



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



LAÍS FERNANDA MELO PEREIRA

**ASPECTOS FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DA MANDIOCA CULTIVADA SOB
DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM DIFERENTES FASES DE DESENVOLVIMENTO**

Botucatu

2017

LAÍS FERNANDA MELO PEREIRA

**ASPECTOS FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DA MANDIOCA CULTIVADA SOB
DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM DIFERENTES FASES DE DESENVOLVIMENTO**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP - Campus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Agronomia (Agricultura).

Orientador: Prof. Dr. Marcelo de Almeida
Silva

Botucatu
2017

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - DIRETORIA TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO - BOTUCATU (SP)

P436a Pereira, Lais Fernanda Melo, 1987-
Aspectos fisiológicos e bioquímicos da mandioca cultivada sob deficiência hídrica em diferentes fases de desenvolvimento / Lais Fernanda Melo Pereira. - Botucatu : [s.n.], 2017
96 p. : il. color., grafs., tabs.

Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônomicas, Botucatu, 2017
Orientador: Marcelo de Almeida Silva
Inclui bibliografia

1. Mandioca - Cultivo. 2. Irrigação com déficit hídrico. 3. Estresse abiótico. 4. Amido - Produção - Qualidade
I. Silva, Marcelo de Almeida. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Câmpus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônomicas. III. Título.

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte"

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: "ASPECTOS FISIOLÓGICOS E BIOQUÍMICOS DA MANDIOCA CULTIVADA SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM DIFERENTES FASES DE DESENVOLVIMENTO"

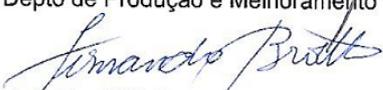
AUTORA: LAÍS FERNANDA MELO PEREIRA

ORIENTADOR: MARCELO DE ALMEIDA SILVA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em AGRONOMIA (AGRICULTURA), pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. MARCELO DE ALMEIDA SILVA

Depto de Produção e Melhoramento Vegetal / Faculdade de Ciências Agrômicas de Botucatu - UNESP


Prof. Dr. FERNANDO BROETTO

Depto de Química e Bioquímica / Instituto de Biociências de Botucatu


Prof. Dr. ADALTON MAZETTI FERNANDES

CERAT / Universidade Estadual Paulista - UNESP


DR. JOSÉ CARLOS FELTRAN

Seção de Raízes e Tubérculos / INSTITUTO AGRONÔMICO DE CAMPINAS


Dr. JOSÉ RODRIGUES MAGALHÃES FILHO

. / Instituto Agrônômico de Campinas

Botucatu, 26 de maio de 2017.

*A minha mãe Tereza Cristina,
a minha vó Enilda Melo e ao meu tio
Newton A. de Alcântara, por todo amor e
apoio nessa caminhada,
dedico.*

AGRADECIMENTOS

À Faculdade de Ciências Agrônômicas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Botucatu, pela oportunidade de realização do Curso de Doutorado.

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcelo de Almeida Silva, pela confiança, amizade, incentivo e orientação.

À minha parceira de experimento Samara Zanetti por toda amizade, cumplicidade, paciência, carinho e por tudo que fez por mim nos momentos mais difíceis.

À Magno Mandioca, em nome do sr. Alexandre Bortoloto, pelo gentil fornecimento das hastes de mandioca para condução do experimento.

A todos os companheiros do Laboratório de Ecofisiologia Aplicada à Agricultura pela convivência e amizade, especialmente a Fernanda P. A. P. Bortolheiro, Marcela Cristina Brunelli, Breno K. L. Bezerra, Lucas A. de Holanda, Isabella G. Willmersdorf, Gabriel Henrique Germino, Paula Caroline S. Moura e José Gerardo Espinoza Véliz.

À Iara Aparecida Pereira Brito pela amizade e auxílio nas análises bioquímicas.

Às amigas Carolina Serrano, Jéssica Dellinhares, Michely Alves, Olívia Lopes, Natália Soares, Cristiana Araújo e Miriam Büchler Tarumoto por todo carinho, amizade, apoio e convivência.

Ao Edilson Ramos Gomes pela amizade e colaboração no experimento.

Ao professor Fernando Broetto pelo apoio na condução das avaliações fisiológicas no laboratório.

Aos funcionários do Departamento de Produção e Melhoramento Vegetal, Eliane Gonçalves da Silva, Adelina Gonçalves dos Santos, Casimiro Edson Alves, Ciro Venâncio de Oliveira, Antônio Oliveira Camargo e Milton Matheus Vieira pela convivência, amizade e colaboração na colheita do experimento.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos que possibilitou a execução desse trabalho de pesquisa.

Ao João Paulo Pereira por todo apoio, amor, carinho e compreensão.

À minha mãe Tereza Cristina, à minha irmã Leila Cristina, à minha vó Enilda Melo, à minha prima Ana Karine, aos meus tios Newton A. de Alcântara e Carlos André Melo pelo amor e carinho e por me apoiarem em todos os momentos.

A todos meus sinceros agradecimentos!

RESUMO

Essa pesquisa teve como objetivo avaliar as características fisiológicas, bioquímicas e os componentes da produção da mandioca de mesa IAC 576-70 sob deficiência hídrica em diferentes fases fenológicas da cultura. O experimento foi conduzido em cultivo protegido, em delineamento inteiramente casualizado e esquema fatorial 3x3, constituído por três fases fenológicas (de 90 a 180; de 180 a 270 e de 270 a 360 dias após o plantio, DAP) e três tensões de água no solo (-10, -40 e -70 kPa), com cinco repetições. As manivas-sementes foram plantadas em caixas com 0,30 m³ de solo e a umidade do solo foi monitorada por tensiômetros, mantendo-se o solo na capacidade de campo até o início dos tratamentos. As características fisiológicas e bioquímicas foram descritas apenas na fase de 90 a 180 DAP, pois a perda natural de folhas no período do inverno na região comprometeu as avaliações nas demais fases. Aos 135 DAP a deficiência hídrica aumentou 42,9% o teor de clorofila total nas plantas sob tensão de -70 kPa. O potencial da água, o teor relativo de água e o extravasamento de eletrólitos nas folhas não foram alterados pelas tensões de água no solo. Houve acréscimo de 16,0% na densidade estomática foliar nas tensões de -40 e -70 kPa, enquanto que a eficiência quântica efetiva do fotossistema II e a taxa de transporte de elétrons foram reduzidas. As plantas sob as menores tensões de água no solo aumentaram 15,4% os teores de açúcares solúveis nas folhas. As atividades das enzimas antioxidantes foram mais acentuadas aos 180 DAP, de modo que os teores de peróxido de hidrogênio não diferiram entre os tratamentos. A tensão de -70 kPa ocasionou aumento de 22,6% nos teores de ácido malondialdeído nas folhas aos 135 DAP. A deficiência hídrica entre 90 e 180 DAP reduziu 60% as massas de matéria seca da parte aérea e da raiz, ocasionando perdas de até 75,6% na produção total de raiz. A limitação hídrica entre 180 a 270 DAP não alterou a massa de matéria seca da planta, o número de raiz não comercial, o índice de colheita, o teor de amido e a produção de raiz. As plantas sob deficiência hídrica entre 270 a 360 DAP reduzem em 32,5% a produção total de raiz tuberosa. A deficiência hídrica afeta o desenvolvimento das plantas de mandioca na fase de desenvolvimento dos ramos e folhas.

Palavras-chave: *Manihot esculenta* Crantz. Seca. Fluorescência da clorofila. Ajuste osmótico. Enzimas antioxidantes. Produção.

ABSTRACT

This research aimed to evaluate the physiological and biochemical characteristics and yield components of sweet cassava plants IAC 576-70 under water deficit in different phenological phases of the crop. The experiment was carried out in a completely randomized design and factorial scheme 3 x 3, consisting of three phenological stages (90 to 180, 180 to 270 and 270 to 360 days after planting DAP), and three soil water tension (-10, -40 and -70 kPa), with five replicates. The stem cuttings were planted in boxes with 0.30 m³ of soil and the soil moisture was monitored by tensiometers, keeping the soil in the field capacity until the beginning of the treatments. The physiological and biochemical characteristics were described only in the phenological phase 90 to 180 DAP, because the natural loss of leaves in the winter period in the region compromised the evaluations in the other phases. At 135 DAP the water deficit increased by 42.9% the total chlorophyll content in plants under tension of -70 kPa. The water potential, relative water content and electrolyte leakage in the leaf were not altered by soil water tension. There was an increase of 16.0% in leaf stomatal density under tensions of -40 and -70 kPa, while the effective quantum efficiency of photosystem II and the rate of electron transport were reduced. The plants under the tensions of -40 and -70 kPa increased the soluble sugar content of the leaves by 15.4%. The activities of antioxidant enzymes were more accentuated at 180 DAP, so that the levels of hydrogen peroxide did not differ between treatments. The tension of -70 kPa caused an increase of 22.6% in malondialdehyde acid content in the leaves at 135 DAP. The water deficit between 90 and 180 DAP reduced the dry matter masses of the aerial part and the tuberous root by 60%, causing losses of up to 75.6% in total root yield. The water limitation between 180 and 270 DAP did not change the dry matter mass of the plant, number of non-commercial root, harvest index, starch content and root yield. Plants under water deficit between 270 and 360 DAP reduce total tuberous root production by 32.5%. The water deficit effects the development of cassava plants in the development stage of the branches and leaves.

Keywords: *Manihot esculenta* Crantz. Drought. Chlorophyll fluorescence. Osmotic adjustment. Antioxidant enzymes. Yield.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	15
CAPÍTULO 1 – RELAÇÕES HÍDRICAS EM PLANTAS DE MANDIOCA DE MESA IAC 576-70 SOB DIFERENTES NÍVEIS DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA	18
1.1 Introdução.....	19
1.2 Material e Métodos	21
1.2.1 Descrição da área experimental e instalação da cultura	21
1.2.2 Submissão dos tratamentos e manejo da cultura	22
1.2.3 Variáveis fisiológicas	23
1.2.3.1 Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD	23
1.2.3.2 Potencial da água e teor relativo de água	24
1.2.3.3 Extravasamento de eletrólitos	24
1.2.3.4 Densidade estomática.....	25
1.2.3.5 Fluorescência da clorofila a	25
1.2.4 Análise estatística	26
1.3 Resultados	26
1.3.1 Condições ambientais durante o experimento	26
1.3.2 Análises fisiológicas	27
1.4 Discussão	34
1.5 Referências Bibliográficas	39
CAPÍTULO 2 – EFEITOS DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA E DA ÉPOCA DE CRESCIMENTO NAS CARACTERÍSTICAS BIOQUÍMICAS DA MANDIOCA DE MESA IAC 576-70	46
2.1 Introdução.....	47
2.2 Material e Métodos	49
2.2.1 Caracterização da área experimental e instalação da cultura.....	49
2.2.2 Tratamentos e manejo da cultura	50
2.2.3 Variáveis bioquímicas.....	51
2.2.3.1 Proteínas solúveis.....	52
2.2.3.2 Prolina	52
2.2.3.3 Açúcares solúveis	53
2.2.3.4 Peróxido de hidrogênio	53

2.2.3.5	Peroxidação de lipídios	53
2.2.3.6	Atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POD).....	54
2.2.4	Análise estatística.....	55
2.3	Resultados.....	55
2.3.1	Condições ambientais durante o experimento	55
2.3.2	Análises bioquímicas	57
2.4	Discussão.....	61
2.5	Referências Bibliográficas	65
	CAPÍTULO 3 – COMPONENTES DA PRODUÇÃO DA MANDIOCA DE MESA IAC 576-70 SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM DIFERENTES FASES FENOLÓGICAS.....	72
3.1	Introdução	73
3.2	Material e Métodos.....	73
3.2.1	Descrição da área experimental e instalação da cultura.....	75
3.2.2	Submissão dos tratamentos e manejo da cultura	76
3.2.3	Componentes da produção.....	77
3.2.4	Análise estatística.....	78
3.3	Resultados.....	78
3.3.1	Condições ambientais durante o experimento	78
3.3.2	Análise dos componentes da produção	81
3.4	Discussão	88
3.5	Referências Bibliográficas	90
	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	94
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	95

INTRODUÇÃO GERAL

Originária da América do Sul, a mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é uma planta heliófita, perene, arbustiva de raízes tuberosas que constitui uma das mais importantes fontes de carboidratos nos trópicos, principalmente na África, Ásia e América do Sul (Kanto et al., 2012). No Brasil, a mandioca é cultivada em todo o país, com estimativa de produção em 2016 de 23,7 milhões de toneladas e produtividade de 15,3 toneladas de raízes por hectare. A região Sudeste contribuiu com 2,3 milhões de toneladas, destacando-se o Estado de São Paulo com produção equivalente a 48% do total da região e produtividade superior a média nacional de 24,8 toneladas de raízes por hectare (IBGE, 2017).

