

Efeitos da inundaç o no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carna ba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore)

Giovana Maria Tadaieski Arruda¹ e Maria Elisa Ribeiro Calbo¹

Recebido em 06/05/2002. Aceito em 13/08/2003

RESUMO – (Efeitos da inundaç o no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carna ba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). A carna ba, *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore,   uma palmeira t pica do Nordeste brasileiro, ocorrendo com freq encia em terrenos salinizados e mal drenados. Para se determinar o grau de toler ncia da carna ba   inundaç o, plantas com quatro meses de idade foram mantidas em vasos com o solo coberto por uma lâmina de 80mm de  gua al m de um grupo controle. A altura da parte a rea dessas plantas foi medida semanalmente durante 60 dias de inundaç o, ap s tal per odo, quantificaram-se os volumes gasosos intercelulares das ra zes (porosidade). A porosidade das ra zes teve valores de 25,3% em plantas inundadas e 21,8% em plantas controle. As taxas de fotoss ntese, condut ncia estom tica e transpiraç o foram determinadas semanalmente, durante 35 dias de inundaç o, para plantas com 10 meses de idade. Ap s o per odo de inundaç o de 35 dias, as concentraç es de CO₂ e O₂ nas ra zes das plantas foram quantificadas, sendo observada aumento da concentraç o de CO₂ e diminuiç o da concentraç o de O₂ em ra zes de plantas inundadas, comparadas  s concentraç es desses gases em plantas controle. O alagamento do solo reduziu a fotoss ntese e a condut ncia estom tica, mas n o afetou o crescimento da parte a rea e nem induziu o aparecimento de sintomas resultantes do estresse de inundaç o, indicando que a carna ba apresenta alguma toler ncia a tal condiç o, conferida possivelmente pela alta porosidade das ra zes.

Palavras-chave: condut cia estom tica, *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore, estresse por inundaç o, hipoxia, palmeiras

ABSTRACT – (Effects of flooding on carna ba growth, gas exchange and root porosity (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). Carna ba, *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore, is a common Brazilian palm from the Northeast region, which is usually found in saline and poorly drained soils. To evaluate the degree of tolerance to flooding, 4 month-old plants were grown in soil submerged by a 80mm water layer, for 60 days. During this period, shoot height was measured weekly. After 60 days of flooding, root intercellular air volume (porosity) was measured. Porosity was 25,3% on flooded plants and 21,8% on control plants. Photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration were measured in 10 month-old plants, during 35 days of flooding. After this period of flooding, internal CO₂ and O₂ concentrations were quantified on roots. Flooded plants had higher concentration of CO₂, and lower concentration of O₂, compared to control plants. While a reduction in photosynthesis and stomatal conductance occurred, shoot height improvement was not affected and no visible flooding symptoms were seen in carna ba shoots, indicating that this species displays tolerance to flooding, which is probably related to the high root porosity.

Key words: stomatal conductance, *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore, flooding stress, hypoxia, palm trees

Introduç o

A carna ba, *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore,   uma palmeira que atinge 10 a 15m de altura e 15 a 25cm de di metro (Henderson *et al.* 1995). Al m do grande potencial paisag stico, possui celulose de qualidade superior para fabrica o de papel e sua madeira   empregada para diversos usos. As folhas, depois de secas e retirada a cera, que   utilizada na ind stria, s o usadas na confecç o de esteiras, chap us e outros artefatos.

T pica do Nordeste brasileiro a carna ba   um dos suportes da economia dos Estados do Piauí, Cear , Rio Grande do Norte e Maranh o, sendo encontrada

tamb m na Bahia, em Alagoas e em Sergipe (Lorenzi *et al.* 1996). A maior concentraç o de carnaubais se encontra nos vales dos rios do Nordeste, que muitas vezes formam extensas plan cies inund veis. Estas  reas podem permanecer inundadas por alguns meses do ano e, posteriormente, chegam a ser submetidas ao estresse de falta de  gua nos meses mais secos. A ocorr ncia peri dica da inundaç o nos carnaubais dos vales dos rios indica que a carna ba deva apresentar adaptaç es para suportar a diminuiç o do oxig nio no solo. O buriti, por exemplo, desenvolve pneumat foros ap s a inundaç o do solo (Calbo *et al.* 1998), e o a a  forma ra zes advent cias pr ximas   superf cie da  gua de inundaç o (Costa & Calbo 1999).

