



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MONTES CLAROS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA GERAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS



LUCINÉLIA VIEIRA SILVA

**AVALIAÇÃO DO CONTEÚDO DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM
RAÍZES ESPESSADAS DE *Gomphrena agrestis* Mart. CRESCENDO EM ÁREA
DE CAMPO RUPESTRE**

Montes Claros, Minas Gerais
2015

Lucinéia Vieira Silva

AVALIAÇÃO DO CONTEÚDO DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM
RAÍZES ESPESSADAS DE *Gomphrena agrensis* Mart. CRESCENDO EM ÁREA DE
CAMPO RUPESTRE

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação *Stricto sensu* em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros como requisito necessário para a conclusão do curso de Mestrado em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Biologia e Conservação

Orientador: Professor Dr. Geraldo Aclecio Melo

Montes Claros, Minas Gerais
2015

LUCINELIA VIEIRA SILVA

**AVALIAÇÃO DO CONTEÚDO DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM
RAÍZES ESPESSADAS DE *Gomphrena agrestis* Mart. CRESCENDO EM ÁREA
DE CAMPO RUPESTRE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação *Stricto sensu* em Ciências
Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros como requisito necessário para a
conclusão do curso de Mestrado em Ciências Biológicas.

Professor Dr. Geraldo Aclécio Melo – Orientador

Dr. Dario Alves Oliveira

Dra. Maria Olívia Mercadante Simões

Data da aprovação ____/____/2015

Montes Claros - Minas Gerais

Dedico aos meus pais.

AGRADECIMENTOS

A Deus, razão da minha existência, porto seguro.

Ao meu pai Armendes, que hoje vive em meu coração, por ser exemplo de dedicação e caráter, por ter me educado, me amado e por sempre acreditar que eu era capaz.

À minha mãe guerreira, pelo amor incondicional, por me sustentar em todos os momentos e sempre ter uma palavra sábia, por não me deixar desistir dos meus sonhos.

À minha irmã Luciana por todos os conselhos e apoio.

À minha "vovó" Lica por tanto amor e por ser meu exemplo de vida.

A todos os meus amigos, especialmente a Ariadna, Larissa, Pricylla e Ben, por estarem sempre comigo e partilharem alegrias e decepções, sem vocês minha caminhada seria mais difícil. Agnaldo pelo auxílio nas coletas, elas foram mais divertidas com você ao meu lado.

Ao meu professor de inglês e amigo Matthew pelo incentivo, exemplo de ser humano guerreiro.

Ao professor Dr. Geraldo Aclécio, por me orientar durante o mestrado e por ser um exemplo de profissional, agradeço por todos os conselhos e ensinamentos.

Aos colegas do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica de Plantas da Universidade Estadual de Montes Claros, em especial Maíra e Sandro, pela companhia e auxílio.

Aos colegas de mestrado, pelas dicas e por todos os momentos em que estivemos juntos.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros, pela oportunidade.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais, pela bolsa concedida.

A todos, que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

SILVA, Lucinéia Vieira, Msc, Universidade Estadual de Montes Claros, agosto de 2015, AVALIAÇÃO DO CONTEÚDO DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM RAÍZES ESPESSADAS DE *Gomphrena agrestis* Mart. CRESCENDO EM ÁREA DE CAMPO RUPESTRE. Orientador: Dr. Geraldo Aclécio Melo.

RESUMO

Áreas de Campo Rupestre apresentam uma variação sazonal da disponibilidade hídrica bem definida o que faz com que a vegetação desses locais apresentem adaptações de forma a sobreviver a essas variações. *Gomphrena agrestis* Mart. é uma espécie de Campo Rupestre com estrutura subterrânea espessada, característica essa que pode ser um forte indicativo da relação do acúmulo de solutos nesse órgão com um mecanismo de tolerância à seca. Nesse sentido o objetivo do presente estudo é verificar se alterações quantitativas no conteúdo de carboidratos não estruturais em estruturas subterrâneas de *Gomphrena agrestis* estão relacionadas às condições hídricas do ambiente. O estudo foi conduzido com plantas de *G. agrestis* oriundas da Área de Preservação Ambiental “Conjunto Paisagístico da Serra Resplandecente” do município de Itacambira-MG (16°59'47”S, 43°20'01”W). Dados de temperatura média e precipitação média foram obtidos mensalmente. Durante coletas quinzenais, 15 indivíduos da espécie foram selecionados aleatoriamente dentro da área de estudo e por observação direta foi anotado a presença das fenofases: brotação, floração, frutificação e senescência. Amostras de solo foram coletadas para obtenção do teor de umidade. Amostras de 200mg da parte subterrânea, de cada indivíduo, foram utilizadas para a extração de carboidratos solúveis sendo estes extratos utilizados para a realização de análises quantitativas de açúcares solúveis totais, glicose e frutose total por métodos colorimétricos específicos. O potencial osmótico da estrutura subterrânea e o conteúdo relativo de água CRA (%) também foram determinados. Os dados foram analisados utilizando o *software* R_[2:14] (R Development Core team, 2011). Foram construídos modelos lineares generalizados, GLM's, com distribuição de dados normal, entre as variáveis ambientais, bioquímicas e indicadoras do status hídrico da planta. A comparação entre os valores obtidos na determinação de açúcar total, frutose total, glicose, umidade relativa do solo, potencial osmótico e conteúdo relativo de água durante as coletas foi feita através do intervalo de confiança ao nível de 95% de significância. A espécie *G.agrestis* está inserida em uma região de sazonalidade bem marcada. As variações nos conteúdos dos carboidratos analisados foram pouco perceptíveis, desta forma não foi possível afirmar que há uma relação direta entre os mesmos e estratégias da planta, como o ajustamento osmótico. Essas variações podem estar relacionadas aos momentos fenológicos da planta, demanda energética e taxa de atividade fotossintética no decorrer do período estudado. Pelos dados fenológicos ficou claro que o escape da condição de restrição hídrica faz parte das estratégias de *G. agrestis* para sobreviver em áreas de Campos Rupestres.

Palavras-chave: estresse hídrico, osmorreguladores, carboidratos.

SILVA, Lucinéia Vieira, Msc., Universidade Estadual de Montes Claros, maio de 2015, AVALIAÇÃO DO CONTEÚDO DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS EM RAÍZES ESPESSADAS DE *Gomphrena agrestis* Mart. CRESCENDO EM ÁREA DE CAMPO RUPESTRE. Orientador: Dr. Geraldo Aclécio Melo.

ABSTRACT

Rock Field areas have a well-defined seasonal variation of water availability which makes the vegetation of these places present adaptations in order to survive through those variations. *Gomphrena agrestis* Mart. is a rock field species with thickened underground structure, a characteristic that can be a strong indicator of the correlation between the solute accumulation in this organ and a mechanism for drought tolerance. Therefore the aim of this study is to check whether quantitative changes in the content of nonstructural carbohydrates in underground structures of *Gomphrena agrestis* are related to water environmental conditions. The study was conducted with *G. agrestis* plants originated from the Environmental Preservation Area "Conjunto Paisagístico Serra Resplandecente" in the city of Itacambira-MG (16 ° 59'47 "S, 43 ° 20'01" W). Rainfall average and temperature data were obtained monthly. During fortnightly expeditions, 15 individuals of the species were randomly selected within the study area and by direct observation was noted the presence of phenophases: budding, flowering, fruiting and senescence. Soil samples were collected to obtain the moisture content. Samples of 200 mg of the underground part of each individual were used for the extraction of soluble carbohydrates and these extracts used to perform quantitative analysis of total soluble sugars, glucose and fructose by specific colorimetric methods. The osmotic potential of underground structures and relative water content (RWC) (%) were determined. Data were analyzed using the R [2:14] software (R Development Core Team, 2011). Generalized linear models, GLM's were built with normal distribution using environmental and biochemical indicators of water status in the plant as variables. The comparison between the values obtained in the determination of total sugar, fructose, glucose, soil humidity, osmotic potential and relative water content during the collections was made by the confidence interval at 95% significance level. The *G.agrestis* species is inserted into a well-marked seasonality region. Variations in the contents of carbohydrates were analyzed and barely noticeable, so it was not possible to say that there is a direct relationship between them and plant strategies such as osmotic adjustment. These variations may be related to phenological moments in plant, energy demand and photosynthetic activity rate during the study period. By phenological data it became clear that the escape of water restriction condition is part of the *G. agrestis* strategies to survive in Rocky Fields areas.