As cultivares de mandioca são geralmente classificadas em mandioca de mesa, comercializada na forma in natura, apresentando baixa concentração do ácido cianídrico nas raízes frescas e mandioca de indústria, transformada principalmente em farinha e fécula, com maior concentração do ácido cianídrico (Souza; Fialho, 2003). A cultivar IAC 576-70 é a principal cultivar de mandioca de mesa plantada no Estado de São Paulo, ocupando em torno de 90% da área, com altas produtividades, excelentes qualidades culinárias e arquitetura favorável aos tratamentos culturais (Otsubo; Lorenzi, 2004).

O desenvolvimento da planta de mandioca pode ser dividido em cinco fases fenológicas: emergência (5 a 15 dias após o plantio); início do desenvolvimento foliar e formação do sistema radicular (15 a 90 dias após o plantio); desenvolvimento dos ramos e folhas (90 a 180 dias após o plantio); translocação expressiva de carboidratos para as raízes (180 a 300 dias após o plantio) e paralização do crescimento vegetativo (300 a 360 dias após o plantio), cuja duração e existência dependem de vários fatores relacionados a diferenças varietais, práticas culturais e condições ambientais (Alves, 2006).

A mandioca é encontrada nas mais variadas condições edafoclimáticas, entre as latitudes 30° N e 30° S e altitudes que variam desde o nível do mar até cerca de 2.000 m, com precipitação anual de 500 mm em regiões semi-áridas e maior que 2.000 mm em regiões úmidas (El-Sharkawy, 2012). Devido a sua rusticidade e adaptabilidade às condições ambientais adversas, a mandioca geralmente é produzida em áreas inaptas para a maioria dos outros cultivos, onde a cultura é submetida a períodos frequentes de deficiência de água no solo. No entanto, apesar

de ser uma cultura considerada tolerante à seca, a produtividade das raízes pode ser reduzida em até 60% sob condições de deficiência hídrica (Connor et al., 1981; Oliveira et al., 1982).

A importância ecológica da água está associada ao fato de que os processos fisiológicos das plantas são afetados pelo suprimento hídrico (Kramer; Boyer, 1995). Além de ser o principal constituinte, desempenha funções como solvente, reagente, manutenção da turgescência celular e regulação térmica dos tecidos (Angelocci, 2002). Diante dessa importância, a tolerância das plantas a deficiência hídrica envolve uma série de adaptações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares que as conduzem a economizar água para uso em períodos posteriores (Machado et al., 2009). Essas respostas podem ser complexas e dependem da cultivar, do estágio de desenvolvimento da planta, além da duração e da severidade do estresse (Santos; Carlesso, 1998).

Sob condições de deficiência de água no solo ou de alta demanda evaporativa da atmosfera, as plantas de mandioca apresentam controle estomático bastante eficiente (El-Sharkawy, 2007). Contudo, a redução da abertura estomática pode limitar a taxa de difusão de CO₂ para o interior da folha, com efeitos diretos sobre a fotossíntese e o crescimento do vegetal (Alves, 2006).

Dentre todas as atividades que dependem do turgor celular a fotossíntese é uma das variáveis que apresentam maior sensibilidade à seca (Lawlor; Tezara, 2009). Assim, os teores de pigmentos fotossintéticos são frequentemente utilizados para estimar a capacidade fotossintética das plantas na ocorrência de diversos estresses ambientais (Baret et al., 2007; Ciganda et al., 2008), bem como a análise da fluorescência da clorofila *a* para detectar a ocorrência da inibição ou redução na transferência de elétrons na etapa fotoquímica da fotossíntese (Maxwell; Johnson, 2000).

Na ocorrência da fotoinibição, ou seja, inibição do processo fotoquímico pelo excesso de luz, combinada a elevadas temperaturas e deficiência hídrica do solo, a absorção intensa de energia luminosa produz elétrons em excesso que podem reagir com o oxigênio molecular (O₂) e formar as espécies reativas de oxigênio (EROs) (Carvalho, 2008). As EROs tal como oxigênio singleto (¹O₂), peróxido de hidrogênio (H₂O₂), ânion superóxido (O₂⁻) e radical hidroxílico (OH·) são moléculas tóxicas capazes de oxidar as proteínas, DNA e lipídios (Apel; Hirt, 2004).

A fim de conter os efeitos deletérios das EROs, as plantas desenvolveram um complexo mecanismo de defesa antioxidativo constituído por metabólitos e enzimas antioxidantes que atuam para manter as EROs em baixo nível celular (Sharma et al., 2012). Os antioxidantes têm sido encontrados em quase todos os compartimentos celulares, o que demonstra a importância da desintoxicação das EROs para a sobrevivência celular (Mittler et al., 2004).

Estudos realizados em diversas culturas revelam que outra forma de adaptação à seca que as plantas desenvolveram é o acúmulo de solutos compatíveis com a água que permite a expansão celular e o crescimento da planta em situações de deficiência hídrica, pois mantém os estômatos parcialmente abertos permitindo a assimilação de CO₂ (Morgan, 1984; Munns, 1988). O incremento desses solutos, tais como açúcares solúveis, prolina e outros aminoácidos, promove o ajuste osmótico, preservando a integridade de proteínas, enzimas e membranas, mantendo o equilíbrio de água na célula em condições ambientais desfavoráveis (Bartels; Sunkar, 2005).

Na cultura da mandioca, apesar de alguns genótipos serem recomendados como adaptados à seca, pouco se tem elucidado sobre as características que estão por trás dos mecanismos que fazem da mandioca uma das culturas mais tolerantes às diferentes condições ambientais. Diante do exposto, a hipótese dessa pesquisa é que a deficiência hídrica submetida em diferentes fases de desenvolvimento das plantas de mandioca promove alterações a nível fisiológico, bioquímico e de produção que podem indicar tolerância ou sensibilidade à escassez de água. Assim, o objetivo foi avaliar as características fisiológicas, bioquímicas e os componentes da produção da mandioca de mesa IAC 576-70 sob condições de deficiência hídrica em diferentes fases de desenvolvimento, visando gerar informações sobre o comportamento da cultura que possam servir para selecionar materiais genéticos mais produtivos em condições de baixa precipitação.

CAPÍTULO 1

RELAÇÕES HÍDRICAS EM PLANTAS DE MANDIOCA DE MESA IAC 576-70 SOB DIFERENTES NÍVEIS DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA

Laís Fernanda Melo Pereira¹, Samara Zanetti¹, Marcelo de Almeida Silva¹

¹UNESP - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônomicas. Cx. Postal 237, 18603-970, Botucatu, SP, Brasil. E-mail: lais.agro@hotmail.com; samarazanetti@hotmail.com; marcelosilva@fca.unesp.br

Resumo

Essa pesquisa teve como objetivo avaliar as alterações fisiológicas em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 submetidas à diferentes níveis de deficiência hídrica. O experimento foi conduzido em cultivo protegido, em delineamento inteiramente casualizado, constituído por três épocas de avaliação (0, 45 e 90 dias após a deficiência hídrica) e três tensões de água no solo (-10, -40 e -70 kPa), com cinco repetições. As manivas-sementes com 5 a 7 gemas foram plantadas em caixas com 0,30 m³ de solo e o controle da umidade do solo foi feito por tensiômetros de punção. As plantas foram diariamente inspecionadas e irrigadas, mantendo-se o solo na capacidade de campo até o início dos tratamentos. A deficiência hídrica afetou as plantas principalmente aos 45 dias após a deficiência hídrica, havendo incremento de 42,9% nos teores de clorofila total nas plantas sob tensão de -70 kPa. O potencial da água, teor relativo de água e extravasamento de eletrólitos na folha não foram alterados pelas tensões de água no solo. Houve aumento de 16,0% na densidade estomática nas tensões de -40 e -70 kPa, no entanto, a eficiência quântica efetiva do fotossistema II e a taxa de transporte de elétrons foram reduzidas.

Palavras-chave: *Manihot esculenta*; Seca; Clorofila; Potencial da água; Fluorescência; Densidade estomática.

Abstract

This research aimed to evaluate the physiological changes of sweet cassava plants IAC 576-70 submitted to different levels of water deficit. The experiment was carried out in a completely randomized design, with three evaluation periods (0, 45 and 90 days after water deficit) and three soil water tension (-10, -40 and -70 kPa), with five replicates. The stem cuttings with 5-7 nodes were planted in boxes with 0.30 m³ of soil and the control of soil moisture was done by puncture tensiometers. The plants were inspected daily and irrigated, keeping soil moisture at field capacity until the beginning of the treatments. The water deficit affected the plants mainly at 45 days, with an increase of 42.9% in total chlorophyll content in plants under tension of -70 kPa. The water potential, relative water content and electrolyte leakage in the leaf were not altered by soil water tension. There was an increase of 16.0% in stomatal density under tensions of -40 and -70 kPa, however, the effective quantum efficiency of photosystem II and the rate of electron transport were reduced.

Keywords: *Manihot esculenta*; Drought; Chlorophyll; Water potential; Fluorescence; Stomatal density.

1.1 Introdução

Pertencente à família das Euforbiáceas, a mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é uma planta heliófita, perene, arbustiva de raízes tuberosas, considerada uma das principais fontes de alimentos energéticos nos países em desenvolvimento (Alves, 2002). Suas raízes amiláceas são utilizadas tanto na alimentação humana e animal ou como matéria prima para indústrias alimentícias, têxtil e papelreira (Santisopasri et al., 2001).

A mandioca é caracterizada como planta tolerante a seca, sendo comumente produzida em áreas que recebem menos de 700 mm de chuva por ano com uma estação seca de 4 a 6 meses (El-Sharkawy, 2012). No entanto, o período de maior suscetibilidade da cultura a deficiência hídrica situa-se entre 30 e 150 dias após o plantio (Oliveira et al., 1982). A redução no rendimento de raízes tuberosas depende da duração da deficiência hídrica e é determinada pela sensibilidade de um particular estágio fenológico ao estresse (Lebot, 2009).

A deficiência hídrica pode ser definido como todo o conteúdo de água de um tecido ou célula que está abaixo do conteúdo de água de máxima hidratação (Taiz; Zeiger, 2013). A redução do potencial da água afeta todas as atividades que dependem do turgor, como divisão e alongamento celular, fotossíntese, respiração, translocação, absorção de íons e metabolismo de nutrientes. A fotossíntese é uma das variáveis que apresentam maior sensibilidade à seca (Lawlor e Tezara, 2009; Inman-Bamber e Smith, 2005).

Os pigmentos fotossintéticos são frequentemente utilizados para estimar a capacidade fotossintética das plantas, pois os seus teores podem variar entre as espécies, bem como entre genótipos da mesma espécie (Baret et al., 2007; Ciganda et al., 2008). Em ambientes estressantes como a seca, a ocorrência da inibição ou redução na transferência de elétrons na etapa fotoquímica da fotossíntese das plantas é refletida por incremento na fluorescência da clorofila *a* (Maxwell e Johnson, 2000), de modo que o excesso de energia absorvida pelos pigmentos é dissipado devido principalmente a falta de água e a limitação na assimilação de CO₂.

A redução da condutância estomática foliar nas plantas em condição de deficiência hídrica é de suma importância para evitar a perda de água severa e assim proteger os sistemas fotossintéticos e as estruturas celulares de danos irreversíveis (Duque e Setter, 2013). Os mecanismos fisiológicos e de desenvolvimento que permitem uma espécie tolerar períodos prolongados de deficiência de água pode envolver vários atributos (Alves e Setter, 2004). Esses mecanismos dependem do genótipo, do estágio de desenvolvimento da planta, além da duração e da severidade do estresse (Bray, 1993; Santos e Carlesso, 1998).

Na cultura da mandioca, apesar de alguns genótipos serem recomendados como adaptados à seca, pouco se tem elucidado sobre as características que envolvem tais adaptações que fazem da mandioca uma das culturas mais tolerantes às diferentes condições ambientais. Assim, a hipótese é que plantas de mandioca sujeitas à deficiência hídrica apresentam mudanças na fisiologia que podem ser efetivas para indicar a tolerância ou a sensibilidade à escassez de água. O objetivo desse trabalho foi avaliar as alterações fisiológicas em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 submetidas à diferentes níveis de deficiência hídrica durante a fase fenológica compreendida entre 90 a 180 dias após o plantio.

1.2 Material e Métodos

1.2.1 Descrição da área experimental e instalação da cultura

O experimento foi conduzido em ambiente protegido na Faculdade de Ciências Agrônômicas - FCA/UNESP, localizada no município de Botucatu (22° 51' S de latitude, 48° 26' W de longitude e 786 m de altitude), Estado de São Paulo, Brasil. O clima da região foi caracterizado pela metodologia de Thornthwaite como B₂rB'_{3a}', clima úmido com pequena deficiência hídrica (abril, julho e agosto), mesotérmico e concentração da evapotranspiração potencial no verão de 33%. A média anual da temperatura do ar é de 20,3 °C, com precipitação pluvial de 1.428,4 mm (Cunha e Martins, 2009). O solo da área foi classificado como Neossolo de textura média (Embrapa, 2006).

