas alagadas com 90-120P, cuja média foi 30% maior que nas plantas controle e 59% maior que nas plantas alagadas com 2-10P (Tabela 1). A concentração de glicose no bulbo foi similar entre plantas controle e plantas com 2-10P, mas foi 69% maior nas plantas alagadas com 90-120P (Tabela 1). Nas raízes, a concentração de glicose foi reduzida em 55% pelo alagamento, independentemente do número de pneumatóforos por planta (Tabela 1). Não houve diferença na concentração de glicose nos pneumatóforos de plantas alagadas (Tabela 1).

A concentração de frutose não diferiu entre plantas controle e alagadas com 90-120P, porém, a concentração deste açúcar foi 34% superior que nas plantas alagadas com 2-10P (Tabela 1). No bulbo, a média das plantas alagadas com 90-120P foi 37% maior que nas plantas alagadas com 2-10P e 25% maior que as plantas controle (Tabela 1). Não houve diferença na concentração de frutose nas raízes independentemente do regime hídrico e número de pneumatóforos (Tabela 1). O número de pneumatóforos por planta não influenciou a concentração de frutose (Tabela 1).

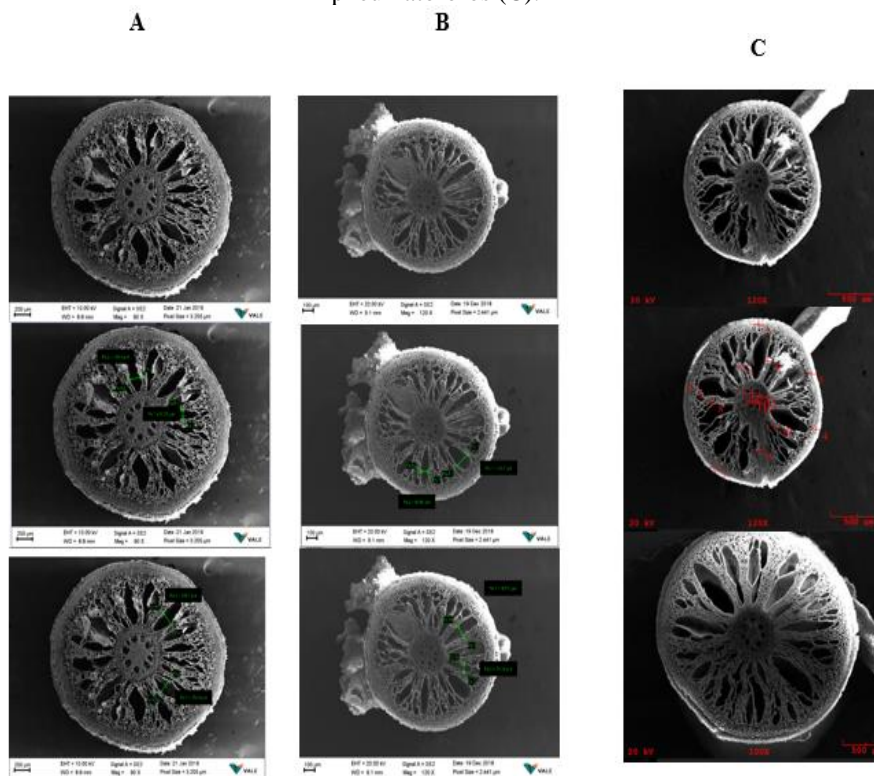
A concentração de amido na estipe foi similar entre plantas controle e alagadas, independentemente do número de pneumatóforos (Tabela 1). Porém, no bulbo, a média do teor de amido nas plantas controle foi 52% maior que nas plantas alagadas com 90-120P e 16% maior que nas plantas alagadas 2-10P (Tabela 1). A média de concentração de amido nas raízes das plantas controle foi 26% maior que nas plantas alagadas com 90-120P e 14% maior que nas alagadas de 2- 10P (Tabela 1). Nos pneumatóforos a concentração de amido foi 52% maior nas plantas de alagadas com 2-10P que nas plantas alagadas com 90-120P (Tabela 1).

Figura 1. Acúmulo de massa seca de pneumatóforos em plantas alagadas de palma de óleo com 2 a 10 ou 90 a 120 pneumatóforos. Os dados são a média \pm DP (n = 10). Diferentes letras minúsculas denotam diferenças significativas entre médias (teste de Tukey, $P \leq 0.05$).



Fonte: autores

Figura 2. Plantas controle (A) plantas alagadas sem pneumatóforos (B) plantas alagadas com pneumatóforos (C).