Key words: water stress, osmoregulators, carbohydrates.

SUMÁRIO

1. Introdução.....	10
2. Materiais e Métodos	13
2.1 Área de estudo	13
2.2 Dados metereológicos.....	13
2.3 Anotações fenológicas	13
2.4 Coleta de plantas e amostras de solo	13
2.5 Determinação da umidade do solo.....	14
2.6 Determinação do conteúdo relativo de água	14
2.7 Determinação do potencial osmótico.....	14
2.8 Extração de açúcares solúveis	15
2.9 Quantificação do conteúdo de açúcares solúveis totais.....	15
2.10 Quantificação do conteúdo de frutose total	15
2.11 Quantificação do conteúdo de glicose.....	16
2.12 Extração e quantificação de amido.....	16
2.13 Análise estatística	16
3. Resultados	17
4. Discussão.....	24
5. Conclusões.....	27
6. Agradecimentos	27
7. Referências Bibliográficas	28

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Dados mensais de temperatura média (A) e precipitação acumulada (B). No período de setembro de 2013 a agosto de 2014.....17
- Figura 2:** Dados de precipitação acumulada referentes aos decêndios de cada coleta (A) e de umidade do solo (B), As barras verticais indicam intervalo de confiança, $\alpha=0.05$18
- Figura 3:** Diferentes fases do ciclo de *Gomphrena agrestis* observadas nos meses de setembro (A) e outubro (B) de 2013 e fevereiro (C), abril (D), maio (E) e julho (F) de 2014.....20
- Figura 4:** Dados de potencial osmótico dos sucos celulares (A), teor de umidade (B) e de conteúdo relativo de água(C), (n=6), obtidos a partir das raízes de *G. agrestis*. As barras verticais indicam intervalo de confiança, $\alpha=0.05$21
- Figura 5:** Teores de açúcares totais (A) frutose (B) e glicose(C), (n=6) obtidos a partir das raízes de *G. agrestis*. As barras verticais indicam o intervalo de confiança, $\alpha=0.05$23

1. INTRODUÇÃO

As plantas estão muitas vezes expostas a condições ambientais adversas definidas como estresse abiótico (HASANUZZAMAN *et al.*, 2012). O estresse abiótico é o maior fator prejudicial ao crescimento das plantas em muitas regiões (WANG, 2012), podendo modificar o metabolismo da planta causando efeitos nocivos sobre o crescimento, desenvolvimento e produtividade (HASANUZZAMAN *et al.*, 2012). Se o estresse tornar-se muito elevado e/ou continuar durante um período prolongado, pode levar a planta a uma carga metabólica intolerável, reduzindo o crescimento e, em casos graves, resultar na morte da planta.

Dentre os fatores ambientais que quando fora das condições ideais podem causar algum tipo de prejuízo às plantas tem-se temperatura, luz, nutrientes minerais, CO₂, poluentes e disponibilidade de água (KOYRO *et al.*, 2012). A disponibilidade de água é o fator abiótico mais limitante para o crescimento e funcionamento das plantas. A perda de água é inevitável, pois durante a absorção de CO₂ para a fotossíntese, vapor d'água é perdido para a atmosfera com a abertura dos estômatos, processo denominado transpiração (TAIZ & ZEIGER, 2013). Sendo assim, para manter o seu status hídrico a planta está constantemente retirando água do solo a fim de compensar as perdas através das folhas.

Os Campos rupestres são formações campestres do Cerrado e caracterizam-se por vegetação herbáceo-arbustiva associada a solos litólicos predominantemente quartzíticos (RIBEIRO & WALTER, 1998). Estas formações ocorrem em altitudes superiores a 900 metros, ocupando as regiões mais altas da Serra do Espinhaço, desde o norte da Chapada Diamantina na Bahia até a Serra de Ouro Branco em Minas Gerais (RAPINI *et al.*, 2008). Segundo Benites *et al.* (2003) os solos destes ambientes são pobres em nutrientes, possuem textura arenosa, elevados teores de alumínio trocável e cor escura nos horizontes superficiais em virtude do acúmulo de matéria orgânica. Em função da peculiaridade climática em associação a características do solo, esses ambientes estão sujeitos a variações sazonais na disponibilidade hídrica e frequentemente ocorrem períodos de déficit hídrico combinados a oscilações diárias de temperatura, ventos e alta irradiância solar (RAPINI *et al.*, 2008).

Em ambientes em que a água torna-se um recurso escasso, as plantas podem sofrer danos em sua estrutura e funcionamento (JALEEL *et al.*, 2007). O estresse hídrico é caracterizado por uma série de mudanças observadas na planta como a redução do

conteúdo de água, redução do potencial hídrico, perda de turgidez, fechamento dos estômatos e diminuição do crescimento (MINGCHI *et al.*, 2010; DIN *et al.*, 2011). Também pode ser observado hiperosmolaridade celular e desequilíbrio de íons que podem se tornar citotóxicos (PARIDA & JHA, 2012; TAIZ & ZEIGER, 2013).

Adaptações relativas à baixa disponibilidade e/ou ao déficit hídrico sazonal envolvem características relativas desenvolvimento da planta ou fenológicas (TURNER, 1997; MORELLATO *et al.*, 2000; MANTOVANI *et al.*, 2003), consideradas como escape da condição estressante, podendo ser observada a dormência durante o período seco, após abscisão foliar e morte de ramos (MANTOVANI & MARTINS, 1988), a produção de folhas, flores e frutos, concentrada na estação chuvosa (BATALHA *et al.*, 1997; RIZZO *et al.*, 1971; MANTOVANI & MARTINS, 1988). Em algumas plantas pode ser observado o acúmulo de fotoassimilados em órgãos subterrâneos em períodos de maior disponibilidade hídrica (MANTOVANI & MARTINS, 1988) e após a estação seca dão origem e/ou suprem novos órgãos aéreos permitindo a retomada do crescimento da planta (RACHID, 1947). Também são observadas características morfológicas, como a presença de camada de cutícula, pilosidades, localização e números de estômatos na superfície foliar e modificações na fisiologia e no metabolismo da planta (PETRIDIS *et al.*, 2012). A presença dessas últimas características permite a planta tolerar à condição estressante até que uma nova condição favorável seja estabelecida. Desta maneira, é esperado que as plantas de um determinado ambiente apresentem estratégias que permitam seu sucesso reprodutivo e, portanto sua adaptação a este ambiente.