¹ Departamento de Bot nica, Universidade de Bras lia, C. Postal 04457, CEP 70919-970, Bras lia, DF, Brasil
Autor para correspond ncia: giovana @unb.br

A presença de grandes volumes gasosos intercelulares no parênquima cortical da raiz tem sido observada em espécies adaptadas a locais inundados. Estes volumes gasosos facilitam o transporte de oxigênio da parte aérea para a raiz e reduzem a hipoxia nas raízes, principal causa de distúrbios fisiológicos que podem ocorrer em plantas de locais inundados (Drew 1983; Smirnoff & Crawford 1983; Justin & Armstrong 1987; Lobo & Joly 1995; Pimenta *et al.* 1998; Bacanamwo & Purcell 1999).

As espécies sensíveis ao estresse de inundação desenvolvem sintomas, os quais resultam principalmente de distúrbios causados pela hipoxia ou anoxia nas raízes. Os mais comuns são a abscisão de folhas, flores e frutos, clorose nas folhas, redução no comprimento da raiz principal, redução no crescimento em altura, inibição da formação de primórdios foliares, redução na expansão foliar e até mesmo morte da planta (Kozlowski 1984; Drew 1983, 1997; Sing *et al.* 1991; Marques *et al.* 1996; Lizaso *et al.* 2001).

Além de adaptações morfo-anatômicas, podem ocorrer algumas alterações nas taxas de transpiração, de fotossíntese e na condutância estomática, decorrentes de ajustes bioquímicos e metabólicos, provocados pela inundação (Reid & Bradford 1984; Kozlowski 1997). A manutenção de uma alta taxa de fotossíntese sob inundação foi usada como critério para diferenciar cultivares mais tolerantes à inundação na espécie arbórea *Acer rubrum* L. (Anella & Wihtlow 1999). O buriti, por exemplo, que é uma espécie adaptada a locais inundados, não apresentou redução significativa da fotossíntese durante 36 dias de inundação (Calbo *et al.* 1998).

Apesar de muitas espécies da família *Palmae* serem tolerantes ao estresse de inundação, os estudos de fisiologia de palmeiras são escassos, principalmente no que diz respeito aos mecanismos de tolerância a esta condição. Considerando que a carnaúba tem como hábitat locais sujeitos a inundações periódicas (Henderson *et al.* 1995), supõe-se que ela possua adaptações morfológicas, anatômicas ou fisiológicas que minimizariam a falta de oxigênio nas raízes inundadas e manteriam a assimilação de O₂ no período de inundação.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o grau de tolerância da *C. prunifera* (Mill.) H.E. Moore à inundação, considerando os efeitos desta sobre as trocas gasosas, a condutância estomática e a porosidade de raízes, bem como seu efeito sobre a altura da parte aérea e eventual surgimento de adaptações morfológicas ou sintomas consequentes do

estresse de inundação. Tais informações são importantes, pois contribuem para a compreensão da distribuição desta espécie nas planícies inundáveis do Nordeste do Brasil, servindo de apoio a projetos de conservação da espécie e destas fisionomias.

Material e métodos

Sementes de carnaúba provenientes do Ceará foram germinadas em copos plásticos perfurados contendo vermiculita e mantidas em câmara de crescimento com temperatura diurna de 25°C e noturna de 24°C, sob fotoperíodo de 12 horas. Aos 30 dias de idade, as plântulas foram transplantadas para solo contido em sacos de polietileno preto perfurados, com capacidade de 7L e colocadas ao ar livre, sob condições naturais de temperatura e luminosidade, com duas irrigações diárias.