Fonte: autores

Tabela 1. Concentrações de sacarose, frutose, glicose e amido em diferentes tecidos drenos de plantas de palma de óleo submetidas a dois regimes hídricos (Controle e Alagamento, AL) e com diferentes números de pneumatóforos (zero, P 0; de 2 a 10 pneumatóforos, 2 – 10 P; e de 90 a 120 pneumatóforos, 90 – 120 P) por planta. Os dados são a média \pm DP (n = 10).

Concentrações (μ mol/g MS)	Partes da Planta	Tratamentos					
		Controle (0 P)	AL (2 -10 P)	AL (90 -120 P)			
Sacarose	Estipe	35,40 \pm 10,16	b	53,48 \pm 13,60	a	37,24 \pm 9,58	b
	Bulbo	110,41 \pm 24,27	a	99,67 \pm 20,27	a	85,08 \pm 15,78	a
	Raiz	66,37 \pm 19,45	b	87,98 \pm 8,77	a	90,94 \pm 5,51	a
	Pneumatóforo	nd		96,37 \pm 11,50	a	103,28 \pm 10,86	a
Frutose	Estipe	47,99 \pm 11,86	ab	44,40 \pm 14,45	b	67,75 \pm 16,70	a
	Bulbo	49,82 \pm 10,27	ab	41,70 \pm 15,76	b	66,00 \pm 22,74	a
	Raiz	1,46 \pm 1,14	a	2,72 \pm 0,92	a	3,10 \pm 1,74	a
	Pneumatóforo	nd		1,61 \pm 0,62	a	2,55 \pm 1,14	a
Glicose	Estipe	148,37 \pm 29,10	b	85,94 \pm 6,24	c	210,96 \pm 14,52	a
	Bulbo	57,74 \pm 20,08	b	34,69 \pm 11,09	b	110,95 \pm 36,51	a
	Raiz	70,39 \pm 30,23	a	31,33 \pm 8,08	b	43,44 \pm 9,82	b
	Pneumatóforo	nd		22,55 \pm 4,92	b	33,38 \pm 10,02	a
Amido	Estipe	37,28 \pm 6,67	a	31,01 \pm 5,79	a	38,28 \pm 6,82	a
	Bulbo	25,35 \pm 8,90	a	21,26 \pm 6,85	ab	12,12 \pm 4,68	b
	Raiz	36,96 \pm 5,29	a	31,96 \pm 4,49	ab	27,45 \pm 4,81	b

Pneumatóforo nd $3,29 \pm 0,79$ a $1,59 \pm 0,41$ b

Diferentes letras minúsculas denotam diferenças significativas entre médias para um dado carboidrato comparado na mesma parte da planta (teste de Tukey, $P \leq 0.05$).

Fonte: autores

Tabela 2. Taxas de crescimento relativo em altura, diâmetro do coleto (D Coleto), e do bulbo (D Bulbo), área foliar total (AFT), massa seca de folha (MS Folha), de estipe (MS Estipe), de bulbo (MS Bulbo) e de raiz (MS Raiz) em plantas de palma de óleo em função do regime hídrico (controle e alagamento AL) e com diferentes números de pneumatóforos (zero, P 0; de 2 a 10 pneumatóforos, 2 – 10 P; e de 90 a 120 pneumatóforos, por planta.

TCR		Tratamentos		
		Controle (0 P)	AL (2 -10 P)	AL (90 -120 P)
Altura	cm cm ⁻¹ dia ⁻¹	$0,0065 \pm 0,0005$ a	$0,0034 \pm 0,0004$ b	$0,0058 \pm 0,0005$ a
D. do Coleto	cm cm ⁻¹ dia ⁻¹	$0,0041 \pm 0,0008$ b	$0,0064 \pm 0,0012$ a	$0,0060 \pm 0,0015$ a
D. do Bulbo	cm cm ⁻¹ dia ⁻¹	$0,0045 \pm 0,0010$ c	$0,0064 \pm 0,0005$ b	$0,0157 \pm 0,0010$ a
AFT	m ² m ⁻² dia ⁻¹	$0,0313 \pm 0,0011$ b	$0,0298 \pm 0,0015$ b	$0,0349 \pm 0,0010$ a
MS Folha	mg mg ⁻¹ d ⁻¹	$0,0136 \pm 0,0013$ a	$0,0110 \pm 0,0011$ b	$0,0154 \pm 0,0014$ a
MS Estipe	mg mg ⁻¹ d ⁻¹	$0,0129 \pm 0,0032$ ab	$0,0096 \pm 0,0030$ b	$0,0159 \pm 0,0019$ a
MS Bulbo	mg mg ⁻¹ d ⁻¹	$0,0144 \pm 0,0021$ b	$0,0181 \pm 0,0035$ ab	$0,0203 \pm 0,0023$ a
MS Raiz	mg mg ⁻¹ d ⁻¹	$0,0142 \pm 0,0004$ a	$0,0039 \pm 0,0015$ c	$0,0076 \pm 0,0012$ b

Fonte: autores

Os dados são a média \pm DP (n = 10) Diferentes letras minúsculas denotam diferenças significativas entre médias (teste de Tukey, $P \leq 0.05$).