A manifestação da característica adaptativa pode ser observada de modo independente de haver ou não restrição hídrica ou pode aparecer apenas quando a planta experimenta uma condição estressante. Níveis críticos de umidade do solo podem restringir a absorção de água e a hidratação dos tecidos vegetais, gerando respostas imediatas da planta como o fechamento estomático e alterações metabólicas resultando no acúmulo de substâncias como proteínas, aminoácidos e outros ácidos orgânicos e carboidratos solúveis, (TAIZ & ZEIGER, 2013).

Carboidratos são os principais compostos de reserva que compõem os órgãos perenes das plantas e a capacidade de estocar e translocar parte do carbono fixado na fotossíntese durante períodos em que não ocorre fixação de carbono, permite a sobrevivência do vegetal mesmo diante de variações climáticas desfavoráveis ao seu desenvolvimento (ORTHEN & WEHRMEYER, 2004). Os carboidratos podem ser

armazenados na forma de polissacarídeos insolúveis, como o amido, bem como na forma de sacarídeos altamente solúveis e higroscópicos como frutanos, sacarose e hexoses (WHITTAKER *et al.*, 2007).

O armazenamento de carboidratos em órgãos subterrâneos é de grande importância para o crescimento das plantas já que garantem o suprimento de carbono e energia em condições ambientais desfavoráveis (RANWALA & MILLER, 2008). Por outro lado, tem sido observado que o acúmulo desses carboidratos também é importante por estar relacionado à tolerância à deficiência hídrica. Conforme Spollen & Nelson (1994), carboidratos solúveis são considerados os metabólitos mais eficientes na diminuição do potencial osmótico e na consequente promoção da turgescência celular. Silva *et al.* (2013) ao estudarem estratégias adaptativas de *Gomphrena marginata*, também em condições de Campo Rupestre, relatam que o conteúdo relativo de água em estruturas subterrâneas permanece alto durante todo o período de seca. Conforme autores, carboidratos acumulados na forma de frutanos estariam agindo como osmorreguladores fazendo com que a planta mantivesse a hidratação do tecido. Em plantas de *Vernonia herbacea*, também tem sido observada a manutenção da hidratação de tecidos de órgãos subterrâneos associada ao acúmulo de carboidratos na forma de frutanos (CARVALHO & DIETRICH, 1993; GARCIA, 2009; CANGUSSU, 2012).

A espécie *Gomphrena agrestis* Mart. – Amarantaceae é uma planta de hábito subarbustivo de ampla distribuição no Brasil, ocorrendo nas regiões Norte, Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste, preferencialmente em ambientes do Cerrado como, Campos Limpos e Campos Rupestres (SIQUEIRA, 1991). Possui raízes espessadas o que é um indicativo do acúmulo de carboidratos. Neste sentido, o objetivo do presente estudo foi verificar se ocorrem alterações no conteúdo de carboidratos não estruturais em nas raízes espessadas de *Gomphrena agrestis* e se estas alterações estão relacionadas a condições hídricas do ambiente.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido com plantas de *Gomphrena agrastis* oriundas da Área de Preservação Ambiental “Conjunto Paisagístico da Serra Resplandecente” do município de Itacambira-MG (16°59'47“S, 43°20'01”W). Nesta área que faz parte do Complexo do Espinhaço predominam formações vegetacionais do tipo Campo Rupestre. A espécie foi escolhida por apresentar raízes espessadas e por ser abundante com ampla ocorrência no local de estudo.

2.2 Dados meteorológicos

Dados de temperatura média e precipitação média foram obtidos mensalmente com base em informações disponíveis no sítio eletrônico do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) e junto à Estação Meteorológica do Município de Montes Claros – Minas Gerais, por ser a estação mais próxima da área de estudos.

2.3 Anotação de dados fenológicos

A caracterização fenológica da espécie consistiu em identificar os momentos fenológicos do vegetal durante o período de coleta, sendo: dormência (ramos florais e folhas mais velhas do ramo em senescência), brotação (emissão de ramos e folhas novas), floração (presença de ramos florais inflorescências com peças florais vivas com coloração avermelhada) e frutificação (presença de inflorescências com peças florais senescentes com coloração paleácea). Em cada expedição, foram registrados ao acaso, por meio de fotografias, 16 indivíduos da espécie. Posteriormente cada fotografia foi analisada, sendo registrado o percentual de indivíduos em cada fenofase.

2.4 Coleta de plantas e amostras do solo

As coletas foram realizadas a cada quinze dias nos períodos de setembro a novembro (considerando a transição da estação seca para chuvosa) e de fevereiro a julho (considerando a transição da estação chuvosa para seca). Seis plantas de tamanho similar foram coletadas e acondicionadas em sacos plásticos e transportadas para o Laboratório de Fisiologia e Bioquímica de Plantas da Universidade Estadual de Montes Claros, onde as raízes espessadas foram separadas, congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas em

freezer até realização das análises. Cada planta constituiu uma amostra. Espécimes da planta também foram coletados na área de estudo, herborizados e depositados sob número 114593 no Herbarium Anchieta/PACA, localizado no Instituto Anchietano de Pesquisa/UNISINOS, São Leopoldo - RS.

Amostras de solo foram coletadas junto às plantas coletadas partindo da camada superficial do solo até a profundidade de 20 cm. Estas amostras foram acondicionadas em saco de papel e estes colocados em sacos de plástico para minimizar a perda de umidade. Em seguida foram acondicionadas em caixa de isopor e levadas para o laboratório para determinação do teor de umidade das mesmas.

2.5 Determinação do teor de umidade do solo

A umidade do solo (U_{solo}) foi determinada por gravimetria (Blake, 1965). As amostras de solo foram pesadas para determinação de sua massa fresca (MF), depois foram submetidas à secagem em estufa de ar circulante a 70°C até atingir massa constante. Em seguida, foram novamente pesadas para determinação da massa seca (MS). O teor de umidade foi determinado empregando-se a fórmula: $U_{solo} (\%) = [(MF - MS)/(MS - Ta)] \times 100$, onde MF = massa fresca da amostra de solo; MS = massa seca da amostra de solo; Ta = tara do saco de papel.

2.6 Determinação do conteúdo relativo de água

Para estimar o conteúdo relativo de água, amostras das raízes foram pesadas para determinação da massa fresca (MF). Posteriormente foram colocadas em água destilada por 6 horas e em seguida pesadas novamente para determinação da massa túrgida. Após isso, foram levadas à estufa de ar circulante a 70°C até atingir massa constante e a massa seca foi então determinada. O conteúdo relativo de água CRA (%) foi determinado através da fórmula: $CRA(\%) = ((MF - MS)/(MT - MS)) \times 100$, onde MF = massa fresca da estrutura subterrânea, MS = massa seca da estrutura subterrânea e MT = massa túrgida da estrutura subterrânea determinada 6 horas após a amostra ser embebida em água.

2.7 Determinação do potencial osmótico

O potencial osmótico foi calculado a partir da osmolaridade determinada com auxílio de um osmômetro de ponto de orvalho (modelo VAPRO 5220 – Wescor, Logan, Utah, EUA). Nas determinações da osmolaridade foi usado suco celular extraído das raízes

espassadas por meio de um espremedor doméstico. As extrações ocorreram logo após as coletas e as amostras de suco foram acondicionadas em tubos tipo *ependorf*, congeladas e armazenadas em freezer (-20 °C) até a data das análises. O cálculo do potencial osmótico foi feito pela conversão da osmolaridade em milimoles por quilograma por meio da equação de Van't Hoff, citada por Silva *et al.* (2009): Ψ_s (MPa) = -c (mOsmol Kg⁻¹) x 2.58/1000, onde c é a osmolalidade.