A cultivar IAC 576-70 foi utilizada por ser a principal cultivar de mandioca de mesa plantada no Estado de São Paulo, ocupando em torno de 90% da área, com altas produtividades, excelentes qualidades culinárias e arquitetura favorável aos tratamentos culturais (Otsubo e Lorenzi, 2004).

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente ao acaso, constituído por três épocas de avaliação (0, 45 e 90 dias após a deficiência hídrica, DAD) e três tensões de água no solo (-10, -40 e -70 kPa), com cinco repetições. As épocas de avaliação dos tratamentos ocorreram durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da cultura da mandioca no período de 90 a 180 dias após o plantio (Alves, 2006), sendo 0, 45 e 90 DAD os dias correspondentes a 90, 135 e 180 dias após o plantio (DAP), respectivamente. A tensão de água no solo de -10 kPa foi considerada como o controle, a tensão de -40 kPa a deficiência hídrica moderada e a tensão -70 kPa a deficiência hídrica severa.

Foi realizado o plantio no dia 13 de novembro de 2014, utilizando ramos retiradas do terço médio de plantas sadias com idade de 12 meses. As ramos foram seccionadas em ângulo reto, com auxílio de um facão, produzindo manivas-sementes de 0,20 m de comprimento com 5 a 7 gemas. Foi plantada uma maniva-semente por caixa de 1,00 x 1,00 x 0,57 m que possibilitaram a drenagem da água, contendo aproximadamente 0,30 m³ de solo.

Foram instalados tensiômetros de punção próximo a planta em todas as caixas a 20 cm de profundidade do solo e a tensão foi medida em tensímetro digital.

Diariamente as plantas foram inspecionadas e irrigadas, mantendo-se a umidade do solo próximo à capacidade de campo até o início da submissão dos tratamentos.

De acordo com a análise química do solo, realizada antes da instalação do experimento, não houve a necessidade de adubação no plantio, realizando-se apenas a adubação de cobertura aos 40 DAP com ureia (45% N) na dose de 40 kg ha⁻¹ de N (Lorenzi et al., 1997). Aos 45 DAP foi feito o desbaste das hastes da planta, deixando-se duas hastes por caixa.

1.2.2 Submissão dos tratamentos e manejo da cultura

Aos 90 DAP as plantas de mandioca foram submetidas às tensões de água no solo de -10, -40 e -70 kPa até aos 180 DAP. As leituras aferidas no tensímetro entre 16 e 17 h, foram convertidas em potencial matricial de água no solo (Ψ_m) na unidade de kPa (Dourado Neto et al., 1995) e posteriormente foi feito o ajuste dos dados de acordo com a curva de retenção de água do solo (Figura 1) elaborada pelo modelo descrito por Van Genuchten (1980).

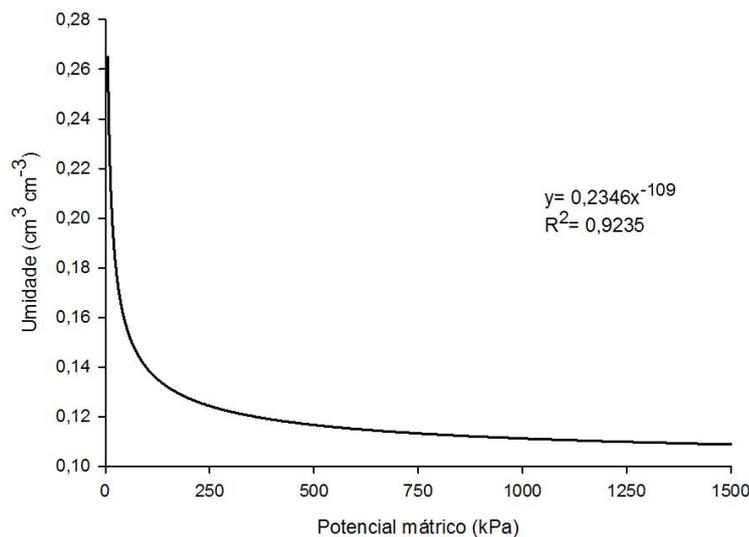


Figura 1 - Curva de retenção de água do solo da área experimental na profundidade de 0 a 20 cm.

A estimativa da lâmina de irrigação foi realizada com base na capacidade de água disponível (CAD), conforme a equação 1, visando manter a tensão de água no solo de acordo com cada tratamento.

$$\text{CAD} = (\text{CC} - \text{PMP}) \times Z \quad (1)$$

Onde: CAD é a capacidade de água disponível (mm), CC é o teor de água volumétrico na capacidade de campo ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$), PMP é o teor de água volumétrico no ponto de murcha permanente ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) e Z a profundidade efetiva do sistema radicular (mm) (considerado 200 mm).

As variáveis meteorológicas dentro do cultivo protegido foram registradas por todo período experimental através do Datalogger (Instrutherm, HT-500, São Paulo, Brasil), obtendo-se a temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e a umidade relativa do ar (%), e a partir destes foi calculado o déficit de pressão de vapor (DPV) do ar (Smith et al., 1991).

Após 180 DAP as plantas foram reidratadas, mantendo-se o solo na tensão em torno de -10 kPa até a colheita aos 360 DAP. O controle químico foi realizado aos 30 DAP com aplicação do herbicida Clomazone (2 L ha^{-1}) e aos 78 e 326 DAP com a aplicação do inseticida Tiametoxam (2 L ha^{-1}) para o controle do percevejo de renda *Vatiga manihotae* (Hemiptera: Tingidae).

1.2.3 Variáveis fisiológicas

Aos 0, 45 e 90 DAD foram analisados nas folhas os pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e carotenoides), índice SPAD, potencial da água, teor relativo de água, extravasamento de eletrólitos, densidade estomática e fluorescência da clorofila *a*.

1.2.3.1 Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD

Os pigmentos fotossintéticos foram quantificados em tecidos foliares frescos pela extração em solução de N, N-dimetilformamida (DMF) e posterior determinação por espectrofotometria. Retirou-se um disco de 1,1 cm de diâmetro da folha localizada no terço médio das plantas de mandioca, colocando-os em tubos de ensaio envolvidos por papel alumínio e com tampa rosqueável, contendo 2 mL de DMF. Os teores de pigmentos foram determinados após 24 h, retirando-se 1 mL do extrato e diluindo-se em 1 mL de água deionizada para efetuar as leituras de absorbância em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) nos

comprimentos de onda 664 nm para a clorofila *a*, 647 nm para a clorofila *b* e 480 nm para os carotenoides (Porra et al., 1989; Wellburn, 1994).

O conteúdo de clorofila também foi estimado pelo índice SPAD através do clorofilômetro portátil SPAD-502 (Konica Minolta Corporation, Osaka, Japão), obtendo-se a média de quatro leituras em folhas do terço médio das plantas de mandioca.

1.2.3.2 Potencial da água e teor relativo de água

O potencial da água (Ψ_w) foliar foi analisado utilizando a câmara de pressão Scholander (SoilMoisture Equipment, Santa Bárbara, CA, EUA), entre 5 e 7 h da manhã (pre-dawn), retirando-se a segunda folha expandida a partir do ápice das plantas de mandioca. A leitura foi determinada quando ocorreu a exsudação pelo corte feito no pecíolo da folha.

O teor relativo de água na folha (TRA) foi obtido pela determinação da massa de matéria fresca, túrgida e seca de 6 discos foliares de 1,1 cm de diâmetro, retirados da folha do terço médio das plantas de mandioca. Os valores das massas foram submetidos a equação 2 (Barrs, 1962).

$$\text{TRA} = (\text{Mf} - \text{Ms}) / (\text{Mt} - \text{Ms}) \times 100 \quad (2)$$

Onde: TRA é o teor relativo de água (%), Mf é a massa de matéria fresca dos discos foliares (g), Ms é a massa de matéria seca dos discos foliares (g) e Mt é a massa de matéria túrgida dos discos foliares (g).

1.2.3.3 Extravasamento de eletrólitos

A integridade das membranas celulares foram analisadas retirando-se 30 discos de 0,5 cm de diâmetro da folha do terço médio das plantas de mandioca, os quais foram mantidos sob agitação por 24 h em 10 mL de solução de 0,3 M de manitol. Ao final da incubação, a condutividade elétrica da solução foi medida em condutivímetro digital. Logo após, os frascos contendo a solução e os discos foliares foram pesados e mantidos em aquecimento por 10 minutos. Após o resfriamento até temperatura ambiente, os frascos foram novamente pesados, repondo com água

deionizada a diferença do volume evaporado, sendo mantidos por mais 30 minutos de agitação. Ao término do tempo foi efetuada nova leitura da condutividade elétrica. O extravasamento de eletrólitos foi calculado pela equação 3 (Lafuente et al., 1991).

$$EE = (C_i/C_f) \times 100 \quad (3)$$

Onde: EE é o extravasamento de eletrólitos (%), C_i é a condutividade elétrica inicial ($\mu\text{S cm}^{-1}$) e C_f é a condutividade elétrica final ($\mu\text{S cm}^{-1}$).

1.2.3.4 Densidade estomática

Na mesma folha retirada do terço médio das plantas de mandioca para analisar os pigmentos fotossintéticos foi determinada a densidade estomática pela impressão da folha, utilizando esmalte incolor e auxílio de fita adesiva transparente. O número de estômatos foi obtido pela média da contagem de duas impressões da superfície abaxial da folha, considerando uma área de $0,0744 \text{ mm}^2$ na objetiva de 40x de ampliação em microscópio Biológico (Biovídeo, BEL Photonics, Monza, Itália). A densidade estomática foi estimada pelo número de estômatos mm^{-2} (Majumdar et al., 1972).

1.2.3.5 Fluorescência da clorofila a

A emissão da fluorescência da clorofila a foi avaliada utilizando o fluorômetro portátil de luz modulada (Opti-Sciences, OS5p, Hudson, EUA), a partir do qual se obtêm a fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m) e fluorescência variável (F_v). As avaliações ocorreram às 9 h da manhã (horário no qual as plantas estavam adaptadas ao ambiente com radiação fotossinteticamente ativa (PAR) em torno de around $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), analisando-se a eficiência quântica efetiva ($\Delta F/F_m'$) do fotossistema II, a taxa de transporte de elétrons (ETR) e a eficiência quântica potencial (F_v/F_m) do fotossistema II, sendo esta última obtida após adaptação das folhas ao escuro (≈ 20 min) com auxílio de pinças plásticas, emitindo-se logo após um feixe de luz saturante durante 0,5 s. Todas as leituras foram padronizadas na terceira folha expandida da planta a partir do ápice, obtendo-se a média de duas leituras em cada planta.

1.2.4 Análise estatística

Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F, com posterior comparação de médias pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. Os dados foram analisados em parcelas subdivididas no tempo, considerando como parcela as épocas de avaliação e como subparcela as tensões de água no solo. Utilizou-se o software estatístico SISVAR versão 5.0 (Ferreira, 2008).

1.3 Resultados

1.3.1 Condições ambientais durante o experimento

Durante o experimento a temperatura média do ar dentro do cultivo protegido variou de 21,0 a 33,3 °C, apresentando média de 23,5 °C no período de 90 a 180 DAP. A umidade relativa do ar apresentou média geral de 67,2%, entretanto, na fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da cultura da mandioca (90 a 180 DAP) a umidade foi mais elevada (73,9%) (Figura 2A).

O aumento da umidade relativa do ar nessa fase e, conseqüentemente, o decréscimo da temperatura, contribuiu diretamente para a redução do DPV do ar, variando de 0,6 a 1,0 kPa. Aos 45 DAP o DPV do ar atingiu média de 2,4 kPa (Figura 2B). Houve correlação positiva e significativa entre o DPV do ar e a temperatura dentro do cultivo protegido (Figura 2C).

A partir dos 90 até 180 DAP as plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 foram irrigadas diariamente para manter as tensões de água no solo em cada tratamento. As tensões antes da irrigação nesse período foram de -17,6 kPa no tratamento de -10 kPa, -48,9 kPa no tratamento de -40 kPa e -65,3 kPa no tratamento de -70 kPa. Os solos tardaram aproximadamente 15 dias após o início dos tratamentos para alcançarem às tensões de água no solo de -40 e -70 kPa, mantendo-as até o final do experimento (Figura 2D).