Tabela 3. Concentrações de carbono e nitrogênio em diferentes tecidos drenos de plantas de palma de óleo submetidas a dois regimes hídricos (Controle e Alagamento, AL) e com diferentes números de pneumatóforos (zero, P0; de 2 a 10 pneumatóforos, P 2-10; e de 90 a 120 pneumatóforos, P 90-120) por planta.

Elemento	Partes da Planta	Tratamentos		
		Controle (0 P)	AL (2 -10 P)	AL (90 -120 P)
Carbono (%)	Estipe	$40,0 \pm 0,6$ a	$40,5 \pm 0,56$ a	$40,4 \pm 0,4$ a
	Bulbo	$39,0 \pm 0,8$ a	$39,6 \pm 0,41$ a	$39,7 \pm 0,6$ a
	Raiz	$40,0 \pm 2,8$ a	$39,7 \pm 0,75$ b	$40,5 \pm 1,0$ ab
	Pneumatóforo	n.d.	$37,7 \pm 4,74$ b	$39,1 \pm 6,3a$
Nitrogênio(%)	Estipe	$2,12 \pm 0,35$ a	$1,86 \pm 0,36$ a	$1,44 \pm 0,31$ b
	Bulbo	$2,55 \pm 0,34$ a	$2,08 \pm 0,40$ b	$1,50 \pm 0,27$ c
	Raiz	$2,38 \pm 0,37$ ab	$2,74 \pm 0,26$ a	$2,32 \pm 0,31$ b
	Pneumatóforo	n.d.	$1,86 \pm 0,11$ a	$1,67 \pm 0,20$ b

Fonte: autores

Os dados são a média \pm DP (n=10). Diferentes letras minúsculas na linha denotam diferenças significativas entre médias dos tratamentos (teste de Tukey, $P \leq 0.05$). n.d. significa não determinado.

Para muitas espécies vegetais, o crescimento da parte aérea e raízes é significativamente reduzido pelo alagamento, principalmente em resposta a uma acentuada morte de raízes, a qual prejudica a absorção e transporte de água e nutrientes (Batista *et al.* 2008). Como exemplo, as reduções nos teores de clorofila total, N orgânico, P e principalmente K nos tecidos foliares e na biomassa de raízes foram observados em plantas alagadas de *Bactris gasipaes* (Carvalho e Ishida, 2002). Uma diminuição da área foliar foi observada em plantas alagadas de *Genipa spruceana* (GONÇALVES *et al.* 2012) e um menor número de folhas foi computado em *Vitex cymosa* em resposta ao alagamento (Ribeiro, 2014).

No presente estudo, os resultados demonstraram que o maior número de pneumatóforos por planta 90-120 P, em resposta ao alagamento exerceu uma influência parcial no padrão de crescimento da parte aérea, atenuando, em partes, os efeitos negativos do estresse no crescimento da planta. Esta inferência é suportada pela maior TCR em altura, diâmetro do bulbo, AFT, MS de folhas e estipe, bem como em C/N apresentada pelas plantas alagadas com maior número de pneumatóforos (90-120P) em relação àquelas com menor frequência dessas estruturas. Portanto, os efeitos negativos do estresse por alagamento no crescimento das plantas de palma de óleo foram atenuados pelo maior número de pneumatóforos por planta, confirmando os resultados prévios que demonstraram o efeito do estresse e número de pneumatóforos por planta no acúmulo de biomassa das partes da planta (Ponte *et al.* 2019).

Os **pneumatóforos** são raízes especializadas com geotropismo negativa que cresce fora da superfície da água. Essas raízes têm estruturas semelhantes aos poros ou lenticelas, cuja função é fornecer ar para as raízes típicas de locais pantanosos e alagados. Espécies *hidrofíticas* como os manguezais possuem pneumatóforos (*Avicennia germinans* e *Laguncularia racemosa*), (*Taxodium distichum*) e (*Nyssa aquatica*). Esse de tipo de raiz se desenvolve em algumas espécies de plantas que crescem em solos saturados com água e fortemente compactados. As raízes epigeais têm muitos poros e tecidos esponjosos, o que facilita as trocas gasosas com a atmosfera circundante. Áreas inundadas são ambientes anaeróbicos; portanto, as plantas devem se adaptar a essas condições



adversas. Nesse caso, os pneumatóforos possuem amplos espaços intercelulares que facilitam a difusão de gases para as raízes submersas (Thomas *et al.* 2018).