Aos quatro meses de idade, as plântulas foram aleatoriamente separadas, para o início do primeiro experimento, composto por dois tratamentos (plantas inundadas e plantas controle), com 10 repetições. As plantas controle foram mantidas nos sacos de polietileno com uma irrigação diária, enquanto que para as plântulas do tratamento inundado, os sacos de polietileno foram colocados em baldes plásticos de 20 litros mantendo-se o solo coberto por uma camada de água com cerca de 80mm (para evitar a proliferação de algas, os baldes foram cobertos com plástico preto na altura da lâmina d'água). Durante 60 dias, o comprimento da parte aérea das plantas foi medido semanalmente, enquanto se observava o aparecimento de sintomas de estresse. Após os 60 dias de inundação, os volumes gasosos intercelulares das raízes (porosidade) foram medidos através do método de Jensen *et al.* (1969) modificado. A modificação foi a substituição do homogeneizador pela trituração da amostra em um almofariz, seguido da aplicação de vácuo para remoção da fase gasosa.

O segundo experimento foi realizado com plantas de carnaúba com 10 meses de idade, cultivadas nas mesmas condições do experimento anterior. Tais plantas foram usadas para determinação das taxas de fotossíntese, de condutância estomática e de transpiração, utilizando o analisador de gás por infravermelho da ADC/ Hoddeston, modelo LCA-4. As medidas foram feitas semanalmente, por um período de 35 dias, sempre no período da manhã, utilizando a folha mais madura de cada planta.

Após os 35 dias de inundação do segundo experimento, a concentração de gases dentro das raízes foi

determinada através do método de Bonnier & Mangin citado por Thoday (1913). A retirada de ar do tecido das raízes para determinação das concentrações de CO_2 e O_2 foi feita através da submissão das plantas ao vácuo; para isto completou-se um dessecador com água previamente fervida (para se proporcionar uma redução na concentração de oxigênio da água) e colocou-se dentro dele um funil invertido com seu orifício tampado por uma rolha de borracha, contendo a planta da qual se desejava retirar ar da raiz. O dessecador era tampado e submetido ao vácuo (1/10atm), com isto o gás da atmosfera interna expandiu, borbulhou para fora da raiz e ficou preso no funil, de onde foi retirado com seringa e agulha para medição.

Os resultados de todos os experimentos foram avaliados pelo teste de Tukey com 5% de probabilidade, através do programa SAS.

Resultados e discussão

O aumento na altura da parte aérea das plantas de carnaúba não foi afetado pela inundação (Fig. 1), a exemplo do buriti, *Mauritia vinifera* Mart. (Calbo *et al.* 1998). As plantas também não apresentaram sintoma de estresse de inundação como clorose nas folhas, e não desenvolveram estruturas que pudessem facilitar a aeração das raízes, como pneumatóforos, raízes adventícias próximas à superfície do solo ou lenticelas hipertrofiadas. *Genipa americana* L. submetida à inundação por 60 dias, assim como a carnaúba, não apresentou diferenças na altura da parte aérea, além de não apresentar também modificações morfológicas (Andrade *et al.* 1999).

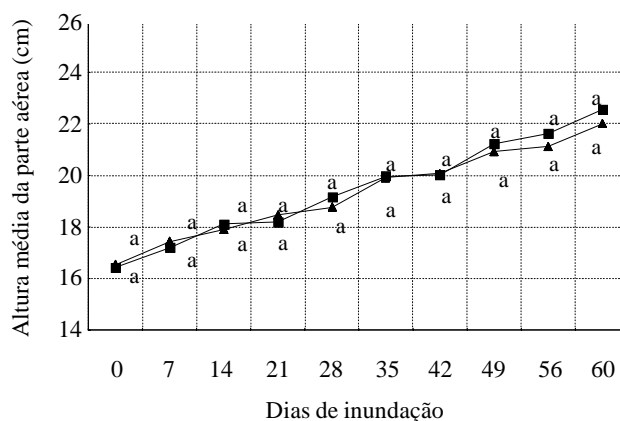


Figura 1. Crescimento médio de plantas de carnaúba, com quatro meses de idade, submetidas à inundação por 60 dias. ■ Plantas controle; ▲ Plantas inundadas. Médias do mesmo dia, seguidas pela mesma letra, não diferem entre si pelo teste Tukey ao nível de 5%.