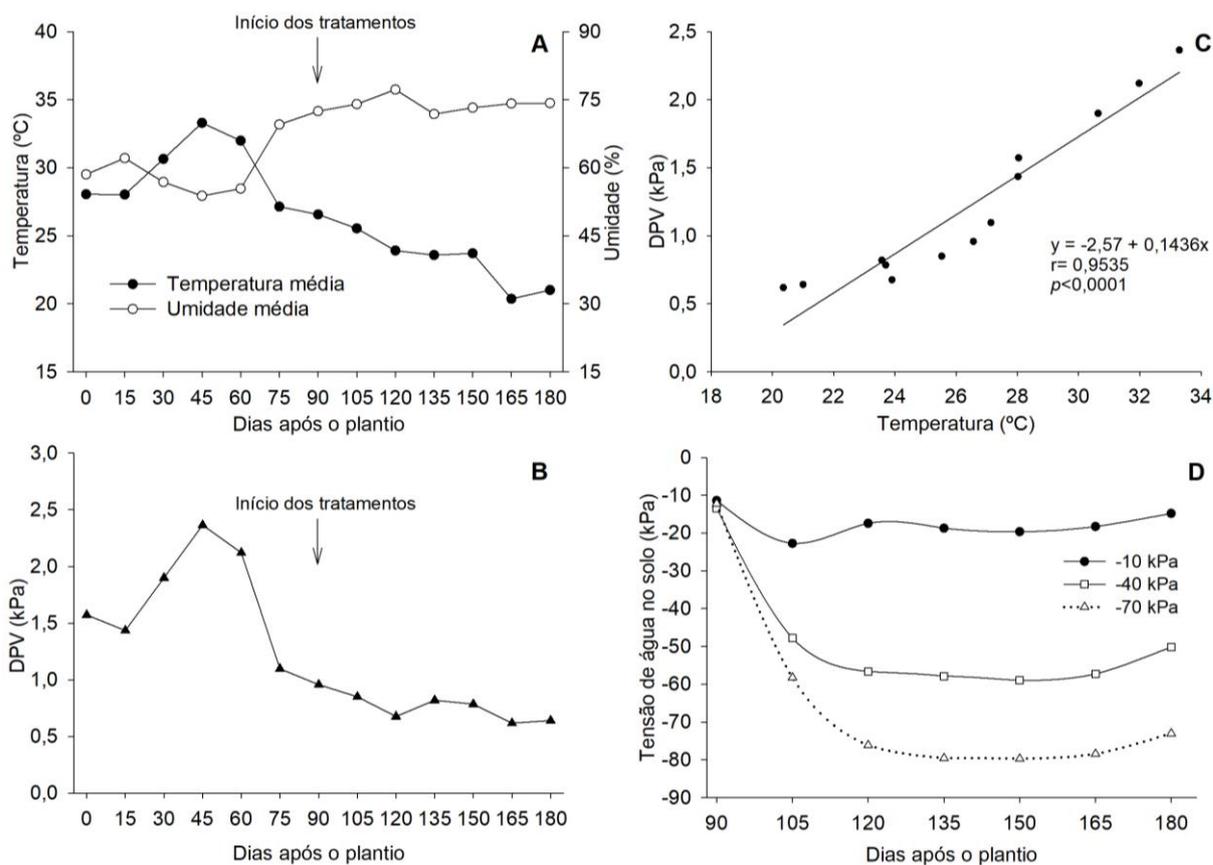


Figura 2 – Médias quinzenais de temperatura e umidade relativa do ar (A), déficit de pressão de vapor (B), correlação entre déficit de pressão de vapor e temperatura do ar (C) e tensões de água no solo no período experimental (D) durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da cultura da mandioca de mesa IAC 576-70. Botucatu, SP, 2015.

1.3.2 Análises fisiológicas

De acordo com a análise de variância, houve efeito do fator DAD na clorofila *a*, clorofila *a/b*, clorofila *b*, clorofila total, carotenoides e índice SPAD das plantas de mandioca. O fator tensão de água no solo (TS) não afetou a clorofila *a/b* e o índice SPAD. A interação entre os fatores ocorreu em todas as variáveis em análise, com exceção da clorofila *b* e índice SPAD (Tabela 1).

Tabela 1 - Análise de variância dos pigmentos fotossintéticos e índice SPAD em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015.

Fonte de variação	GL	Valores de <i>F</i>					
		Clor <i>a</i>	Clor <i>a/b</i>	Clor <i>b</i>	Clor total	Carotenoides	Índice SPAD
DAD	2	22,03*	16,35*	21,17*	22,44*	31,31*	63,00*
TS	2	15,47*	2,94 ^{ns}	7,33*	13,45*	11,70*	0,17 ^{ns}
DAD x TS	4	7,08*	10,29*	1,75 ^{ns}	5,13*	3,60*	1,88 ^{ns}
CV% parcela		12,97	6,22	16,73	13,57	12,93	7,55
CV% subparcela		10,98	5,51	13,68	11,34	10,61	7,48

DAD: dias após a deficiência hídrica; TS: tensão de água no solo; Clor: clorofila; GL: graus de liberdade; *: significativo ($p < 0,05$); ^{ns}: não significativo; CV: coeficiente de variação.

No início dos tratamentos (0 DAD), quando todas as plantas de mandioca estavam sob tensão de água no solo em torno de -10 kPa, os teores de clorofila *a* foram em média 11,18 $\mu\text{g cm}^{-2}$ (Figura 3A). Aos 45 DAD não houve diferença significativa entre as plantas sob tensão de -10 e -40 kPa, no entanto, as plantas sob tensão de -70 kPa apresentaram 18,87 $\mu\text{g cm}^{-2}$ de clorofila *a*, um acréscimo de 50,4% em relação às plantas sob tensão de -10 kPa no mesmo período. Aos 90 DAD não houve diferença significativa nos teores de clorofila *a* das plantas de mandioca independente da tensão de água no solo. No geral, as plantas sob tensão de -10 kPa mantiveram os teores de clorofila *a* em média de 11,88 $\mu\text{g cm}^{-2}$ durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas, enquanto que as plantas sob tensão de -40 kPa tiveram aumento de 42,5% aos 45 DAD, apresentando média de 14,17 $\mu\text{g cm}^{-2}$ de clorofila *a* entre 45 e 90 DAD. As plantas sob tensão de -70 kPa tiveram acréscimo de 52,3% aos 45 DAD em relação às plantas no início dos tratamentos, havendo redução de 30,8% nos teores de clorofila *a* aos 90 DAD.

A relação clorofila *a/b* das plantas de mandioca foi em média 3,64 ao 0 DAD (Figura 3B). As plantas sob tensão de -10 kPa apresentaram menor relação clorofila *a/b* (2,88) aos 45 DAD, diferindo das demais plantas sob tensões de -40 e -70 kPa, indicando assim que possuíam maiores teores de clorofila *b* nas folhas. Aos 90 DAD não houve diferença significativa entre as plantas nas diferentes tensões de água no solo. A relação clorofila *a/b* das plantas sob tensão de -10 kPa oscilou durante o período experimental, havendo diferenças estatísticas entre os dias após a deficiência hídrica. As plantas sob tensões de -40 e -70 kPa tiveram um decréscimo na relação clorofila *a/b* entre 0 e 90 DAD.

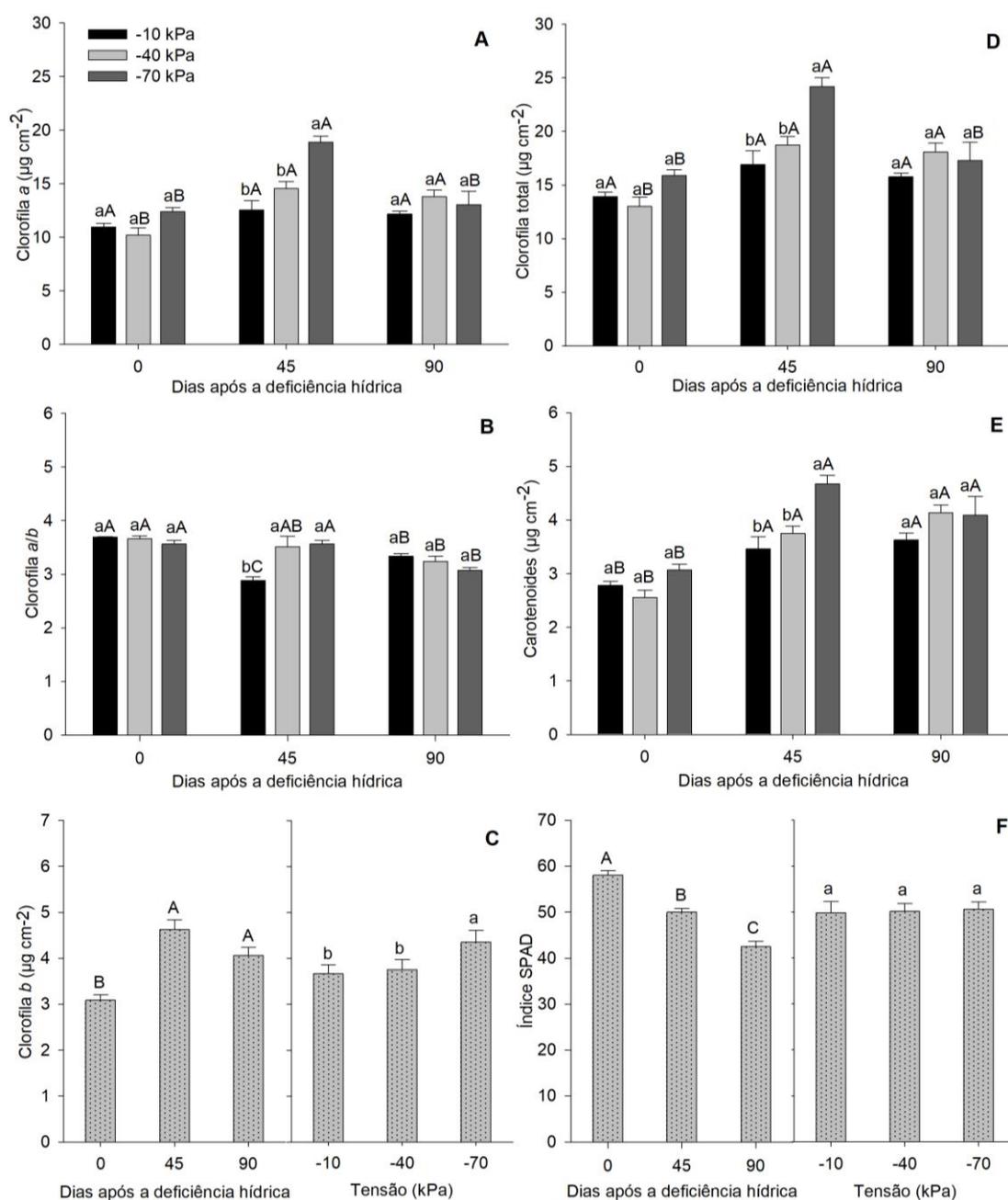


Figura 3 – Clorofila a (A), clorofila a/b (B), clorofila b (C), clorofila total (a+b) (D), carotenoides (E) e índice SPAD (F) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob diferentes tensões de água no solo durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015. Médias seguidas pela mesma letra maiúsculas para os dias e minúsculas para as tensões não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. As barras indicam o erro padrão da média de cinco repetições.

Os teores de clorofila *b* (Figura 3C) aumentaram durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas das plantas de mandioca, independente da

tensão de água no solo aplicada, alcançando $4,62 \mu\text{g cm}^{-2}$ de clorofila *b* aos 45 DAD e $4,06 \mu\text{g cm}^{-2}$ aos 90 DAD. De maneira geral, as plantas sob a tensão de -70 kPa apresentaram incremento de clorofila *b* de 18,8% em relação às plantas sob tensão de água no solo de -10 kPa .

Os teores de clorofila total não diferiram significativamente entre as plantas de mandioca ao 0 DAD, com média de $14,27 \mu\text{g cm}^{-2}$ (Figura 3D). Aos 45 DAD as plantas submetidas à tensão de -70 kPa apresentaram teores de clorofila total de $24,17 \mu\text{g cm}^{-2}$, sendo um acréscimo de 42,9 e 29,1% em relação às plantas sob tensão de -10 e -40 kPa , respectivamente, havendo diferença significativa entre as tensões. Aos 90 DAD as plantas tiveram os teores de clorofila total semelhantes, média de $17,05 \mu\text{g cm}^{-2}$, independente da condição de água no solo. As plantas sob tensão de -10 kPa mantiveram os teores de clorofila total em torno de $15,55 \mu\text{g cm}^{-2}$ durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas, enquanto que as plantas sob tensão de -40 kPa apresentaram acréscimo de 44,1% aos 45 DAD em relação ao início dos tratamentos, não diferindo das plantas na mesma tensão aos 90 DAD. As plantas sob tensão de -70 kPa tiveram decréscimo de 28,4% nos teores de clorofila total aos 90 DAD em relação aos 45 DAD.

Os teores de carotenoides das plantas de mandioca ao 0 DAD foram em média $2,80 \mu\text{g cm}^{-2}$ (Figura 3E). As plantas sob tensão de -70 kPa apresentaram os teores médios de carotenoides em torno de $4,67 \mu\text{g cm}^{-2}$ aos 45 DAD, 35,3% superior às plantas sob tensão de -10 kPa , diferindo significativamente desta e das plantas sob tensão de -40 kPa . Aos 90 DAD não houve diferença significativa das plantas nas diferentes tensões. Todas as plantas apresentaram aumento dos teores de carotenoides entre 0 e 90 DAD, obtendo ao final do período experimental $3,63 \mu\text{g cm}^{-2}$ nas plantas sob tensão de -10 kPa , $4,13 \mu\text{g cm}^{-2}$ nas plantas sob tensão de -40 kPa e $4,08 \mu\text{g cm}^{-2}$ de carotenoides nas plantas sob tensão de -70 kPa .