Pneumatóforos são estruturas semelhantes às lenticelas presentes nas raízes de algumas espécies vegetais (Henderson, 1990; Yampolski, 1924; Geissler *et al.* 2002). No dendê os pneumatóforos se caracterizam por cortes na rizoderme e na hipoderme que permitem a exposição do tecido cortical ao ar (Jourdan e Rey, 1924).

De acordo com os padrões de crescimento em massa seca de estipe e bulbo encontrados, pode-se sugerir que estes órgãos exerçam função de reserva de carboidratos, como sugerido por Ponte *et al.* (2019). Uma vez que estipe e bulbo das plantas alagadas de palma de óleo com mais pneumatóforos apresentam maiores crescimentos que aquelas com menos pneumatóforos, o que pode indicar um papel indireto dessas estruturas em induzir uma acúmulo de carboidratos na estipe. No bulbo, os tecidos tem constituição maciça, que nas palmeiras encerram o meristema apical, o qual é uma região de intensa atividade respiratória e de grande demanda energética (Carvalho e Ishida, 2002). Esse aumento nos tecidos do bulbo também foi apresentado por plantas alagadas de *Bactris gasipaes* (Carvalho e Ishida, 2002) e, em plantas alagadas de *Lithraea molleoides* foi observado um alongamento na base do caule (Medri *et al.* 2007).

Em geral, a redução no crescimento das raízes é o principal efeito negativo do estresse por alagamento. Isto se deve a menor oxigenação dos tecidos, o que ocasiona um aumento na respiração anaeróbica (Kreuzwieser e Rennenberg, 2014). Além disso, como muitos assimilados que chegam às raízes são consumidos via fermentação, a diminuição expressiva da respiração aeróbica reduz a síntese de ATP necessária ao metabolismo (Bailey-serres e Colmer, 2014). Dessa forma, menor quantidade de energia (ATP) influencia negativamente o crescimento celular, o qual depende de sucessivos ciclos de divisão (Taiz e Zeiger, 2017). No presente estudo, as plantas de palma de óleo submetidas ao alagamento apresentaram reduções na TCR calculada em massa seca de raízes, mas quanto maior a quantidade de pneumatóforos na planta, menos expressivo foi o efeito do estresse no crescimento das raízes. Em razão do maior número de pneumatóforos, pode ter ocorrido uma maior difusão de oxigênio para as raízes, que possivelmente diminuiu a fermentação nas mesmas, aumentando a respiração aeróbica nessa região, aumentando a



síntese ATP para as atividades metabólicas. Assim, a formação dos pneumatóforos em plantas de *E. guineensis* e outras palmeiras alagadas é uma importante adaptação para minimizar os danos causados pela baixa concentração de O₂ (Corley e Tinker, 2015).

Comparativamente, Rivera-Mendes et al. (2016) demonstraram que plantas de palma de óleo apresentaram uma frequência variável de pneumatóforos por planta quando submetidas ao alagamento por 60 dias, mas, os autores não fizeram qualquer inferência sobre a frequência de pneumatóforos por planta e seu efeito em levar a uma maior tolerância ao estresse. Em palmeiras como *Copernicia prunifera* (Arruda e Calbo, 2004) e *Mauritia vinifera* (Calbo et al. 1998) não sofreram com perdas na parte aérea em detrimento do alagamento devido o aumento da porosidade das raízes. O estudo de Jourdan e Rey (1997) descrevem um aerênquima bem desenvolvido nas raízes primárias e secundárias do dendê, podendo ocupar até 70% do volume da raiz. Além dos elementos de vasos, diversas regiões da raiz sofrem lignificação, como a região sub-hipodérmica, a medula, a endoderme e as regiões em seu entorno (Jourdan e Rey, 1997). Na raiz também são encontrados feixes de ráfides de oxalato de cálcio na periferia do córtex, filamentos *endomicorrízicos*, e *pneumatóforos*, em raízes terciárias e quaternárias próximas da superfície principalmente (Jourdan e Rey, 1997).

No experimento desenvolvido por Rivera-Mendes et al. (2016), a formação de pneumatóforos e o volume dos aerênquimas foi dependente do tempo ao qual plântulas de dendê foram submetidas às condições de alagamento, não havendo modificações nas outras estruturas da raiz. Em termos fisiológicos, plantas de palma de óleo submetidas ao alagamento não apresentaram alterações nas trocas gasosas (Rivera-mendes et al. 2016; Ponte et al. 2019) e nem no potencial hídrico e em variáveis fluorescência da clorofila (Ponte et al. 2019). Assim, embora o alagamento tenha induzido um menor crescimento das raízes, pode-se afirmar que o dano causado no sistema radicular não foi suficiente para ocasionar alterações nos status hídrico da planta e nas trocas gasosas (Ponte et al. 2019). Muito embora, comprometer sobremaneira a assimilação de nitrogênio, uma vez que a relação C/N aumentou significativamente, quando maior for quantidade de pneumatóforo. Isto indicar que plantas de palma de óleo podem ajustar seu metabolismo e morfologia (pneumatóforos) para tolerar a deficiência de O₂.