A porosidade nas raízes de carnaúba aumentou com a inundação (Tab. 1). A porosidade foi alta e bem acima dos valores de porosidade de plantas sensíveis à inundação, as quais, segundo Justin & Armstrong (1987), têm valores de porosidade inferiores a 5%. Sminorff & Crawford (1983) citaram que plantas adaptadas apresentam valores de porosidade maiores que 20%, os quais são aumentados com a inundação. Em *Lepidium latifolium* L. (Chen *et al.* 2002), os valores de porosidade da ordem de 20% encontrados em plantas controle foram quase que duplicados após 50 dias de inundação. A alta porosidade das raízes de carnaúba, mesmo em plantas não expostas à inundação, indica que a formação do aerênquima é uma característica genética que se expressa mesmo sob aeração abundante. A presença de aerênquima muito desenvolvido foi comprovada também pela observação de cortes anatômicos da raiz feitos à mão livre (dados não apresentados). A porosidade relativamente alta das raízes comparada com a porosidade das raízes do tomateiro 6% e das raízes do milho 7,6% (Jensen *et al.* 1969) possivelmente facilitou o transporte de oxigênio da parte aérea para as raízes e conferiu certo grau de tolerância da carnaúba à inundação periódica, uma vez que a mesma não desenvolveu sintomas de injúria e não apresentou redução no incremento de altura da parte aérea.

Tabela 1. Percentagem de volumes gasosos intercelulares de raízes e folhas de carnaúba, com 4 meses de idade, mantidas sob inundação por 60 dias.

	Porosidade (%)
Controle	21,83 *(± 1,6)
Inundadas	25,33 *(± 1,21)

* Médias diferentes entre si, pelo teste Tukey ao nível de 5%. Números entre parênteses representam o desvio padrão da média.

Até o 28º dia de tratamento, plantas inundadas e plantas controle não apresentaram diferenças significativas na condutância estomática (Fig. 2A). Já a transpiração não foi afetada em plantas inundadas (Fig. 2B) no 35º dia de inundação. Espécies como *Nyssa aquatica* L. e *Cephalanthus occidentalis* L., comuns em terrenos brejosos, também não apresentaram diferenças na condutância estomática e na taxa de transpiração, quando crescidas em solos alagados (McLeod *et al.* 1987). Em plantas com menor tolerância à inundação, como *Gerbera jamesonii*