2.8 Extração de açúcares solúveis

A extração de carboidratos solúveis foi realizada conforme descrito por Carvalho *et al.* (1998). Amostras de 200 mg das raízes espessadas de cada indivíduo de *Gomphrena agrastis* coletados foram colocadas em 2 mL de etanol 80% e levadas ao banho-maria a 85°C durante 15 minutos. Em seguida as amostras foram centrifugadas a 700 rpm durante 10 minutos a temperatura ambiente. Os resíduos foram re-extraídos mais duas vezes em etanol 80% com o mesmo volume inicial e os sobrenadantes etanólicos foram reunidos e armazenados para realização de análises quantitativas de açúcares solúveis totais, glicose e frutose total por métodos colorimétricos específicos.

2.9 Quantificação do conteúdo de açúcares solúveis totais

A quantificação de açúcar solúvel total foi realizada pelo método fenol-sulfúrico (DUBOIS *et al.*, 1956) em que alíquotas de 100 µL da amostra foram depositadas em tubos de ensaio, com posterior adição de 400 µL de água destilada, 500 µL de fenol a 5% e 2.5 ML de ácido sulfúrico, após o resfriamento da amostra foi realizada a leitura da absorbância da reação a 490 nm. A concentração de açúcar total foi estimada com base em uma curva padrão de calibração construída com concentrações crescentes de glicose (Sigma ®).

2.10 Quantificação do conteúdo de frutose total

A determinação de frutose total das amostras foi realizada utilizando o método Antrona descrito por Jermyn (1956). Alíquotas do extrato das amostras foram depositadas em tubos de ensaio e o volume foi completado para 250 µL com água destilada. Em seguida, foram adicionados 2.5 mL do reagente de Antrona (2 g de antrona dissolvidos em 100 mL de ácido sulfúrico 76%) e o conteúdo foi então homogeneizado. Após isso, os tubos foram deixados em banho-maria por 45 minutos a 37°C e foi então feita a leitura da absorbância das amostras em espectrofotômetro a 620 nm. A concentração de frutose total foi estimada

com base em uma curva padrão construída com concentrações crescentes de Inulina (Sigma®).

2.1 Quantificação do conteúdo de glicose

A determinação glicose das amostras foi feita utilizando kit glicose monoreagente (Bioclin®). Alíquotas do extrato das amostras foram depositadas em tubos de ensaio, em seguida, foram adicionados 2.5 mL de monoreagente para determinação de glicose e o conteúdo foi então homogeneizado. Após isso, os tubos foram deixados em banho-maria a 35°C por 10 minutos. Em seguida foi realizada leitura da absorbância das amostras em espectrofotômetro a 505 nm. A concentração de glicose foi estimada com base em uma curva padrão construída com concentrações crescentes de glicose.

2.12 Extração e quantificação de amido

A extração e determinação do conteúdo de amido foram baseados nos procedimentos de McCready *et al.* (1950). O amido foi extraído do resíduo proveniente da extração dos açúcares solúveis. O resíduo foi inicialmente tratado com água e ácido perclórico 30% para digestão ácida do amido e centrifugado a 3000 rpm por cinco minutos. Os sobrenadantes de duas extrações consecutivas foram reunidos e tiveram o volume completado para 50 mL. Em seguida foi procedida a determinação do conteúdo de glicose nas amostras utilizando o método Antrona descrito por Jermyn (1956). O conteúdo de amido foi determinado baseando-se em uma curva padrão que foi construída com quantidades crescentes de amido.

2.13 Análise estatística

Os dados foram analisados utilizando o *software* R_[2:14] (R Development Core team, 2011). Foram construídos modelos lineares generalizados, GLM's, com distribuição de dados normal, entre as variáveis ambientais, bioquímicas e indicadoras do status hídrico da planta. A comparação entre os valores obtidos na determinação de açúcar total, frutose total, glicose, umidade relativa do solo, potencial osmótico e conteúdo relativo de água durante as coletas foi feita através do intervalo de confiança ao nível de 95% de significância.

3. RESULTADOS

No período de realização do estudo, setembro de 2013 a agosto 2014, a temperatura média mensal variou entre 21.2°C e 25.4°C (Figura 1A), sendo que as menores temperaturas ocorreram no período seco, que compreende os meses de maio a setembro e as mais elevadas no período chuvoso, situado entre os meses de outubro a abril.

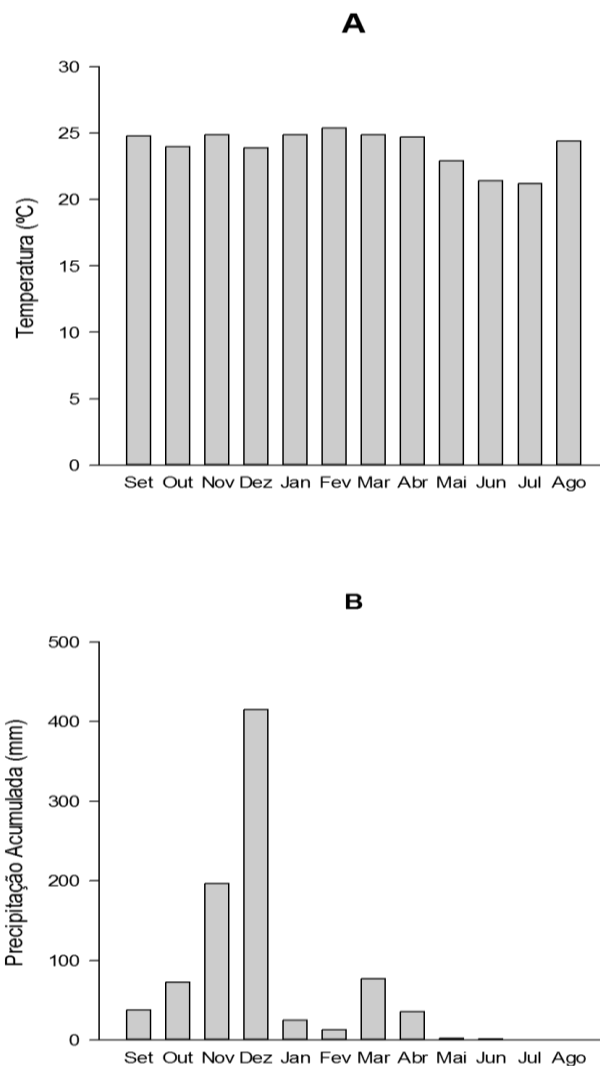


Figura 1. Dados mensais de temperatura média (A) e precipitação acumulada (B) registrados no período de setembro de 2013 a agosto de 2014.

O volume de precipitação registrado no período encontra-se representado na Figura 1B. Observa-se que os meses que compreendem o período seco apresentaram uma menor quantidade de precipitação sendo que no mês de julho, não foi registrada precipitação. O mês com maior volume de chuvas foi outubro, com 72.5 mm. Um elevado volume de

chuva pôde ser observado durante a estação chuvosa a exceção do mês de fevereiro, em que foi observado apenas 12 mm.

Apesar das coletas terem sido realizadas, quinzenalmente, no período de transição das estações, sendo de setembro de 2013 a novembro de 2013 e de fevereiro de 2014 a julho de 2014, foram considerados nas análises apenas os dados entre duas coletas onde a umidade do solo variou significativamente. Foram consideradas uma das coletas de setembro e uma de outubro, 45 dias após; uma coleta de fevereiro e uma de abril, 45 dias após e; por fim, uma coleta de maio e uma de julho, 45 dias após. O teor de umidade do solo correlacionou-se positivamente ($p < 0.007$) com precipitação acumulada (Figura 2A) e variou de 0.44% a 14.72% no período estudado (Figura 2B).