O índice SPAD das plantas reduziu durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas das plantas de mandioca, independente da tensão de água no solo aplicada, apresentando reduções de 13,8% aos 45 DAD e 26,7% aos 90 DAD em relação ao início da fase. Não houve diferença significativa no índice SPAD entre plantas submetidas às diferentes tensões de água no solo (Figura 3F).

O fator DAD influenciou o potencial da água, o teor relativo de água, a densidade estomática, a eficiência quântica potencial e efetiva do fotossistema II e a taxa de transporte de elétrons das plantas de mandioca, não havendo efeito no

extravasamento de eletrólitos. O fator TS afetou apenas a densidade estomática, a eficiência quântica efetiva e a taxa de transporte de elétrons das plantas. Não houve interação entre os fatores para as variáveis em análise (Tabela 2).

Tabela 2 - Análise de variância do potencial da água (Ψ_w), teor relativo de água (TRA) e extravasamento de eletrólitos na folha (EE), densidade estomática (DE), eficiência quântica potencial (F_v/F_m) e efetiva ($\Delta F/F_m'$) do fotossistema II e da taxa de transporte de elétrons (ETR) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015.

Fonte de variação	GL	Valores de F						
		Ψ_w	TRA	EE	DE	F_v/F_m	$\Delta F/F_m'$	ETR
DAD	2	42,02*	20,65*	2,90 ^{ns}	6,60*	4,15*	312,94*	32,62*
TS	2	2,14 ^{ns}	0,42 ^{ns}	0,05 ^{ns}	4,57*	0,66 ^{ns}	9,57*	9,18*
DAD x TS	4	1,28 ^{ns}	1,26 ^{ns}	1,83 ^{ns}	2,29 ^{ns}	0,01 ^{ns}	1,04 ^{ns}	2,34 ^{ns}
CV% parcela		19,24	5,48	13,78	11,03	4,39	10,83	16,07
CV% subparcela		17,04	5,76	13,42	7,20	6,95	11,39	14,74

DAD: dias após a deficiência hídrica; TS: tensão de água no solo; GL: graus de liberdade; *: significativo ($p < 0,05$); ^{ns}: não significativo; CV: coeficiente de variação.

O potencial da água (Figura 4A) e o teor relativo de água (Figura 4B) nas folhas reduziram aos 90 DAD independente da condição hídrica do solo, apresentando decréscimo de 48,2% no potencial da água e 8,5% no teor relativo de água entre 45 e 90 DAD. As diferentes tensões de água no solo não interferiram no potencial e no teor relativo de água das plantas, que foram mantidos por todo período experimental em torno de -0,25 MPa e 87,31%, respectivamente.

Na fase de desenvolvimento dos ramos e folhas o extravasamento de eletrólitos foliar variou de 29,39 a 26,33% não havendo diferença significativa entre os dias após a deficiência hídrica. As plantas sob as tensões de -10, -40 e -70 kPa apresentaram semelhantes extravasamento de eletrólitos (Figura 4C).

A eficiência quântica potencial do fotossistema II das plantas foi em média 0,75, independente da tensão de água no solo. Não houve diferença entre as plantas submetidas às diferentes tensões (Figura 4D). Entretanto, a eficiência quântica efetiva do fotossistema II das plantas oscilou durante a fase em estudo, apresentando redução de 57,4% aos 45 DAD e aumento de 34,0% aos 90 DAD. As plantas sob as tensões de -40 e -70 kPa tiveram a eficiência quântica efetiva do fotossistema II reduzida em 13,3% devido à deficiência hídrica (Figura 4E).

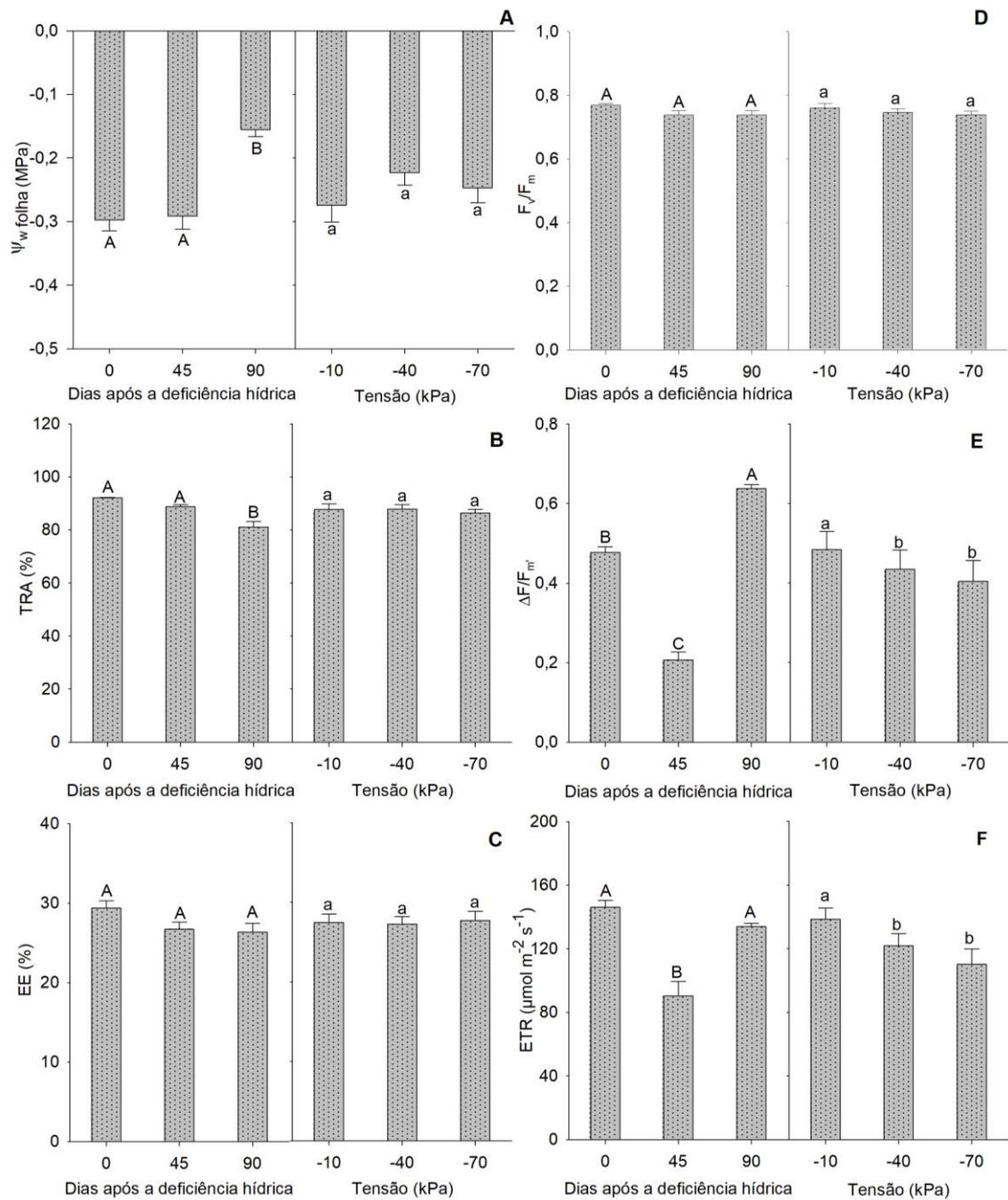


Figura 4 – Potencial da água (A), teor relativo de água (B), extravasamento de eletrólitos (C), eficiência quântica potencial (D) e efetiva (E) do fotossistema II e taxa de transporte de elétrons (F) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob diferentes tensões de água no solo durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015. Médias seguidas pela mesma letra maiúsculas para os dias e minúsculas para as tensões não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. As barras indicam o erro padrão da média de cinco repetições.

Aos 45 DAD a taxa de transporte de elétrons foi em média 90,43%, havendo um acréscimo de 48,0% aos 90 DAD (Figura 4F). De modo geral, as menores tensões de água no solo (-40 e -70 kPa) causaram redução de 16,2% na taxa de transporte de elétrons das plantas de mandioca.

A densidade estomática da superfície abaxial da folha de mandioca variou de 344,08 a 465,95 estômatos mm^{-2} durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas, independente da condição de água do solo. No entanto, a deficiência hídrica causada pelas tensões de água no solo de -40 e -70 kPa, estimulou o aumento de 16,0% da densidade estomática nas folhas (Figura 5A).

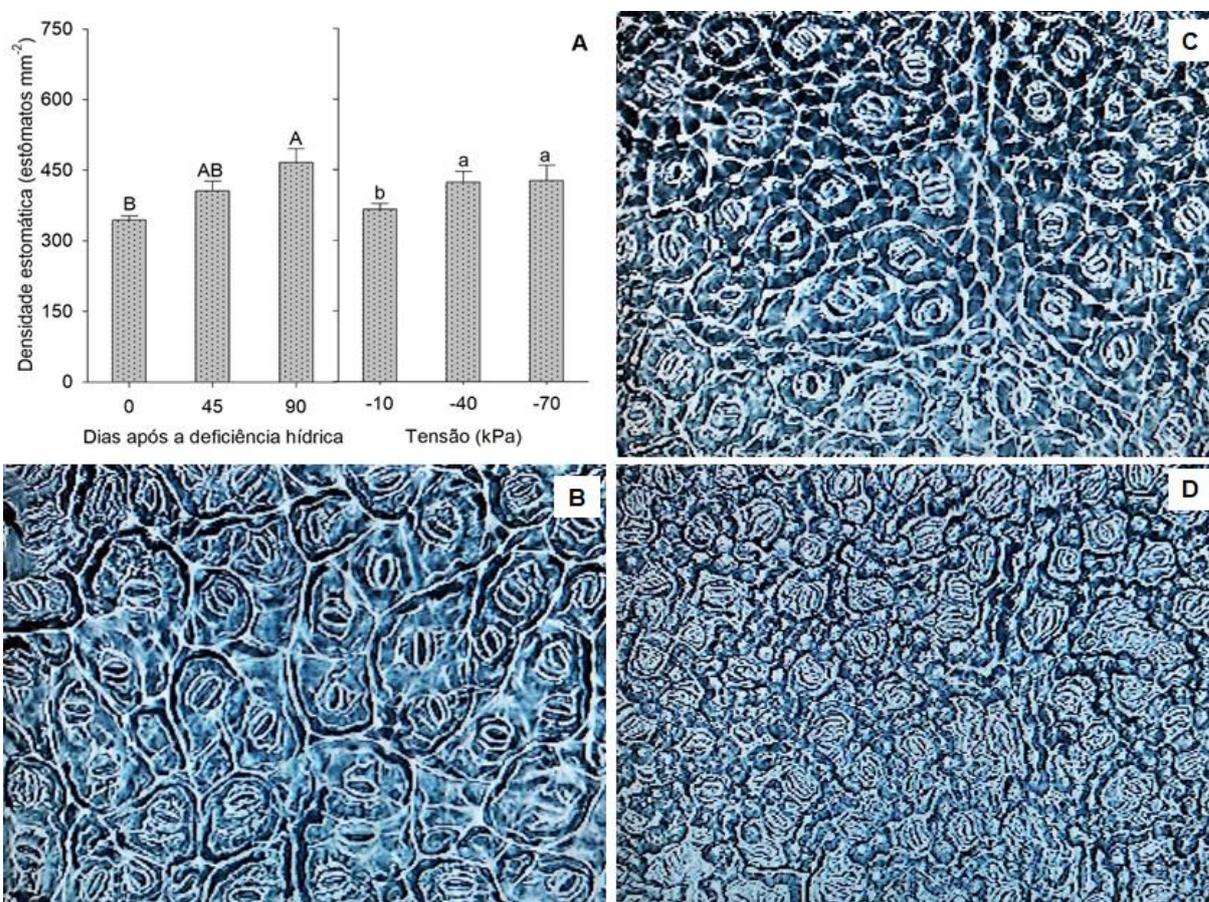


Figura 5 – Densidade estomática da superfície abaxial foliar (A), impressão da superfície abaxial da folha em área de 0,0744 mm^2 aos 90 dias de tratamento sob tensão de água no solo de -10 kPa (B), -40 kPa (C) e -70 kPa (D) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015. Médias seguidas pela mesma letra maiúsculas para os dias e minúsculas para as tensões não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. As barras indicam o erro padrão da média de cinco repetições.