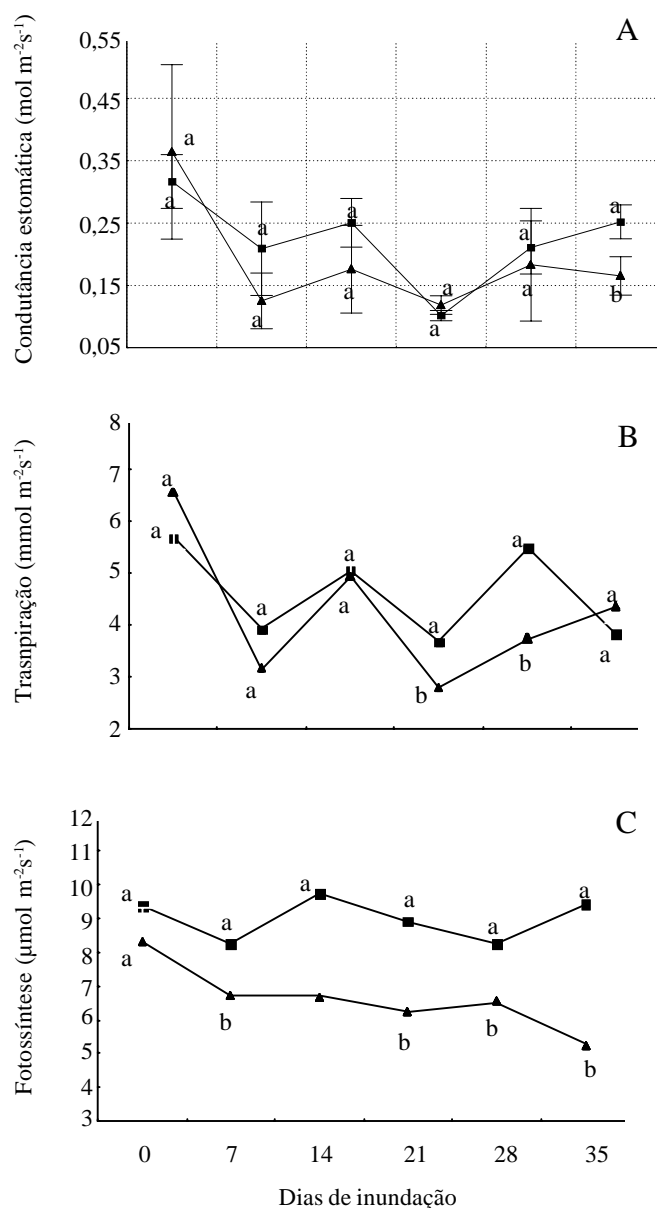


Figura 2. A. Condut ncia estom tica, B. Transpira o, C. Fotoss ntese de plantas de carna ba com 10 meses de idade, submetidas   inunda o por 35 dias. ■ Plantas controle; ▲ Plantas inundadas. M dias do mesmo dia, seguidas pela mesma letra, n o diferem entre si pelo teste Tukey ao n vel de 5%.

Adlam, tais par metros foram significativamente reduzidos em plantas inundadas, com apenas seis dias de tratamento (Olivella *et al.* 2000).

A partir da primeira semana de tratamento, a fotoss ntese l quida (Fig. 2C) das plantas sob inunda o apresentou redu o quando comparada   fotoss ntese l quida de plantas controle. Tais resultados assemelham-se aos obtidos para a maioria das esp cies j  estudadas (Bradford 1983; Pezeski 1994; Sing *et al.* 1991). As esp cies do g nero *Acer* mais adaptadas  

inunda o tiveram valores de fotoss ntese maiores que as n o adaptadas (Anella & Whitlow 1999). Na carna ba, at  o 28^o dia de tratamento, a inunda o reduziu a taxa fotossint tica, independentemente da condut ncia estom tica (Fig. 2A e 2C). A redu o na condut ncia estom tica pode diminuir a taxa de fotoss ntese, mas o estresse de inunda o pode afetar diretamente o aparelho fotossint tico, independentemente da condut ncia estom tica, como foi observado em tomateiro. Nesta esp cie, a inibi o da fotoss ntese n o foi restaurada com elevadas concentra es de CO₂ (Bradford 1983). A redu o na regenera o da Rubisco (Bradford, 1983), a inibi o da fotoss ntese devida ao ac mulo de amido (Topa & Cheeseman 1992) e a redu o na atividade da Rubisco (Pezeski 1994) t m sido sugeridas como causas da redu o da fotoss ntese em plantas submetidas   inunda o.

A concentra o de CO₂ em ra zes inundadas (Tab. 2) aumentou e a de O₂ diminuiu, quando comparadas tanto  s concentra es destes gases no ar (0,32% e 20,09%), quanto  s concentra es de CO₂ e O₂ de plantas controle. A difus o de CO₂ foi menor nas ra zes inundadas, o que era esperado, uma vez que a taxa de difus o de gases   mais lenta na  gua. Resultados semelhantes foram obtidos por Good & Patrick (1987), com ra zes de *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, onde a concentra o de CO₂ foi 2,4% e a de O₂ 20,0% em plantas drenadas e 10,4% e 14,1% respectivamente, em plantas inundadas. A concentra o de O₂, no entanto, n o atingiu valores que pudessem resultar em hipoxia, indicando baixa resist ncia   difus o nas ra zes mais grossas, o que foi causado pela alta porosidade (Tab. 1). Possivelmente, nas ra zes mais finas esta concentra o atinja valores bem menores que causem uma hipoxia capaz de alterar algumas fun es fisiol gicas das plantas, como, por exemplo, a diminui o da fotoss ntese. A concentra o destes gases n o foi medida nestas ra zes, devido   dificuldade de extrair amostras representativas em quantidade suficiente.