Nossos resultados mostraram que as concentrações de sacarose no bulbo, raízes e pneumatóforos foram maiores em relação a estipe. Isto sugeri uma diferença na força do dreno, de modo que a estipe seria um dreno mais fraco em relação aos demais. Portanto, independente do órgão, os resultados indicam que não houve efeito do alagamento e do número de pneumatóforos por planta nas concentrações de sacarose nesses tecidos. Em plantas de *Guazuma ulmifolia* após 32 dias de estresse foi observado um acúmulo de sacarose duas vezes maior nas folhas (Ribeiro, 2018).

A sacarose distribuída na planta via floema é quebrada enzimaticamente pela invertase (Dennis *et al.* 2000) em glicose e frutose nos tecidos drenos e esses monossacarídeos são usados principalmente para suprir a glicólise, rota metabólica que leva a respiração (aeróbica e fermentação) e a vários processos biossintéticos, inclusive síntese de amido em tecidos não fotossintetizantes (Taiz e Zeiger, 2017). Sob baixa disponibilidade de oxigênio, a fosforilação oxidativa das mitocôndrias é bloqueada e as células sofrem inevitavelmente a fermentação anaeróbica, substituindo, assim, o ciclo de Krebs no cumprimento por demandas celulares de ATP, com um rendimento líquido de 2 ATPs por molécula de glicose. Esta energia, 18 vezes menor que aquela produzida por plantas sob condições ideais de oxigênio, é essencial para manter o metabolismo em nível basal, sendo, por isso, necessárias grandes quantidades de açúcares nos tecidos das raízes, para que possa ser gerado ATP suficiente para manter o funcionamento das células em condições hipóxicas (Vartapetian, 1991; Vartapetian; Jackson, 1997; Irfan *et al.* 2010).

As concentrações de glicose e frutose na estipe foram maiores nas plantas alagadas com mais pneumatóforos que naquelas com menos pneumatóforos. Esse resultado parece ser decorrente de uma rápida metabolização da sacarose que chega nas células da estipe, o que supriria a respiração aeróbica (glicólise) e justificaria a maior TCR da estipe nas plantas alagadas com mais pneumatóforos em relação aos demais tratamentos. Um padrão similar ao da estipe foi também observado no bulbo das plantas alagadas com mais pneumatóforos, ou seja, as concentrações de glicose e frutose foram maiores neste que nos demais tratamentos, indicando maior suprimento de substrato para a glicólise e justificando a tendência de uma maior TCR do bulbo (em base de massa seca) neste tratamento em relação aos demais (Tabela 2).

Nas raízes, a glicose e frutose são utilizadas também na glicólise para a síntese de piruvato, que por sua vez será usado para suprir a respiração mitocondrial (aeróbica) ou fermentação. Nas plantas controle, a respiração aeróbica deve ter alcançado as maiores taxas em relação as plantas alagadas e, por isto, a TCR de raízes foi muito maior nessas plantas que nos demais tratamentos. Por outro lado, nas plantas alagadas, a respiração mitocondrial deve ter sido reduzida em função da hipóxia, favorecendo a fermentação. A fermentação usa glicose como substrato, então, o fornecimento adequado de açúcares (glicose ou frutose) decorrente da quebra da sacarose ou mesmo do amido pode ser um mecanismo importante de sobrevivência em condições de inundação (Peña-fronteras *et al.* 2008). Importante observar que a concentração de amido nas plantas alagadas com menos pneumatóforos foi menor que nas plantas controle e tendeu ser menor que nas plantas alagadas com menos pneumatóforos.

Plantas alagadas com maior número de pneumatóforos (90-120) apresentaram menos amido no bulbo e raízes que nas plantas controle, com uma tendência de diminuição em relação às plantas alagadas com menor número de pneumatóforos (2- 10). Este resultado pode ser decorrente de uma maior atividade respiratória (aeróbica e não aeróbica) nestes órgãos, diminuindo a disponibilidade de glicose para a síntese e acúmulo de amido. Comparativamente, Ye *et al.* (2018) mostraram uma perda no teor de amido em todos os tecidos de plantas de *Arundinella anomala* submetidas ao alagamento. Dados similares foram também observados em plantas de *Pigeonpea* após seis dias sob alagamento (Bansal E Srivastava, 2015). O menor investimento no acúmulo de amido e o favorecimento de vias respiratórias (aeróbica e não aeróbica) parece ser uma estratégia comumente utilizada por espécies tolerantes à inundação (Lobo e Joly, 2000).