A impressão da superfície abaxial da folha da mandioca verificada aos 90 dias de tratamento sob tensão de água no solo de -10 kPa demonstrou estômatos túrgidos e mais espaçados, evidenciando a ocorrência de uma coroa de células papiliformes ao redor dos estômatos (Figura 5B). Já as plantas sob tensão de -40 kPa apresentaram estômatos parcialmente abertos e em maior número (Figura 5C). A tensão de -70 kPa estimulou o fechamento dos estômatos na folha e a produção de estômatos menores com menor espaçamento entre eles (Figura 5D).

1.4 Discussão

O crescimento e produção da mandioca são favorecidos por temperaturas média anual acima de 20 °C (El-Sharkawy, 2003) e umidade do ar entre 60 e 70% (Abreu et al., 2008). A temperatura e a umidade relativa do ar dentro do cultivo protegido durante a fase experimental encontravam-se na faixa ideal para a cultura (Figura 2A). As plantas de mandioca são bastante sensíveis às mudanças nas condições atmosféricas. Quando expostas ao ar seco, os estômatos fecham-se rapidamente reduzindo a transpiração em DPV acima de 2 kPa. Esse mecanismo de evitação ao estresse maximiza a eficiência do uso água da fotossíntese, particularmente sob deficiência hídrica do solo, sendo uma vantagem em comparação com espécies menos sensíveis como o milho (El-Sharkawy, 2012).

As tensões de água no solo aplicadas nos tratamentos de -40 e -70 kPa durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da mandioca de mesa IAC 576-70 (Figura 2D), foram atingidas em torno de 15 dias após o início dos tratamentos e isso pode ter interferido nas avaliações fisiológicas das plantas aos 45 e 90 DAD, pois o período de deficiência hídrica correspondeu, respectivamente, 30 e 75 DAD nesses tratamentos.

A primeira resposta das plantas a deficiência hídrica é a diminuição da condutância estomática evitando a perda de água para atmosfera (Guo et al., 2010). No entanto, o fechamento dos estômatos tem consequências complexas, exigindo ajustes ao nível de fotossíntese, respiração, nutrientes e fluxo de água (Bohnert e Jensen, 1996). A fotossíntese é um dos principais processos mais afetados pelo estresse abiótico (Liu e Huang, 2008).

Os pigmentos fotossintéticos são responsáveis pela captura da energia luminosa convertendo-a em energia química nas etapas iniciais da fotossíntese. As

clorofilas *a* e *b* e os carotenoides localizam-se nas membranas dos tilacoides nos cloroplastos e constituem o grupo de pigmentos naturais mais abundantes presentes nos vegetais (Taiz e Zeiger, 2013). Por possuírem estrutura quimicamente instável as clorofilas são facilmente degradadas (Streit et al., 2005). Assim, quando a planta é submetida à condição de seca os pigmentos fotossintéticos podem ser afetados, ocorrendo à diminuição da eficiência de absorção da energia luminosa, transferência de elétrons e produção de ATP e NADPH na fase fotoquímica da fotossíntese. Fatores ambientais como deficiência hídrica, luminosidade, alterações térmicas, altos níveis de etileno ou a combinação de fatores podem influenciar a degradação da clorofila (Heaton e Marangoni, 1996).

Nas diversas culturas como trigo (Zaefyzadeh et al., 2009), cana-de-açúcar (Silva et al, 2013), girassol (Manivannan et al., 2014), algodão (Shah et al., 2011) e milho (Miri e Armin, 2013) têm sido observado o decréscimo nos teores de clorofilas quando as plantas foram submetidas à deficiência hídrica. No entanto, no presente estudo, os teores de clorofila *a* e clorofila total aumentaram nas plantas sob a menor tensão (-70 kPa), principalmente aos 45 DAD (Figuras 3A e 3D). Essa pode ter sido uma resposta de aclimatação das plantas de mandioca a deficiência hídrica, pois a sensibilidade estomática da cultura as alterações do clima e água no solo (El-Sharkawy, 1993) combinada a resposta heliotrópica das folhas, dobrando-as nas horas mais quentes do dia, retornando a abri-las apenas quando o DPV é menor e a radiação baixa (Calatayud et al., 2000), poderiam dificultar a realização da fotossíntese na maior parte do dia. O aumento nos teores de clorofilas provavelmente contribuiu para a absorção mais eficiente da radiação quando a condutância estomática fosse maior, além de que foi constatado a dobragem foliar das plantas na cultivar em estudo.

Berg et al. (1986), estudando a mandioca cultivada em campo verificaram que o fenômeno da dobra foliar diminuiu 50% a interceptação de luz na folha, reduziu de 6 a 7 °C da temperatura foliar e 1,3 kPa do DPV entre a folha e ao ar, enquanto aumentou a condutância estomática duas vezes mais do que nas folhas que permaneceram horizontais. Dessa forma, a dobragem ou quedas das folhas ao meio-dia em plantas irrigadas ou sob deficiência de água pode atuar como um mecanismo de evitação do estresse hídrico, conferindo a mandioca uma resposta de tolerância a seca prolongada (El-Sharkawy, 2004).

Os carotenoides em tecidos fotossintéticos são pigmentos acessórios de proteção às clorofilas contra a fotoxidação (Bartley e Scolnik, 1995). As plantas de mandioca sob tensão de -70 kPa apresentaram incremento nos teores de carotenoides aos 45 DAD (Figura 3E), isso ocorreu certamente para melhorar a dissipação do excesso de energia luminosa no complexo-antena que não estava sendo utilizada na fase fotoquímica da fotossíntese devido à deficiência hídrica do solo. Pompelli et al. (2010) constataram aumento nos teores de carotenoides em plantas de pinhão-manso aos 4 e 8 dias de deficiência hídrica.

O índice SPAD pode ser relacionado com o conteúdo de clorofila nas folhas pela intensidade da cor verde, sendo uma medida prática e não destrutiva (Anand e Byju, 2008; Torres Netto et al., 2005). Seus valores dependem da espécie vegetal, condições de cultivo, estágio fenológico, entre outros fatores (Ruiz-Espinoza et al., 2010). Durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da mandioca houve perda natural da intensidade do verde, com média de 50,20 de índice SPAD independente da tensão de água no solo (Figura 3F). Esse resultado está próximo ao encontrado por Kanto et al. (2012) que avaliaram plantas de mandioca aos seis meses após o plantio apresentando índice SPAD de 45,66.

O potencial da água e o teor relativo de água nas folhas são características importantes que influenciam as relações hídricas das plantas (Anjum et al., 2011). El-Sharkawy (2012) avaliando plantas de mandioca em resposta as condições do ambiente, verificaram que o fechamento dos estômatos protegeu a folha contra a desidratação sem que houvesse alterações no potencial hídrico foliar em plantas com e sem deficiência hídrica. Tafur et al. (1997) não observaram diferenças significativas no potencial da água em plantas de mandioca submetidas à deficiência hídrica e fertilização do solo, explicando o fato pelo fechamento estomático e pela habilidade da planta de absorver água das camadas profundas do solo.

Nesse estudo, as plantas de mandioca mantiveram o potencial da água e o teor relativo de água inalterados na antemanhã entre as plantas sob as diferentes tensões de água no solo (Figuras 4A e 4B). A manutenção do status hídrico foliar das plantas de mandioca pode ser um indicativo da capacidade de ajustamento osmótico da planta, tendendo a igualar seu potencial de água com o do solo, de forma a manter a folha fotossinteticamente ativa mesmo em condições de deficiência hídrica. Alves e Setter (2004), estudando plantas de mandioca sob deficiência hídrica, concluíram que a tolerância da cultura a seca pode ser atribuída à

manutenção do alto potencial hídrico dos tecidos durante a fase de estresse. Turyagyenda et al. (2013), investigando duas cultivares de mandioca sob dez dias de deficiência hídrica, verificaram diferenças no teor relativo de água nas folhas entre as cultivares, porém estas não diferiram das plantas no controle.

As membranas celulares do tecido foliar são os primeiros alvos de muitos estresses abióticos (Levitt, 1980). O extravasamento de eletrólitos em fragmentos de folhas tem sido amplamente utilizado como estimativa da lesão causada por estresses em várias culturas (Bajji et al., 2002; Zhao et al., 2009). As plantas de mandioca demonstraram integridade das membranas celulares independente da condição hídrica do solo (Figura 4C). Faria et al. (2013), analisando plantas de mamona sob deficiência hídrica, observaram que o extravasamento de eletrólitos diferiram entre as cultivares.

A atividade fotossintética das plantas pode ser avaliada pela análise da fluorescência da clorofila *a*. A eficiência quântica potencial é apresentada pela razão F_v/F_m determinada após a adaptação ao escuro, onde F_m é a fluorescência máxima e F_v é a fluorescência variável, obtida pela diferença entre a $F_m - F_0$. O F_0 refere-se à fluorescência inicial, correspondente a emissão de luz pelas moléculas de clorofilas *a* excitadas, antes da energia ser transmitida para o centro de reação do fotossistema II (Rascher et al., 2000). A razão F_v/F_m é usada como indicador sensível da performance fotossintética da planta, podendo variar de 0,75 a 0,85 em vegetais sob condições ambientais ótimas. No entanto, quando submetidos à ambientes estressantes ocorre o declínio na eficiência quântica potencial do fotossistema II, indicada pela queda na relação F_v/F_m (Björkman e Powles, 1984; Krause e Weis, 1991).

A eficiência quântica efetiva do fotossistema II descrita pela razão $\Delta F/F_m'$, sendo ΔF a diferença entre a fluorescência máxima (F_m') e a fluorescência no estado de equilíbrio dinâmico (F_s), ambos na presença de luz (Marques e Silva, 2008), revela a efetividade da utilização da radiação absorvida pelas clorofilas associada ao fotossistema II através da eficiência no transporte de elétrons, sendo este considerado como um indicativo da fotossíntese.

As plantas de mandioca não apresentaram declínio da razão F_v/F_m quando submetidas à deficiência hídrica no solo (Figura 4D), indicando que as tensões de -40 e -70 kPa não interferiram na eficiência fotossintética máxima das plantas. Por outro lado, a eficiência quântica efetiva do fotossistema II e a taxa de transporte de

elétrons das plantas de mandioca foram reduzidas sob as menores tensões (Figuras 4E e 4F). Essas alterações estão provavelmente associadas a fotoinibição devido a super redução dos aceptores de elétrons no fotossistema II (Foyer e Noctor, 2000). An et al. (2015), pesquisando as mudanças na fluorescência da clorofila em plantas de mandioca ao longo do dia, observaram correlação positiva entre a eficiência quântica efetiva do fotossistema II e a taxa de transporte de elétrons. Silva et al. (2010), avaliando as alterações fotossintéticas em plantas de pinhão-manso causadas por seca e calor, observaram reduções de 56% na eficiência quântica efetiva do fotossistema II e 83% na taxa de transporte de elétrons, entretanto não apresentaram alterações na razão F_v/F_m .

A densidade estomática é um importante parâmetro ecofisiológico que afeta as trocas gasosas e a fotossíntese (Camargo e Marengo, 2011). A maioria das cultivares de mandioca possuem um grande número de estômatos na superfície abaxial da folha (300 a 500 mm^{-2}) e praticamente nenhum na superfície adaxial (El-Sharkawy et al., 1984). A superfície abaxial das folhas de mandioca apresenta epiderme com células papiliformes que adicionam cerca de 15% na espessura da folha e aumentam de duas a três vezes a resistência ao fluxo para a atmosfera contribuindo para conservação de água na folha enquanto assimila o CO_2 (Angelov et al., 1993).

Diversas cultivares de mandioca evidenciam a plasticidade na anatomia foliar, exibindo diferenças nas características estomáticas, como a densidade, que podem demonstrar cultivares em potencial para a tolerância à seca (Cerqueira, 1992; El-Sharkawy, 2006). A redução no tamanho dos estômatos é um evento reconhecidamente importante na regulação das trocas gasosas, uma vez que folhas com estômatos menores apresentam maior eficiência no uso da água por apresentarem menor tamanho dos poros estomáticos, condicionando assim uma menor perda de água por transpiração (Lake et al., 2001; Boeger e Wisniewski, 2003). No presente estudo, as tensões de -40 e -70 kPa promoveram aumento da densidade estomática na superfície abaxial das folhas da mandioca IAC 576-70, podendo ser esta uma resposta de aclimatação ou adaptação da planta para tolerar a deficiência hídrica do solo.

A partir dos resultados obtidos, concluímos que a tensão de água no solo de -70 kPa promove incremento dos teores de clorofilas totais e carotenoides em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 aos 45 dias de deficiência hídrica. Essa cultivar é

capaz de manter o potencial de água foliar próximo a -0,3 MPa e o teor relativo de água foliar entre 80 a 90% na antemanhã, e manter a integridade das membranas celulares nas folhas e a eficiência quântica potencial do fotossistema II sob tensões de água no solo de -10, -40 e -70 kPa. A deficiência hídrica prejudica a fotossíntese das plantas devido às reduções na eficiência quântica efetiva do fotossistema II e na taxa de transporte de elétrons, porém ocorre aumento de 16,0% na densidade estomática das folhas nessa condição de estresse.