Tabela 2. Concentra es de O₂ e CO₂ em ra zes de carna ba, com 10 meses de idade, mantidas sob inunda o por 35 dias.

	Concentra�o de CO ₂ (%)	Concentra�o de O ₂ (%)
Ra�zes controle	0,34* (± 0,014)	20,3 * (± 0,19)
Ra�zes inundadas	0,85* (± 0,011)	17,7 * (± 0,16)

* M dias diferentes entre si, pelo teste Tukey ao n vel de 5%. N meros entre par nteses representam o desvio padr o da m dia.

Os resultados obtidos neste trabalho, somados ao fato de carnaubais serem essencialmente encontrados em regiões de alagamento periódico, refletem a capacidade da carnaúba em tolerar a inundação. Uma vez que plantas inundadas não mostraram injúrias ou comprometimento do crescimento, quando comparadas a plantas controle, os altos valores de porosidade da raiz sugerem que o O₂ seja captado pela parte aérea, via estômatos, até as raízes, diminuindo os efeitos causados pela hipoxia do solo.

No entanto, adaptações morfológicas e anatômicas, resultantes do estresse de inundação, podem estar relacionadas a aspectos fisiológicos, como o balanço hormonal. Olivella *et al.* (2000) reportam que ácido abscísico e citocinina podem funcionar como mensageiros da planta sob estresse, regulando a abertura estomática. A formação de aerênquima sob aneroiose, por exemplo, parece ser mediada pelo aumento das concentrações de etileno (Konings 1982; Bacanamwo & Purcell 1999). Sendo assim, para conclusões mais definitivas sobre os mecanismos que permitem à *C. prunifera* (Mill.) H.E. Moore tolerar a inundação, estudos futuros devem ser realizados, buscando relacionar ajustes adaptativos com alterações hormonais.