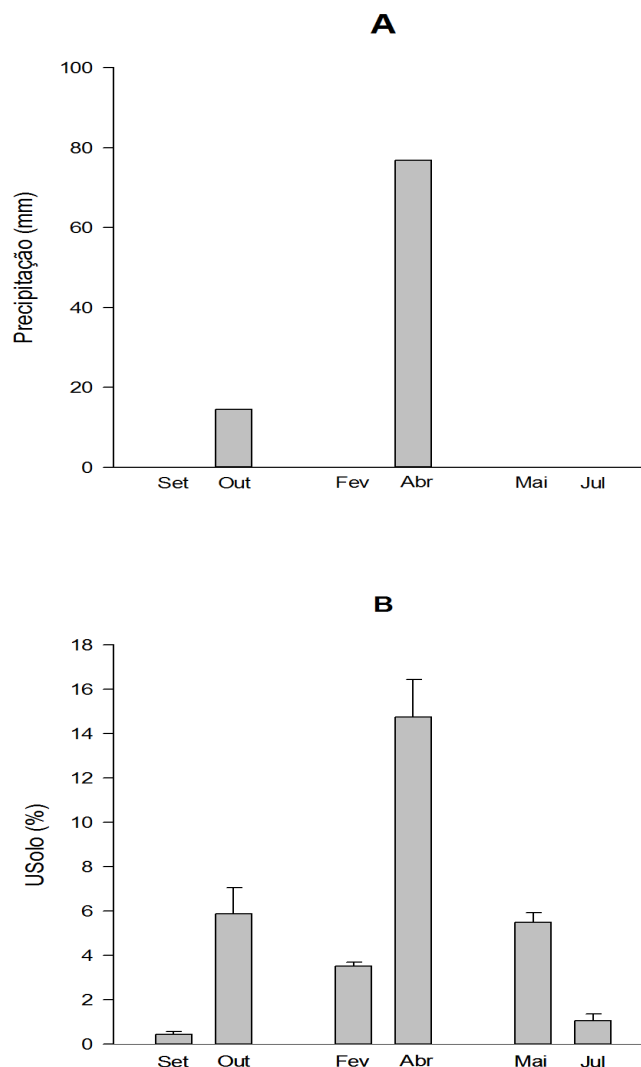


Figura 2. Dados de precipitação acumulada referentes aos decêndios de cada coleta (A) e teor de umidade do solo (B) do local de coleta de plantas de *Gomphrena agrestis* Mart.. As barras verticais indicam intervalo de confiança, $\alpha=0.05$, $n=10$.

Os menores valores ocorreram nos meses de setembro/2013 (0.44%) e julho/2014 (1.04%), na estação seca e no período chuvoso observou-se uma elevação da umidade do solo, sendo observado maior valor em abril (14.72%).

Conforme análise da fenologia da planta registrou-se como momento fenológico predominante em cada coleta, aquele em que a maioria dos indivíduos registrados se encontrava. Os momentos fenológicos registrados estão representados na Figura 3. Observa-se que durante a coleta realizada em setembro, as plantas foram caracterizadas em fase de dormência (ramos florais e folhas mais velhas do ramo em senescência) (Figura 3A). Com o início das primeiras chuvas, na coleta de outubro as plantas se encontravam em fase de brotação (emissão de ramos e folhas novas) (Figura 3B). Na coleta realizada em fevereiro, foi marcante presença de flores, sendo as plantas caracterizadas em fase de floração (presença de ramos florais e inflorescências com peças florais vivas com coloração avermelhada) (Figura 3C). Na coleta do mês de abril foi caracterizado o início da frutificação (presença de inflorescências com peças florais senescentes com coloração paleácea) (Figura 3D). Esta fase perdurou até maio quando foi notável o estágio final da frutificação, já com senescência dos ramos florais (Figura 3E). Nas observações de julho foi caracterizado o retorno do estágio de dormência (Figura 3F).

O conteúdo relativo de água (CRA) das raízes espessadas de *G. agrestis* variou pouco no período estudado, apresentando valores sempre entre 95% e 98%, excetuando no mês de fevereiro, em que foi observado um CRA de 92%, como pode ser observado na Figura 4A. O teor de umidade das amostras (Figura 4B) variou de 65.05% a 68.94%, sendo o menor e maior valor observado em, setembro e maio, respectivamente.

Conforme resultados do potencial osmótico do suco celular das raízes, determinado nos meses de setembro e outubro de 2013 e fevereiro, março, abril e julho de 2014, o valor mais elevado foi observado dentro do período chuvoso no mês de outubro (-0.64 MPa) (Figura 4C). No mês de julho, já na estação seca, foi observado o potencial osmótico mais negativo (-1.27) MPa. No mês de fevereiro, dentro da estação chuvosa, também foi observado um potencial osmótico consideravelmente negativo (-1.20 MPa).

O conteúdo de açúcares solúveis totais (AST) variou entre 149.94 mg.g⁻¹ de MS e 192.39 mg.g⁻¹ de MS, sendo outubro e abril os meses com, respectivamente, menor e maior conteúdo (Figura 5A). Não foram detectadas quantidades significativas de amido nas amostras analisadas.