Os resultados comprovaram que todas as plantas alagadas apresentaram uma diminuição da massa seca de raiz. Dados semelhantes foram obtidos por Ribeiro (2018) com plantas de *Guazuma ulmifolia* com até 32 dias de submersão. A diminuição na respiração das raízes é uma das primeiras respostas das plantas sob anoxia, na qual decresce a atividade metabólica e, conseqüentemente diminuição na produção de ATP, por unidade de glicose, restringindo o fornecimento de energia para o crescimento das raízes e reduzindo, assim, o crescimento vegetativo (Batista *et al.* 2008). Porém, o teor de



sacarose nas raízes alagadas foi superior em comparação às plantas sob capacidade de campo. O acúmulo de açúcares solúveis nas raízes de plantas sob alagamento tem sido reportado como forma de tolerância a esse estresse (Henrique *et al.* 2010). Recentemente foi verificado em óleo de palma, em condições de alagamento em níveis baixos de potássio(0,2 mM) uma redução na fotossíntese líquida, refletindo um decréscimo na taxa assimilatória líquida e conteúdo de clorofila. Ocorreu também uma redução na concentração de proteínas envolvidas na fotossíntese e desenvolvimento de cloroplastos(Cui *et al.* 2019), Desse modo, mudas de palma de óleo, demandam uma grande quantidade de açúcares para os órgãos drenos com estipe, bulbo e raízes durante o período de estresse por hipoxia, provavelmente por se tratar de uma estratégia metabólica utilizadas pelas plantas alagadas para tolerarem condições de estresse. Demonstrando que o padrão de alocação de biomassa de carboidratos fundamentais nos tecidos drenos (estipe, bulbo, raízes e pneumatóforos) de plantas de palma de óleo sofre influencia do alagamento e pelo número de pneumatóforos.

4 CONCLUSÕES

O padrão de crescimento das plantas de palma de óleo foi negativamente afetado pelo alagamento, sendo que efeitos mais expressivos foram observados nas plantas com menos pneumatóforos, principalmente quanto a TCR em altura e massa seca de folhas e raízes;

As análises de carboidratos indicam que o estresse causou poucas diferenças nas concentrações de sacarose entre plantas alagadas e controle, contudo, as maiores concentrações de glicose e frutose na estipe e bulbo das plantas alagadas com mais pneumatóforos;

Os dados anatômicos das raízes mostram que plantas submetidas ao alagamento tanto com e sem pneumatóforos são menos desenvolvidas, em comparação a plantas controle;

As concentrações de glicose nas raízes das plantas alagadas foi reduzida em relação as plantas controle e não foi influenciada pelo número de pneumatóforos,



contudo, quanto maior o número de pneumatóforos menor a capacidade de armazenamento de amido nas raízes.



REFERÊNCIAS

- ARRUDA, G. M. T.; CALBO, M. E. R. 2004. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular de Carnaúba (*Copernicia prunifera*) (Mill.) H.E. Moore), **Acta botânica brasileira**, 18(2): 219-224.
- ALVES, J. D.; ZANANDREA, I.; DEUNER, S.; GOULART, P. DE F. P.; SOUZA, K. R. D. DE; SANTOS, M. DE O. 2013. Antioxidative responses and morpho-anatomical adaptations to waterlogging in *Sesbania virgata*. **Trees**, Berlin, v. 27: 717-728.
- BANSAL, R.; SRIVASTAVA, J. P. 2015. Effect of Waterlogging on Photosynthetic and Biochemical Parameters in Pigeonpea, **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 62, n. 3: 322–327.
- BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L.A.C.J. 2008. Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity. **Annual Review of Plant Biology**, v.59: 313–339.
- BATISTA, C.U.N. et al. 2008. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botânica Brasileira**, v.22, n.1 : 91-98.
- BAILEY-SERRES, J.; COLMER, T. D. 2014. Plant tolerance of flooding stress – recent advances, **Plant, Cell and Environment**, n. 37: 2211–2215.
- CALBO, M. E. R.; MORAES, J. P. V.; CALBO, A. G. 1998. Crescimento, condutância estomática, fotossíntese e porosidade de buriti sob inundação, **revista brasileira de fisiologia vegetal**, v.10: 51-58.
- CARMO, D. L DO ; SILVA, C.A. 2012. métodos de quantificação de carbono e matéria orgânica em resíduos orgânicos, **revista Brasileira Ciência do Solo**, 36:1211-1220.
- CARVALHO, C.J.R.; ISHIDA, F.Y. 2002. Respostas de pupunheiras (*Bactris gasipaes* Kunth) jovens ao alagamento, **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 9: 1231- 1237.
- CORLEY, R.; TINKER, P. 2015. **Growth, flowering and yield**. In: Corley, R. and P. Tinker (ed.). *The oil palm*. 5th ed. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 2015, 105-119p.
- CUI, J.; DAVANTURE, M.; ZIVY, M., LAMADE, E.; AND TCHERKEZ. 2019. Metabolic responses to potassium availability and waterlogging reshape respiration and carbon use efficiency in oil palm. **New Phytology**, 223: 310-322.
- DERMARCO, D. 2012. Curso: **Técnicas em anatomia vegetal**. Belém, PA: Universidade Federal do Pará: Museu Paraense Emílio Goeldi, apostila, 2012, 34 p.