1.5 Referências Bibliográficas

- Abreu, M.L., Bicudo, S.J., Brachtvogel, E.L., Curcelli, F., Aguiar, E.B., 2008. Interação genótipo ambiente na cultura da mandioca. *Rev. Raízes Amidos Trop.* 4, 43–53.
- Alves, A.A.C., 2002. Cassava botany and physiology, in: Hillocks, R.J., Thresh, J.M., Bellotti, A.C., *Cassava: biology, production and utilization*, Cabi, Wallingford, pp. 67–89.
- Alves, A.A.C., 2006. Fisiologia da mandioca, in: *Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca*, Embrapa, Cruz das Almas, pp.138–169.
- Alves, A.A.C., Setter, T.L., 2004. Abscisic acid accumulation and osmotic adjustment in cassava under water deficit. *Environ. Exp. Bot.* 51, 259–271.
- An, F., Chen, T., Li, G., Zhang, Z., Li, K., 2015. Diurnal changes in chlorophyll fluorescence of photosystem II in cassava cultivar SC8. *Southwest China J. Agric. Sci.* 28, 2469–2474.
- Anand, M.H., Byju, G., 2008. Chlorophyll meter and leaf colour chart to estimate chlorophyll content, leaf colour, and yield of cassava. *Photosynthetica* 46, 511–516.
- Angelov, M.N., Sun, J., Byrd, G.T., Brown, R.H., Black, C.C., 1993. Novel characteristics of cassava, *Manihot esculenta* Crantz, a reputed C3-C4 intermediate photosynthesis species. *Photosynth. Res.* 38, 61–72.
- Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M.F., Man, C., Lei, W., 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Afr. J. Agric. Res.* 6, 2026–2032.

- Bajji, M., Kinet, J.M., Lutts, S., 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regul.* 36, 61–70.
- Baret, F., Houlès, V., Guérif, M., 2007. Quantification of plant stress using remote sensing observations and crop models: the case of nitrogen management. *J. Exp. Bot.* 58, 869–880.
- Barrs, H.D., Weatherley, P.E., 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15, 413–428.
- Bartley, G.E., Scolnik, P.A., 1995. Plant carotenoids: pigments for photoprotection, visual attraction, and human health. *The Plant Cell* 7, 1027–1038.
- Berg, V.S., El-Sharkawy, M.A., Hernandez, A.D.P., Cock, J.H., 1986. Leaf orientation and water relations in cassava. Annual Meeting of the American Society of Plant Physiologists, Louisiana State University, Baton Rouge, LA, pp. 8–12.
- Björkman, O., Powles, S.B., 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta* 161, 490–504.
- Boeger, M.R.T., Wisniewski, C., 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 26, 61–72.
- Bohnert, H.J., Jensen, R.G., 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol.* 14, 89–97.
- Bray, E.A., 1993. Molecular responses to water deficit. *Plant Physiol.* 103, 1035–1040.
- Calatayud, P.A., Llovera, E., Bois, J.F., Lamaze, T., 2000. Photosynthesis in drought-adapted cassava. *Photosynthetica* 38, 97–104.
- Camargo, M.A.B., Marengo, R.A., 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amaz.* 41, 205–212.
- Cerqueira, Y.M., 1992. Efeito da deficiência de água na anatomia foliar de cultivares de mandioca *Manihot esculenta* Crantz. I-Densidade estomática. *Sitientibus* 10, 103–115.

- Ciganda, V., Gitelson, A.; Schepers, J., 2008. Vertical profile and temporal variation of chlorophyll in maize canopy: quantitative “crop vigor” indicator by means of reflectance-based techniques. *Agron. J.* 100, 1409–1417.
- Cunha, A.R., Martins, D., 2009. Classificação climática para os municípios de Botucatu e São Manuel, SP. *Irriga* 14, 1–11.
- Dourado Neto, D., Nielsen, D.R., Hopans, J.W., Parlange, M.B., 1995. Programa SWRC, Version 3.0: Soil-Water Retention Curve (Software). Piracicaba, Davis.
- Duque, L.O., Setter, T.L., 2013. Cassava response to water deficit in deep pots: root and shoot growth, ABA, and carbohydrate reserves in stems, leaves and storage roots. *Tropical Plant Biol.* 6, 199–209.
- El-Sharkawy, M.A., 1993. Drought-tolerant cassava for Africa, Asia, and Latin America. *Open Journal of Soil Science* 2, 162–186. *BioScience* 43, 441–451.
- El-Sharkawy, M.A., 2003. Cassava biology and physiology. *Plant Mol. Biol.* 53, 621–641.
- El-Sharkawy, M.A., 2004. Cassava biology and physiology. *Plant Mol. Biol.* 56, 481–501.
- El-Sharkawy, M.A., 2006. International research on cassava photosynthesis, productivity, eco-physiology, and responses to environmental stresses in the tropics. *Photosynthetica* 44, 481–512.
- El-Sharkawy, M.A., 2012. Stress-tolerant cassava: the role of integrative ecophysiology-breeding research in crop improvement. *Open J. Soil Sci.* 2, 162–186.
- El-Sharkawy, M.A., Cock, J.H., Cadena, G., 1984. Stomatal characteristics among cassava cultivars and their relation to gas exchange. *Exp. Agric.* 20, 67–76.
- Embrapa, 2006. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Sistema brasileiro de classificação de solos. Embrapa SPI, Rio de Janeiro, 306 p.
- Faria, A.P., Lemos-Filho, J.P., Modolo, L.V., França, M.G.C., 2013. Electrolyte leakage and chlorophyll *a* fluorescence among castor bean cultivars under induced water deficit. *Acta Physiol. Plant.* 35, 119–128.

- Ferreira, D.F., 2008. SISVAR: a computer statistical analysis system. *Ciênc. Agrotec.* 35, 1039–1042.
- Foyer, C.H., Noctor, G., 2000. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytol.* 146, 359–388.
- Guo, X.Y., Zhangl, X.S., Huang, Z.Y., 2010. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. *J. Plant Ecology* 3, 79–87.
- Heaton, J.W., Marangoni, A.G., 1996. Chlorophyll degradation in processed foods and senescent plant tissues. *Trends Food Sci. Technol.* 7, 8–15.
- Inman-Bamber, N.G., Smith, D.M., 2005. Water relations in sugarcane and response to water deficits. *Field Crops Res.* 92, 185–202.
- Kanto, U., Jutamane, K., Osotsapar, Y., Jattupornpong, S., 2012. Effect of swine manure extract on leaf nitrogen concentration, chlorophyll content, total potassium in plant parts and starch content in fresh tuber yield of cassava. *J. Plant Nutr.* 35, 688-703.
- Krause, G.H., Weis, E., 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 313–349.
- Lafuente, M.T., Belver, A., Guye, M.G., Salveit, M.E., 1991. Effect of the temperature conditioning on chilling injury of cucumber cotyledons. *Plant Physiol.* 95, 443–449.
- Lake, J.A., Quick, W.P., Beerling, D.J., Woodward, F.I., 2001. Signals from mature to new leaves. *Nature* 411, 154–155.
- Lawlor, D.W., Tezara, W., 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Ann. Bot.* 103, 561–579.
- Lebot, V., 2009. Tropical root and tuber crops: cassava, sweet Potato, yams and aroids. Cabi, Wallingford, pp. 39–47.
- Levitt, J., 1980. Water, radiation, salt and other stresses. Academic Press, New York, 622 p.
- Liu, X., Huang, B., 2008. Photosynthetic acclimation to high temperatures associated with heat tolerance in creeping bentgrass. *J. Plant. Physiol.* 165, 1947–53.

- Lorenzi, J.O., Monteiro, D.A., Miranda Filho, H.S., Raij, B.V., 1997. Raízes e tubérculos, in: Boletim Técnico 100, Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo, Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, pp. 54–57.
- Majumdar, R.K., Chakladar, B.P., Mukherjee, S.K., 1972. Selection and classification of mango root stocks in the nursery stage. *Acta Hortic.* 24, 101–106.
- Manivannan, P., Rabert, G.A., Rajasekar, M., Somasundaram R., 2014. Drought stress-induced modification on growth and pigments composition in different genotypes of *Helianthus annuus* L. *Current Botany* 5, 7–13.
- Marques, T.A., Silva, W.H., 2008. Crescimento vegetativo e maturação em três cultivares de cana-de-açúcar. *Rev. Biol. Ciênc. Terra* 8, 54–60.
- Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51, 659–668.
- Miri, H.R., Armin, M., 2013. The interaction effect of drought and exogenous application of glycine betaine on corn (*Zea mays* L.). *Euro. J. Exp. Bio.* 3, 197–206.
- Oliveira, S.L., Macedo, M.M.C., Porto, M.C.M., 1982. Efeito do déficit de água na produção de raízes de mandioca. Brasília. *Pesq. Agropec. Bras.* 17, 121–124.
- Otsubo, A.A., Lorenzi, J.O., 2004. Cultivo da mandioca na região Centro-Sul do Brasil, Embrapa, Dourados, Cruz das Almas, 116 p.
- Pompelli, M.F., Barata-Luís, R., Vitorino, H.V., Gonçalves, E.R., Rolim, E.V., Santos, M.G., Almeida-Cortez, J.S., Ferreira, V.M., Lemos, E.E., Endres, L., 2010. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *Biomass Bioener.* 34, 1207–1215.
- Porra, R.J., Thompson, W.A., Kriedemann, P.E., 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta* 975, 384–394.

- Rascher, U., Liebig, M., Lüttge, U., 2000. Evaluation of instant light-responses curves of chlorophyll parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant Cell Environ.* 23, 1397–1405.
- Ruiz-Espinoza, F.H., Murillo-Amador, B., García-Hernández, J.L., Fenech-Larios, L., Rueda-Puente, E.O., Troyo-Diéguez, E., Kaya, C., Beltrán-Morales, A., 2010. Field evaluation of the relationship between chlorophyll content in basil leaves and a portable chlorophyll meter (SPAD-502) readings. *J. Plant Nutr.* 33, 423–438.
- Santisopasri, V., Kurotjanawong, K., Chotineeranat, S., Piyachomkwan, K., Sriroth, K., Oates, C.G., 2001. Impact of water stress on yield and quality of cassava starch. *Ind. Crops Prod.* 13, 115–129.
- Santos, R.F., Carlesso, R., 1998. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. *Rev. Bras. Eng. Agríc. Ambient.* 2, 287–294.
- Shah, A.R., Khan, T.M., Sadaqat, H.A., Chatha, A.A., 2011. Alterations in leaf pigments in cotton (*Gossypium hirsutum*) genotypes subjected to drought stress conditions. *Int. J. Agric. Biol.* 13, 902–908.
- Silva, E.N., Ferreira-Siva, S.L., Fontenele, A.V., Ribeiro, R.V., Viégas, R.A., Silveira, J.A.G., 2010. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *J. Plant Physiol.* 167, 1157–1164.
- Silva, M.A., Jifon, J.L., Santos, C.M., Jadoski, C.J., Silva, J.A.G., 2013. Photosynthetic capacity and water use efficiency in sugarcane genotypes subject to water deficit during early growth phase. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 56, 735–748.
- Smith, M., Segeren, A., Santos Pereira, L., Perrier, A., Allen, R., 1991. Report on the expert consultation on procedures for revision of FAO guidelines for prediction of crop water requirements. FAO - Land and Water Development Division, 28–31.
- Streit, N.M., Canterle, L.P., Canto, M.W., Hecktheuer, L.H.H., 2005. The Chlorophylls. *Ciênc. Rural* 35, 748–755.
- Tafur, S.M., El-Sharkawy, M.A., Cadavid, L.F., 1997. Response of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) to water stress and fertilization. *Photosynthetica* 34, 233–239.

- Taiz, L., Zeiger, E., 2013. *Fisiologia vegetal*. Artmed, Porto Alegre, 918 p.
- Torres Netto, A., Campostrini, E., Oliveira, J.G., Bressan-Smith, R.E., 2005. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll *a* fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Sci. Hortic.* 104, 199–209.
- Turyagyenda L.F., Kizito, E.B., Ferguson, M., Baguma, Y., Agaba, M., Harvey, J.J.W., Osiru, D.S.O., 2013. Physiological and molecular characterization of drought responses and identification of candidate tolerance genes in cassava. *AoB Plants* 5, 1–17.
- Van Genuchten, M.T.H., 1980. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of insaturated. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41, 892–898.
- Wellburn, A.R., 1994. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.* 144, 307–313.
- Zaefyzadeh, M., Quliyev, R.A., Babayeva, S.M., Abbasov, M.A., 2009. The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. *Turk. J. Biol.* 33, 1–7.
- Zhao, L., Liu, F., Xu, W., Di, C., Zhou, S., Xue, Y., Yu, J., Su, Z., 2009. Increased expression of OsSPX1 enhances cold/subfreezing tolerance in tobacco and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biotechnol J.* 7, 550–561.