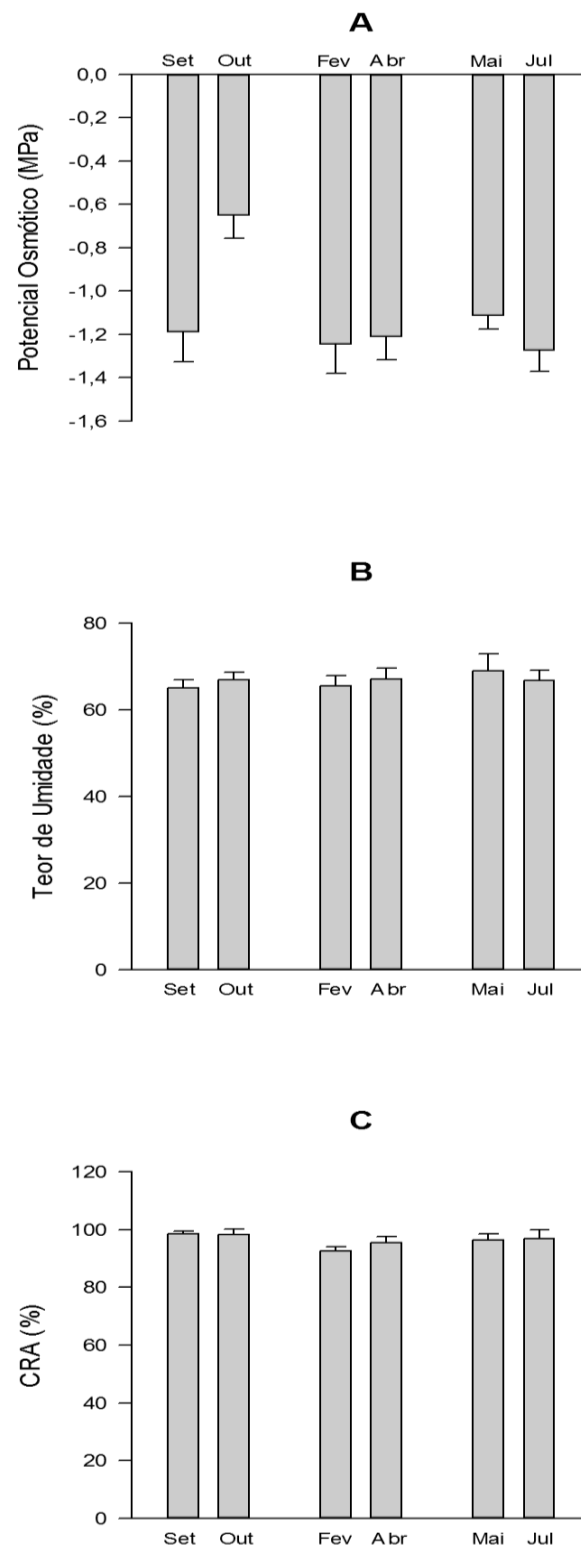


Figura 4. Potencial osmótico dos sucos celulares (A), teor de umidade (B) e conteúdo relativo de água (C) em raízes espessadas de *Gomphrena agrestis* Mart. As barras verticais indicam intervalo de confiança, $\alpha=0.05$, $n=6$.

O conteúdo de frutose total, assim como o conteúdo de AST, não apresentou variação significativa entre os meses de coleta (Figura 5B). O menor valor foi observado em fevereiro, 38.54 mg.g^{-1} de MS e o maior em julho, 51.44 mg.g^{-1} de MS. O mês de abril destaca-se com o conteúdo mais elevado desses dois tipos de compostos em relação ao mês de fevereiro. Evidencia-se também nestes resultados uma sutil diminuição no conteúdo tanto de AST como de frutose total na passagem do período de seca para o chuvoso (setembro a fevereiro), assim como um aumento na transição do período chuvoso para o seco (fevereiro à julho).

O conteúdo de glicose foi menor durante o mês de fevereiro, com o valor de 24.72 mg.g^{-1} de MS e maior no mês de maio, 40.11 mg.g^{-1} de MS (Figura 5C). Verificou-se diferença significativa nos conteúdos de glicoses apenas entre as coletas realizadas nos meses de fevereiro e abril.

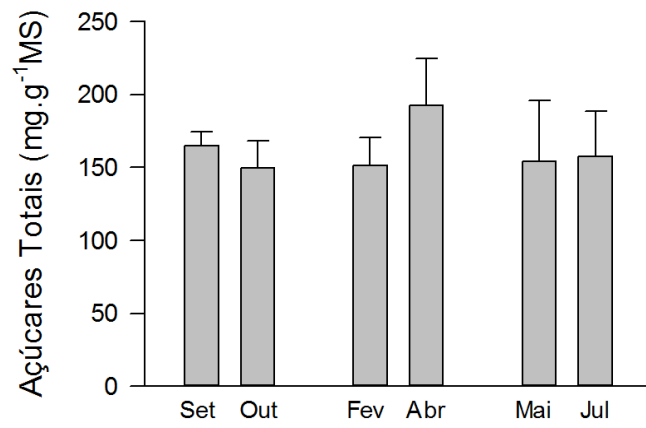
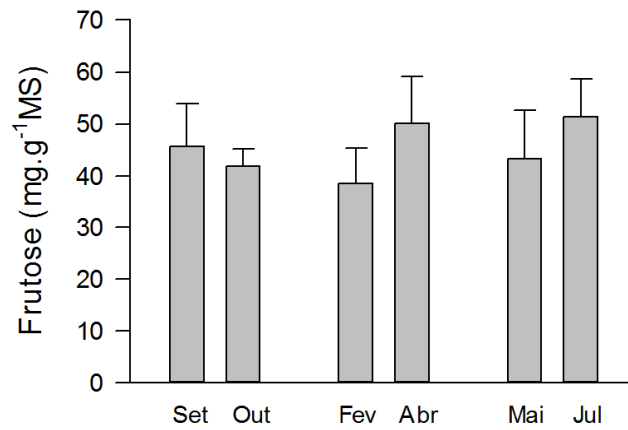
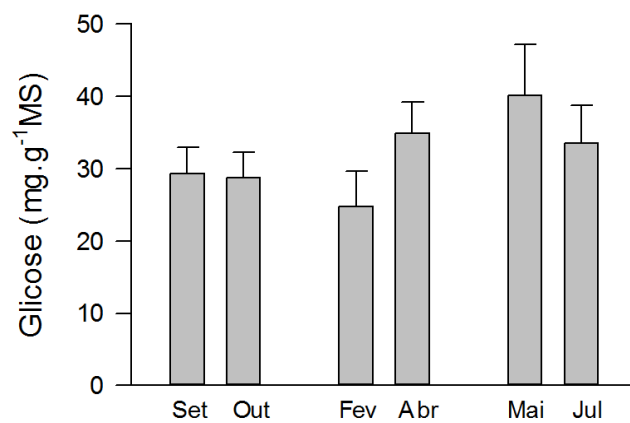
**B****C**

Figura 5. Conteúdo de açúcares solúveis totais (A), frutose total (B) e glicose (C) em raízes de *Gomphrena agrestis* Mart.. As barras verticais indicam o intervalo de confiança, $\alpha=0.05$, $n=6$.

4. DISCUSSÃO

A presença de sazonalidade climática marcante é uma característica em regiões onde ocorrem os Campos Rupestres (JOAQUIM, 2013; SILVA *et al.*, 2013) o que contribuiu para tornar esses ambientes um abrigo de muitas espécies com adaptações para sobreviver a condições adversas (GIULIETTI *et al.*, 1987). Os dados ambientais aqui observados evidenciam a sazonalidade climática com dois períodos bem definidos pelos quais passa a região, sendo o primeiro com temperaturas mais amenas e baixa precipitação, que compreende os meses de maio a setembro. O segundo período, com temperaturas mais elevadas e alta precipitação, ocorre entre os meses de outubro a abril. No mês de fevereiro, a baixa precipitação observada, provavelmente ocorreu em função do fenômeno chamado veranico, período de estiagem durante a estação chuvosa e que, conforme dados históricos, é comum na região.

Neste estudo, ao analisar plantas nativas de *G. agrestis* durante as transições entre a estação de seca e de chuvas, foi observado que nas raízes espessadas desta planta não ocorre alterações significativas no conteúdo relativo de água (CRA), que se manteve com valores acima de 90%, a despeito de variações no seu teor de umidade. Isto ocorreu mesmo quando a umidade do solo variou para mais úmido com a chegada da estação chuvosa (coletas dos meses de setembro e outubro) e para mais seco na entrada da estação de seca (coletas dos meses de maio e julho). A manutenção de um elevado valor de CRA nas raízes, provavelmente ocorre como resultado e/ou como parte das estratégias da planta para lidar com a diminuição da disponibilidade hídrica local.