DENNIS, D. T.; BLAKELEY, S. D.; BUCHANAN, B.; GRUISSEM, JONE, W. 2000. Carbohydrate metabolism in: biochemistry & molecular biology of plants, S, R, **American society of plant physiologists**, 630-675.

DIXON, M. H.; HILL, S. A.; JACKSON, M. B.; RATCLIFFE, R. G.; SWEETLOVE, L. J. 2006. Physiological and metabolic adaptations of *Potamogeton pectinatus* L. tubers support rapid elongation of stem tissue in the absence of oxygen. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 47, n. 1: 128-140.

FANTE, C. A.; ALVES, J. D.; GOULART, P.F. P.; DEUNER, S.; SILVEIRA, N. M. 2010. Respostas fisiológicas em cultivares de soja submetidas ao alagamento em diferentes estádios (1), **Bragantia**, vol. 69, núm. 2, 253-261.

POTIGUARA, R. C. V.; SILVA, R. J. F.; KIKUCHI, T. Y. S.; LUCAS, F. C. A.; MACEDO, E. G. 2013. (Org.). **Estruturas vegetais em microscopia eletrônica de varredura**. Belém, PA: Museu Paraense Emilio Goeldi: Universidade do Estado do Pará, 2013, 116 .

SCHNEIDER, C.A., RASBAND, W.S., ELICEIRI, K.W. 2018. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nat. Methods** 9, 671–675.

THOMAS, E. H., WEBER W. M. *ET AL.* 2018. **Pneumatophores: Estrutura e crescimento de árvores**. Disponível em: [Pneumóforos: características, tipos e função - Maestrovirtuale.com](https://maestrovirtuale.com) acessado em 16/05/2023.

FIRMANSYAH, E. 2017. Growth and morphology of palm oil (*Elaeis guinensis* Jacq.) root under different waterlogging salinity. **Agroista j. Agroteknologia**, 1:181-191.

OLIVEIRA, P. L. DE. 2017. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal** [recurso eletrônico]/Lincoln Taiz ...[et al.],[tradução:Alexandra Antunes Mastroberti... et al.]; revisão técnica;– 6 .ed.-Porto alegre: Artmed.

GEISSLER, N.; SCHNETTER, R.; SCHNETTER, M.-L. 2002. The pneumathodes of *Laguncularia racemosa*: Little known rootlets of surprising structure, and notes on a new fluorescent dye for lipophilic substances. **Plant Biology**, v. 4, 06: 729-739.

GONÇALVES, J. F. C.; MELO, E. G. F.; SILVA, C. E. M. DA.; FERREIRA, M.J.; JUSTINO, G. C. 2012. Estratégias no uso da energia luminosa por plantas jovens de *Genipa spruceana* Steyererm submetidas ao alagamento, **Acta Botanica Brasilica**,v. 26(2): 391-398.

HENRIQUE, P. C.; ALVES, N J. D.; GOULART, P. F. P.; DEUNER, S.; NEIDIQUELE, M. S.; ZANANDREA, I.; CASTRO, E.M. DE. 2010. Physiological and anatomical characteristics of *Sibipiruna* plants under hipoxia, **Ciência Rural**, Santa Maria.

HENDERSON, A. 1990. Arecaceae. Part I. Introduction and the Iriarteinae. **Flora Neotropica**, 1-100.

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

JOURDAN, C.; REY, H. 1997. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system, **Plant and soil**, v. 189, n. 1:33-48.

KREUZWIESER, J.; RENNENBERG, H. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress, **Plant cell environ**, v.37: 2245-2259, 2014.

LAMADE, E., SETIYO, E., PURBA, A., et al. **Gas exchange and carbon allocation of oil palm seedlings submitted to water logging in interaction with N fertilizer application**. In: Jatmika, A. (Ed.), Proc. Int. Oil Palm Conf. Commodity of the Past, Today and the Future. Indonesian Oil Palm Research Institute, Medan, 573-584, 1998.

LOBO, P. C.; JOLY, C. A. 2000. **Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil**. In: Matas ciliares: conservação e recuperação. Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F. (Eds.). São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo: Fapesp. 143-157.