Referências bibliográficas

- Andrade, A.C.S.; Ramos, F.N.; Souza, A.F. Loureiro, M.B. & Bastos, R. 1999. Flooding effects in seedlings of *Cytherexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. **Revista Brasileira de Botânica** 22: 281-285.
- Anella, L.B. & Whitlow, T.H. 1999. Flood-tolerance ranking of red Freeman apple cultivars. **Journal of Arboriculture** 25(1): 31-37.
- Bacanamwo, M. & Purcell, L.C. 1999. Soybean root morphological and anatomical traits associated with acclimation to flooding. **Crop Science** 39: 143-149.
- Bradford, K.J. 1983. Effects of soil flooding on leaf gas exchange of tomato plants. **Plant Physiology** 73: 475-479.
- Calbo, M.E.R.; Moraes, J.P.V. & Calbo, A.G. 1998. Crescimento, condutância estomática, fotossíntese e porosidade do buriti sob inundação. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 10: 51-58.
- Chen, H.; Qualls, R.G. & Miller, G.N. 2002. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. **Environmental and Experimental Botany** 48: 119-128.
- Costa, C.J. & Calbo, M.E.R. 1999. Porosidade, fotossíntese, condutância estomática e transpiração do açaí sob inundação. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**. (Suplementos). p. 24.
- Drew, M.C. 1983. Plant injury and adaptation to oxygen deficiency in the root environment: a review. **Plant and Soil** 75: 179-199.
- Drew, M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Plant Physiology** 48: 223-250.
- Good, B.J. & Patrick, J.W.H. 1987. Gas composition and respiration of water oak (*Quercus nigra* L.) and green ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) roots after prolonged flooding. **Plant and Soil** 97: 419-427.
- Henderson, A.; Galeano, G. & Bernal, R. 1995. **Palms of the Americas**. Princeton, Princeton University Press, New Jersey.
- Jensen, C.R.; Luxmoore, R.J.; Van Gundy, S.D. & Stolzy, L.H. 1969. Root air space measurements by a picnometer method. **Agronomy Journal** 61: 474-475.
- Justin, S.H.F.W. & Armstrong, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist** 106: 465-495.
- Konings, H. 1982. Ethylene-promoted formation of aerenchyma in seedling roots of *Zea mays* L. under aerated and non-aerated conditions. **Physiologia Plantarum** 54: 119-124.
- Kozłowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. Pp. 129-159. In: T.T. Kozłowski (ed.). **Flooding and Plant Growth**. Academic Press, San Diego.
- Kozłowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph** n.1.
- Lizaso, J.I.; Melendez, L.M. & Ramirez, R. 2001. Early flooding of two cultivars of tropical maize. i. shoot and root growth. **Journal of Plant Nutrition** 24(7): 979-995.
- Lobo, P.C. & Joly, C.A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. **Revista Brasileira de Botânica** 18(2): 177-184.
- Lorenzi, H.; Souza, H.M.; Costa, J.T.M.; Siqueira, L.S.C. & Von Brehm, N. 1996. **Palmeiras no Brasil – Nativas e Exóticas**. Ed. Plantarum, Nova Odessa.
- Marques, M.C.M.; Pimenta, J.A. & Colli, S. 1996. Mecanismos de tolerância a inundação de *Cedrela fissilis* (Vell.) e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. Submetidas a diferentes regimes hídricos. **Arquivos de Biologia e Tecnologia** 9(2): 385-392.
- McLeod, K.W.; Donovan, L.A. & Stumpff, N.J. 1987. Responses of woody seedlings to elevated flood water temperatures. Pp. 441-451. In: D.D. Hook, W.H. McKee, H.K. Smith, J. Gregory, V.G. Burrell, M.R. Devoe, R.E. Sojka, S. Gilbert, R. Banks, L.H. Stolzy, C. Brooks, T.D. Mattheus & T.H. Shear (eds.). **The ecology and management of wetlands**. Portland, Timber Press.
- Olivella, C.; Biel, C.; Vendrel, M. & Savé, R. 2000. Hormonal and physiological responses of *Gerbera jamesonii* to flooding stress. **HortScience** 35(2): 222-225.
- Pezeski, S.R. 1994. Responses of baldcypress (*Taxodium distichum*) seedlings to hypoxia: leaf protein content, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activity and photosynthesis. **Photosynthetica** 30: 59-68.

- Pimenta, J.A.; Bianchini, E. & Medri, M.E. 1998. Adaptation to flooding by tropical trees. Morphological and anatomical modifications. Pp. 157-156. In: F.R. Scarano, & A.C. Franco (eds.). **Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics**. Series Oecologia Brasiliensis, v. IV. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro.
- Reid, D.M. & Bradford, K.J. 1984. Effects of flooding on hormonal relations. Pp. 195-219. In: T.T. Kozlowski (ed.). **Flooding and plant growth**. Academic Press, San Diego.
- Sing, A.B.P.; Tucker, K.A.; Sutton, J.D. & Bhardwaj, H.L. 1991. Flooding reduced gas exchange in snap bean. **HortScience** **26**: 372-373.
- Smirnoff, N. & Crawford, R.M.M. 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. **Annals of Botany** **51**: 237-249.
- Topa, M.A. & Cheeseman J.M. 1992. Effects of root hypoxia and low P supply on relative growth, carbon dioxide exchange rates and carbon partitioning in *Pinus serotina* seedlings. **Physiologia Plantarum** **86**: 136-144.
- Thoday, M.A. 1913. On the capillary eudimetric apparatus of Bonnier and Mangin for analysis of air in investing the gases exchanges of plants. **Annals of Botany** **27**: 565-573.