Em condições de estresse hídrico, uma estratégia possível para manter o status hídrico da planta é o ajustamento osmótico. Para Mahajan & Tuteja (2005), o aumento intracelular de solutos é um indicativo de que a planta tende a resolver a questão do déficit hídrico. Nele há a ativação de processos metabólicos em que um considerável número de compostos que desempenham um importante papel tanto na osmorregulação quanto na proteção de membranas são produzidos, além de macromoléculas que aumentam a concentração de solutos no interior da célula, diminuindo o seu potencial osmótico e permitindo a movimentação da água para o meio celular e, conseqüentemente, para o órgão. O ajuste osmótico permite a continuidade da absorção de água pelas células, permitindo a planta, não apenas tolerar e sobreviver ao déficit hídrico do solo, mas também manter a turgescência celular, a abertura estomática e a fotossíntese (TURNER, 1997; PATAKAS *et al.*, 2002; BIANCHI, 2005). Durante o período de estudo, foram observadas variações no

potencial osmótico do suco celular das raízes de *G. agrestis* (Figura 3C). Na maioria das observações o potencial osmótico foi mais negativo nos meses de menor umidade do solo e precipitação (setembro, fevereiro e julho) em comparação aos meses com maior umidade do solo e precipitação (outubro e abril). No entanto, em todas as observações não foram encontradas relações entre o potencial osmótico e alterações no conteúdo relativo de água (CRA) das raízes. Chaves Filho e Stacciarini-Seraphin (2001) também não encontraram relação entre a diminuição do potencial osmótico e alterações no conteúdo relativo de água ao estudarem folhas de *Solanum lycocarpum*. Os mesmos autores sugerem que uma vez que o conteúdo de água da planta não varia de acordo com o regime hídrico - como aconteceu no presente estudo - a diminuição do potencial osmótico pode ser atribuída apenas ao aumento intracelular de solutos.

Variações nos conteúdos de carboidratos de acordo com a sazonalidade climática sugerem que esses compostos, além de função de reserva, podem também ser parte de mecanismos adaptativos em resposta às condições estressantes do ambiente (CLIPPEL & CUZZUOL, 2009). Conforme Spollen & Nelson (1994), os carboidratos solúveis são considerados os mais eficientes na diminuição do potencial osmótico e na consequente promoção da turgescência celular. Neste estudo, os conteúdos de açúcares solúveis totais (AST), frutose total e glicose não tiveram variações significativas entre as coletas analisadas, quando observados os intervalos de confiança, durante o período de estudo. O conteúdo de AST e de frutose foi semelhante tanto durante o período seco quanto no período chuvoso, não havendo flutuação sazonal dos mesmos e também não houve relação significativa entre esses compostos e as variáveis ambientais, CRA e o potencial osmótico. O teor de glicose apesar de apresentar maiores valores nas coletas de abril e maio, também não se correlacionou com os valores do CRA e do potencial osmótico. Cangussu (2012), também não encontrou correlações entre as variáveis acima citadas em seu estudo com rizóforos de *Vernonia herbacea* na mesma região, atribuindo esses resultados à grande variação nas observações, sendo esses altos coeficientes de variação comuns em estudos de espécies nativas em condições de campo. Do mesmo modo, Silva *et al.* (2013), também não observaram essas relações ao estudar raízes espessadas de plantas nativas de *G. marginata*, crescendo em área de Campo Rupestre. Por outro lado, estes mesmos autores encontraram variações significativas no potencial osmótico, do mesmo modo aqui observado. O ajuste osmótico, no entanto, é produto do metabolismo de diferentes compostos, além dos carboidratos não estruturais, como aminoácidos e solutos inorgânicos aqui não analisados. Patakas e colaboradores (2002) em seu estudo apresentaram resultados em que solutos

inorgânicos, e não carboidratos eram os principais agentes osmorreguladores em indivíduos de *Vitis vinifera* sob condições de estresse hídrico. Deste modo, apesar da manutenção do conteúdo relativo de água elevado, pode não estar havendo osmorregulação em *G. agrestis*, e a manutenção da hidratação nas raízes seria em função de outra estratégia, como a redução das perdas de água por controle do movimento estomático ou por senescência da parte aérea.

Para evitar a desidratação sob condições de deficiência hídrica o fechamento estomático é uma estratégia também eficiente, minimizando as perdas de água pela transpiração (PAIVA & OLIVEIRA, 2006). A redução da área foliar e intensificação da senescência e abscisão foliar também são relatadas (MCCREE & FERNÁNDEZ, 1989; TAIZ & ZEIGER, 2013). Ao analisar os dados de fenologia foi observado que a planta não apresenta senescência completa da parte aérea no período de seca. Durante a estação seca, foi considerado que a planta se encontra em dormência, mas com manutenção das folhas mais novas ainda verdes. A manutenção de folhas verdes indica que a planta ainda mantém atividade foliar e com isso o controle estomático relatado anteriormente, provavelmente está acontecendo como parte das estratégias de controle da hidratação dos tecidos. Esta observação se reforça ao se analisar o valor do conteúdo relativo água observado para a coleta de fevereiro em que choveu menos e a umidade solo reduziu. Nesta coleta, foi registrada uma redução significativa no CRA, para 92% (Figura 3C). Provavelmente, a presença de folhas maiores e o fato da planta estar em plena atividade de crescimento e floração, no meio da estação chuvosa, a manutenção de estômatos abertos, seria uma estratégia para otimizar a atividade fotossintética, já que na estação chuvosa tem água disponível. No entanto, em função do menor índice de chuvas neste mês, a planta chegou a se desidratar por perdas excessivas via estômatos.

Ao analisar a fenologia de *G. agrestes*, observa-se que a planta completa seu ciclo reprodutivo brotando para formar ramos e folhas novas, florindo e frutificando, ainda dentro da estação chuvosa. Este resultado condiz com a estratégia de escape da deficiência hídrica, ajustando o seu ciclo de desenvolvimento às condições favoráveis. Observa-se também, que na estação de seca (maio a setembro) a planta mantém as folhas mais novas dentro do ramo. Isto seria uma estratégia para manutenção de atividade foliar mesmo na estação seca e isso seria possível a custo das raízes espessadas, que podem funcionar como um reservatório de água e nutrientes. Os dados do teor de umidade das raízes, que sofreu pouca variação entre as coletas, no entanto, não justifica isso. Também, a manutenção da absorção de água em um solo que atinge teores de umidade muito baixos nesta estação seria pouco provável. Por outro lado, foi observado que apesar das raízes espessadas esta planta

não acumula amido. Conforme Joaquim (2013), *G. agrestis* acumula frutanos nas suas raízes. Neste sentido, estudos que visem investigar o que acontece com estes carboidratos e qual a dinâmica de seu metabolismo ao longo das estações do ano sejam mais esclarecedores quanto às estratégias dessa planta, uma vez que vários estudos relatam o envolvimento destes compostos com tolerância à condições hídricas estressantes.

5. CONCLUSÕES

As variações nos conteúdos dos carboidratos analisados foram pouco perceptíveis, desta forma não foi possível afirmar que há uma relação direta entre os mesmos e estratégias da planta, como o ajustamento osmótico. Essas variações podem estar relacionadas à momentos fenológicos da planta, demanda energética e taxa de atividade fotossintética no decorrer do período estudado.

Pelos dados fenológicos ficou claro que o escape da condição de restrição hídrica faz parte das estratégias de *G. agrestis* para sobreviver em áreas de Campos Rupestres.