MEDRI, M. E.; FERREIRA, A. C.; KOLB, R. M., BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; DAVANSO-FABRO, V. M.; MEDRI, C. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) (Vell.) (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento, **Acta Science. Biology**. Sci. Maringá, v. 29, n. 1: 15-22, 2007.

MEDEIROS, W. J. F. de. 2016. **Respostas e adaptações de plantas jovens de coqueiro-anão-verde à salinidade do solo e encharcamento**.: Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Departamento de Ciências do Solo, Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Solos e Nutrição de Plantas, Fortaleza-CE, 2016, 90 p.

OLIVEIRA, A. K. M, GUALTIERI, S. C. J.. Trocas gasosas e grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *Tabebuia aurea* (paratudo) submetidas a alagamento, **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 27, 1: 181-191, 2017.

PAROLIN, P. Submerged in darkness: adaptation to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. **Annals of Botany**, Oxford, v. 103, n. 2: 359-376, 2009.

PAROLIN, P.; WITTMANN, F. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. **AoB Plants**, Oxford, 1-19, 2010.

PAREEK, A. ET AL. 2010. (Eds.). Abiotic stress adaptation in plants: physiological, molecular and genomic foundation. Dordrecht: **Springer**, 526.

PEÑA-FRONTERRAS, J.T.; VILLALOBOS, M.C.; BALTAZAR, A.M.; MERCA, F.E.; ISMAIL, A. M.; JOHNSON, D.E. 2008. Adaptation to flooding in upland and lowland ecotypes of *Cyperus rotundus*, a troublesome sedge weed of rice: tuber morphology and carbohydrate metabolism. **Annals of Botany**, v.103: 95-302.

PONTE, N. H. T. DA.; SANTOS, R. I. N.; LOPES FILHO, W.R. L.; CUNHA, R. L.; MAGALHÃES, M. M.; PINHEIRO, H. A. 2019. Morphological assessments evidence that higher number of pneumatophores improves tolerance to long-term waterlogging in oil palm (*Elaeis guineensis*) seedlings, **Flora**, v. 250: 52-58.

RIVERA-MENDES, Y. D. R.; CUENCA, J. C.; ROMERO, H. M. 2016. Physiological responses of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under different water soil conditions. **Agronomia Colombiana**, 34(2):163-171.

R, CORE TEAM, R: 2016. **A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Áustria.

RIBEIRO, A. C. M. 2014. **Efeito do alagamento e da luminosidade em plantas de *Vitex cymosa*: respostas fisiológicas, bioquímicas e morfoanatômicas**, Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade de Brasília, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, Brasília, 2014.

RIBEIRO, I. R. 2018. **Os efeitos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos causados pelo alagamento de plantas jovens de *Guazuma ulmifolia* Lam. oriundas da Amazônia e do Cerrado**. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, 2018, 95 f.

SEUBERT, E. 1998. Root anatomy of palms IV. Arecoideae, part 1, general remarks and descriptions on the roots. **Feddes Repertorium**, v. 109, n. 1-2: 89-127.

SCREMIN-DIAS, E.; LORENZ-LEMKE, A. P.; OLIVEIRA, A. K. M. 2011. The floristic heterogeneity of the Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 71, n. 1: 275-282.

SILVEIRA, N. M.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; DOUSSEAU, S.; HENRIQUE, P. C. 2015. Crescimento e Partição de carboidratos em plantas de *sebastiania membranifolia* submetidas ao alagamento, **Cerne**, v. 21, n. 1: 67-74.

TRETHEWEY ET AL. 1998. Combined expression of glucokinase and invertase in potato tubers leads to a dramatic reduction in starch accumulation and a stimulation of glycolysis. **The Plant Journal**, v. 15, n. 1: 109-118.

VARTAPETIAN, B. B. 1991. **Flood-sensitive plants under primary and secondary anoxia: ultrastructural and metabolic responses.** In: Jackson, M. B.; Davis, D. D.; Lambers, H. (Ed.). *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry.* The Hague: SPB Academic, 1991. 201 – 216p.

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

VOESENEK L. A. C. J.; BAILEY-SERRES J. 2013. Flooding tolerance: O₂ sensing and survival strategies. *Curr Opin Plant Biology*, 16(5):647–653.

YAMPOLSKY, C. 1924. The pneumathodes on the roots of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). **American Journal of Botany**, 502-512.

YE, X.Q.; MENG, J. L.; ZENG, B.; WU, M. 2018. Improved flooding tolerance and carbohydrate status of flood-tolerant plant *Arundinella anomala* at lower water temperature. **Plos one**, Portugal.

ZANANDREA, I.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; HENRIQUE, P. DE C.; SILVEIRA, N. M. 2010. Tolerance of *Sesbania virgata* plants to flooding. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 57: 661-669.