6. AGRADECIMENTOS

A CAPES - programa PNADB, pelo apoio financeiro e ao Instituto de Botânica de São Paulo, pela parceria enriquecedora.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATALHA, M. O et al. **Gestão Agroindustrial**, v. 1, 1997.
- BENITES, V. M.; CAIAFA, A. N.; MENDONÇA, E. S.; SCHAEFER, C. E.; KER, J.C. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. **Floresta e Ambiente**, v. 10, n.1, p.76 – 85, 2003.
- BIANCHI, C. A. M. et al. Ajuste osmótico em milho cultivado em diferentes sistemas de manejo de solo e disponibilidade hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 40, n. 7, p. 645-651, 2005.
- BLAKE, G. R. Bulk density. In: C.A. BLACK, D.D. EVANS, J.L. WHITE, L.E. ENSMINGER & F.E. CLARK, (eds.). **Methods of soil analysis**. Madison: American Society of Agronomy, p. 374-390, 1965.
- CARVALHO, M. A. M.; DIETRICH, S. M. C. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby at different phenological phases. **New Phytologist**, v. 123, p.735-740, 1993.
- CARVALHO, M. A. M.; PINTO, M. M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. Inulin production by *Vernonia herbacea* as influenced by mineral fertilization and time of harvest. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, p. 281-285, 1998.
- CANGUSSU, L. M. B. **Variação sazonal do acúmulo de frutanos em *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby sob condições de Campo Rupestre**. 2012. 43f. Dissertação. (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, 2012.
- CHAVES-FILHO, J. T.; STACCIARINI-SERAPHIN, E. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. **Revista Brasileira de Botânica**, v.24, p. 199-204, 2001.
- CLIPPEL, J. K.; CUZZUOL, G. R. F. Aspectos ecofisiológicos de *Sinningia aghensis* Chautems em condições de campo. **Hoehnea**, v. 36, n. 1, p. 73-81, 2009.
- DIN, J.; KHAN, S.U.; ALI, I.; GURMANI, A.R. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. **J Anim Plant Sci**, v. 21, p. 78–82, 2011.
- DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. 1956. Colorimetric method for the determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v. 28, p. 350-356, 1956.
- GARCIA, P. M. A. **Variações no metabolismo de frutanos em *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae) em resposta ao déficit hídrico e sua relação com a tolerância à seca**. 2009.130f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente) - Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo, São Paulo, 2009.

- GIULIETTI, A. M.; MENEZES, N. L.; PIRANI, J.R.; MEGURO, M.; WANDERLEY, M. G. L. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Caracterização e lista de espécies. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v. 9, p. 1-152, 1987.
- HASANUZZAMAN, M. et al. Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: antioxidant defense is a key factor. **Crop stress and its management: Perspectives and strategies**, p. 261-315, 2012.
- INMET, In. Instituto Nacional de Meteorologia. 2008.
- JALEEL, A. C et al. Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. **Colloids and Surfaces B. Biointerfaces**, v.59, p. 150-157, 2007.
- JERMYN, M. A. A new method for the determination of ketohexoses in presence of aldohexoses. **Nature**, v. 177, p. 38-39, 1956.
- JOAQUIM, E. O. **Carboidratos não estruturais e aspectos anatômicos de plantas herbáceas de Campos Rupestres, com ênfase em Asteraceae**. 2013. 86f. Dissertação (Mestrado em Fisiologia e Bioquímica de Plantas) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.
- KOYRO, H. W.; AHMAD, P.; GEISSLER, N. Abiotic Stress Responses in Plants: An Overview. In **Abiotic Stress Responses in Plants**. 2012.
- MAHAJAN, S.; TUTEJA, N. Cold, salinity and drought stresses: An overview. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v. 444, p. 139–158, 2005.
- MANTOVANI, M. et al. Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta Atlântica. **Revista Árvore**, v.27, n.4, p.451-458, 2003.
- MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. Variações fenológicas das espécies do Cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçú, Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** v. 11, p. 101-112, 1988.
- MCCREADY, R. M.; GUGGOLZ, J.; SILVIERA, V.; OWENS, H. S. Determination of starch and amylose in vegetables: application to peas. **Analytical Chemistry**, v. 22, p. 1156-1158, 1950.
- MCCREE, K.J.; FERNÁNDEZ, C.J. Simulation model for studying physiological water stress responses of whole plants. **Crop Science**, v. 29, p. 353-360, 1989.
- MINGCHI, L.; XIANGLI, L.; JING, H.; LIHONG, G. Effect of simulated drought stress on plant growth, yield and fruit properties of tomato. **Acta Hort**, v. 856, p. 193–202, 2010.
- MORELLATO, L. P. C., TALORA, D. C., TAKAHASI, A., BENCKE, C. C., ROMERA, E. C. & ZIPPARRO, V.B. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, p. 811-823, 2000.

- ORTHEN, B.; WEHRMEYER, A. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrates in bulbs and shoots of the geophyte *Galanthus nivalis*. **Physiol Plant**, v. 36, p. 120-529, 2004.
- PAIVA, R.; OLIVEIRA, L. M. de. **Fisiologia e Produção Vegetal**. Lavras: UFLA, 2006. 104p.
- PARIDA, A. K.; JHA, B. Physiological and Biochemical responses reveal the drought tolerance efficacy of the halophyte *Salicornia brachiata*. **Journal of Plant Growth Regulation**, (DOI: 10.1007/s00344-012-9303-7), 2012.
- PATAKAS, A.; NIKOLAOU, N.; ZIOZIOIU, E.; RADOGLU, K.; NOITSAKIS, B. The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. **Plant Science**, v.163, p. 361-367, 2002.
- PETRIDIS, A.; THERIOS, I.; SAMOURIS, G.; TANANAKI, C. Salinity-induced changes in phenolic compounds in leaves and roots of four olive cultivars (*Olea europaea* L.) and their relationship to antioxidant activity. *Environ. Exp. Bot*, v. 79, p. 37- 43, 2012.
- RACHID, M. Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos Cerrados de Emas. **Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo**, v. 5. p. 5-140, 1947.
- RANWALA, A. P.; MILLER, W. B. Analysis of nonstructural carbohydrates in storage organs of 30 ornamental geophytes by high- performance anion- exchange chromatography with pulsed amperometric detection. **New Phytologist**, v. 180, n. 2, p. 421-433, 2008.
- RAPINI, A.; RIBEIRO, P.L.; LAMBERT, S.; PIRANI, J.R. A flora dos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço. **Megadiversidade**, v. 4, 2008.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S.P. (org.). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina, Embrapa-CPAC, p. 89-166, 1998.
- RIZZO, J. A.; CENTENO, A. J.; SANTOS-LOUSA, J. & FILGUEIRAS, T. S. Levantamento de dados em áreas do Cerrado e da floresta caducifolia tropical do planalto centro-oeste. In FERRI, M. G. (coord.) **III Simpósio sobre o Cerrado**, São Paulo: Edgard Blücher e EDUSP, p. 103-9, 1971.
- SILVA, F. G. et al. Seasonal changes in fructan accumulation in the underground organs of *Gomphrena marginata* Seub. (Amaranthaceae) under rock-field conditions. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 25, n. 1, p. 46-55, 2013.
- SILVA, E. N.; SILVEIRA, J. A.G.; RODRIGUES, C. R. F.; LIMA, C.S.; VIÉGAS, R. A. Contribuição de solutos orgânicos e inorgânicos no ajustamento osmótico de pinhão-mansô submetido à salinidade. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 05, p. 437-445, 2009.

- SIQUEIRA, J. C. **O gênero Gomphrena L. (Amaranthaceae) no Brasil.** 1991. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1991.
- SPOLEN, W. G.; NELSON, C. J. Response of fructan to water deficit in growing leaves of tall fescue. **Plant Physiology**, v. 106, n. 1, p. 329-336, 1994.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal.** 5 ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918p.
- TURNER, N. C. Further progress in crop water relations. **Advances in Agronomy**, v. 58, n. 1, p. 293-339, 1997.
- WANG, S.; LIANG, D.; LI, C.; HAO, Y.; MA, F.; SHU, H. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 51, p. 81–89, 2012.