CAPÍTULO 2

EFEITOS DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA E DA ÉPOCA DE CRESCIMENTO NAS CARACTERÍSTICAS BIOQUÍMICAS DA MANDIOCA DE MESA IAC 576-70

Laís Fernanda Melo Pereira¹, Samara Zanetti¹, Iara Aparecida de Oliveira Brito¹,
Marcelo de Almeida Silva¹

¹UNESP - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agronômicas. Cx. Postal 237, 18603-970, Botucatu, SP, Brasil. E-mail: lais.agro@hotmail.com; samarazanetti@hotmail.com; iarabrito5@hotmail.com; marcelosilva@fca.unesp.br

Resumo

Esse estudo teve como objetivo avaliar os efeitos da deficiência hídrica e da época de crescimento nas características bioquímicas em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70. O experimento foi conduzido em cultivo protegido, em delineamento inteiramente casualizado, constituído por três épocas de avaliação (0, 45 e 90 dias após a deficiência hídrica) e três tensões de água no solo (-10, -40 e -70 kPa), com cinco repetições. As manivas-sementes com 5 a 7 gemas foram plantadas em caixas com 0,30 m³ de solo e o controle da umidade do solo foi feito por tensiômetros de punção. As plantas foram diariamente inspecionadas e irrigadas, mantendo-se o solo na capacidade de campo até o início dos tratamentos. As plantas sob as tensões de -40 e -70 kPa aumentaram 15,4% os teores de açúcares solúveis nas folhas. As atividades das enzimas antioxidantes superóxido dismutase e catalase foram mais acentuadas aos 90 dias de deficiência hídrica, de modo que os teores de peróxido de hidrogênio não diferiram entre os tratamentos. A tensão de -70 kPa promoveu aumento de 22,6% nos teores de ácido malondialdeído nas folhas aos 45 dias de deficiência hídrica.

Palavras-chave: *Manihot esculenta*; Seca; Ajuste osmótico; Sistema antioxidante.

Abstract

The purpose of this study was to evaluate effects of water deficit and growth time on biochemical characteristics of sweet cassava plants IAC 576-70. The experiment was carried out in a completely randomized design, with three evaluation periods (0, 45 and 90 days after water deficit) and three soil water tension (-10, -40 and -70 kPa), with five replicates. The stem cuttings with 5-7 nodes were planted in boxes with 0.30 m³ of soil and the control of soil moisture was done by puncture tensiometers. The plants were inspected daily and irrigated, keeping soil moisture at field capacity until the beginning of the treatments. The plants under the tensions of -40 and -70 kPa increased the soluble sugar content of the leaves by 15.4%. The activities of antioxidant enzymes superoxide dismutase and catalase were more accentuated at 90 days of water deficit, so that the levels of hydrogen peroxide did not differ between treatments. The tension of -70 kPa promoted an increase of 22.6% in malondialdehyde acid content in the leaves at 45 days of water deficit.

Keywords: *Manihot esculenta*; Drought; Osmotic adjustment; Antioxidant system.

2.1 Introdução

A deficiência hídrica é o fator abiótico que mais limita as produções agrícolas em todo mundo, reduzindo a fotossíntese, o crescimento e a produtividade das plantas cultivadas (Johari-Pireivatlou et al., 2010). De todos os recursos que as plantas necessitam para o seu desenvolvimento a água é o mais importante, pois é o principal constituinte dos vegetais, atua como solvente, reagente, mantém a turgescência celular, contribui na regulação térmica dos tecidos e afeta os processos fisiológicos (Kramer e Boyer, 1995; Angelocci, 2002).

Durante a exposição da planta a baixos potenciais de água no solo, a perda de turgescência das células promove o fechamento dos estômatos reduzindo a perda de água pela transpiração (Guo et al., 2010). No entanto, a diminuição da condutância estomática causa desequilíbrio entre as fases fotoquímicas e redução do carbono no processo fotossintético, ocorrendo queda na fotossíntese e no acúmulo de massa de matéria seca (Lawlor e Tezara, 2009). A atividade fotossintética é um dos processos mais sensíveis à deficiência hídrica (Inman-

Bamber e Smith, 2005), devido principalmente a falta de água e a limitação na assimilação de CO₂.

Sob condições desfavoráveis como a seca, a absorção contínua de energia luminosa pelos pigmentos fotossintéticos produz elétrons em excesso que podem reagir com o oxigênio molecular (O₂) e formar as espécies reativas de oxigênio (EROs) por múltiplas reduções do O₂ (Carvalho, 2008). As EROs tal como oxigênio singleto (¹O₂), peróxido de hidrogênio (H₂O₂), ânion superóxido (O₂⁻) e radical hidroxílico (OH·) são moléculas tóxicas capazes de oxidar as proteínas, DNA e lipídios (Apel e Hirt, 2004).

As plantas desenvolveram um complexo mecanismo de defesa para conter os efeitos deletérios das EROs mantendo-as em baixo nível celular através da produção de antioxidantes, como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD), ascorbato peroxidase (APX), ácido ascórbico (ASA) e glutathione (GSH), entre outros (Mittler et al., 2004). A ativação dos antioxidantes depende da cultura, da duração e severidade do estresse, do órgão, do estágio fenológico e do tipo de antioxidante que atuam nas células (Scandalios, 2005).

Dentre os mecanismos desenvolvidos pela planta para superar a deficiência hídrica, tem-se também o acúmulo de solutos compatíveis com a água que permite a manutenção da turgescência celular, possibilitando a fotossíntese e o crescimento da planta mesmo em baixos potenciais de água (Morgan, 1984; Munns, 1988). O incremento desses solutos, tais como açúcares solúveis, prolina e outros aminoácidos, promove o ajuste osmótico, preservando a integridade de proteínas, enzimas e membranas, mantendo o equilíbrio de água na célula em condições ambientais desfavoráveis (Bartels e Sunkar, 2005).

Estudos demonstram que as plantas diferem quanto à habilidade de tolerar a deficiência hídrica. Nas sensíveis, os processos fisiológicos são afetados devido à redução na hidratação dos tecidos, nas tolerantes, suas propriedades fisiológicas as capacitam para manter um alto grau de hidratação dos tecidos mesmo sob limitado suprimento hídrico (Santos et al., 2000). Compreender as respostas fisiológicas e bioquímicas à seca é essencial para percepção dos mecanismos de tolerância das plantas sob condições de água limitada (Ajum et al., 2011).

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é uma cultura considerada tolerante a seca que constitui uma das mais importantes fontes de carboidratos nos trópicos, incluindo regiões onde a distribuição de chuvas não é uniforme, com períodos

intermitentes a contínuos sem precipitação (Alves e Setter, 2004a). As plantas de mandioca são capazes de suportar longos períodos sem chuvas (Santisopasri et al., 2001). Todavia, o período de maior suscetibilidade da cultura a deficiência hídrica situa-se entre 30 e 150 dias após o plantio, durante a ocorrência da fase de enraizamento à tuberização (Oliveira et al., 1982).

Assim, a hipótese dessa pesquisa é que plantas de mandioca submetidas à deficiência hídrica apresentam respostas bioquímicas que podem ser efetivas para indicar a tolerância ou a sensibilidade à escassez de água. O objetivo desse trabalho foi avaliar os efeitos da deficiência hídrica e da época de crescimento nas características bioquímicas em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Caracterização da área experimental e instalação da cultura

O experimento com a cultivar de mandioca de mesa IAC 576-70 foi realizado em ambiente protegido na Faculdade de Ciências Agrônomicas - FCA/UNESP, localizada no município de Botucatu (22° 51' S de latitude, 48° 26' W de longitude e 786 m de altitude), Estado de São Paulo, Brasil. O solo da área foi classificado como Neossolo de textura média (Embrapa, 2006) e o clima da região caracterizado como B_{2r}B'_{3a}' pela metodologia de Thornthwaite, sendo clima úmido com pequeno período de deficiência hídrica, mesotérmico e concentração da evapotranspiração potencial no verão de 33%. A média anual da temperatura do ar é de 20,3 °C, com precipitação pluvial de 1.428,4 mm (Cunha e Martins, 2009).

A cultivar utilizada foi a IAC 576-70, principal cultivar de mandioca de mesa plantada no Estado de São Paulo, ocupando em torno de 90% da área, com altas produtividades, excelentes qualidades culinárias e arquitetura favorável aos pratos culturais (Otsubo e Lorenzi, 2004).

O delineamento experimental foi o inteiramente ao acaso, constituído por três épocas de avaliação (0, 45 e 90 dias após a deficiência hídrica, DAD) e três tensões de água no solo (-10, -40 e -70 kPa), com cinco repetições. As épocas de avaliação dos tratamentos ocorreram durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da cultura da mandioca no período de 90 a 180 dias após o plantio (Alves, 2006), sendo 0, 45 e 90 DAD os dias correspondentes a 90, 135 e 180 dias após o plantio

(DAP), respectivamente. As diferentes tensões foram escolhidas considerando a tensão de água no solo de -10 kPa como o controle, a tensão de -40 kPa a deficiência hídrica moderada e a tensão -70 kPa a deficiência hídrica severa.

No dia 13 de novembro de 2014 foi realizado o plantio utilizando ramas retiradas do terço médio de plantas sadias com idade de 12 meses. As ramas foram seccionadas em ângulo reto, com auxílio de um facão, produzindo manivas-
sementes de 0,20 m de comprimento com 5 a 7 gemas. Foi plantada uma maniva-
semente por caixa de 1,00 x 1,00 x 0,57 m que possibilitaram a drenagem da água, contendo aproximadamente 0,30 m³ de solo.

Foram instalados tensiômetros de punção próximo a planta em todas as caixas a 20 cm de profundidade do solo e a tensão foi medida em tensímetro digital. Diariamente as plantas foram inspecionadas e irrigadas, mantendo-se a umidade do solo próximo à capacidade de campo até o início da submissão dos tratamentos.

Antecedendo a instalação do experimento foi realizada a análise química do solo não havendo a necessidade de adubação no plantio, realizando-se apenas a adubação de cobertura aos 40 DAP com ureia (45% N) na dose de 40 kg ha⁻¹ de N (Lorenzi et al., 1997). Aos 45 DAP foi feito o desbaste das hastes da planta, deixando-se duas hastes por caixa.

2.2.2 Tratamentos e manejo da cultura

Aos 90 DAP as plantas de mandioca foram submetidas às tensões de água no solo de -10, -40 e -70 kPa até aos 180 DAP. As leituras aferidas no tensímetro entre 16 e 17 h foram convertidas em potencial matricial de água no solo ($-\Psi_m$) na unidade de kPa (Dourado Neto et al., 1995) e posteriormente foi feito o ajuste dos dados pela curva de retenção de água do solo (Figura 1) elaborada pelo modelo descrito por Van Genuchten (1980).

A estimativa da lâmina de irrigação foi realizada com base na capacidade de água disponível (CAD), conforme a equação 1, visando manter a tensão de água no solo de acordo com cada tratamento.

$$\text{CAD} = (\text{CC} - \text{PMP}) \times Z \quad (1)$$

Onde: CAD é a capacidade de água disponível (mm), CC é o teor de água volumétrico na capacidade de campo ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$), PMP é o teor de água volumétrico no ponto de murcha permanente ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) e Z a profundidade efetiva do sistema radicular (mm) (considerado 200 mm).

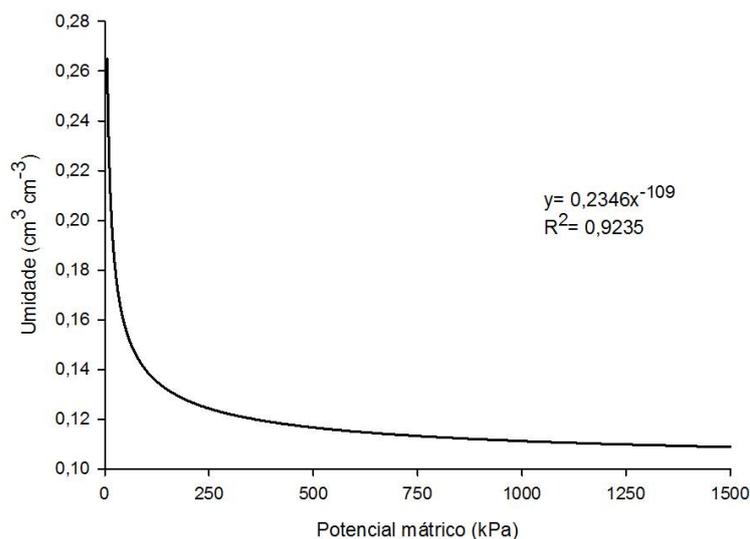


Figura 1 - Curva de retenção de água do solo da área experimental na profundidade de 0 a 20 cm.

As condições climáticas dentro do cultivo protegido foram registradas por todo período experimental através do Datalogger (Instrutherm, HT-500, São Paulo, Brasil), obtendo-se a temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e a umidade relativa do ar (%), e a partir destes foi calculado o déficit de pressão de vapor (DPV) do ar (Smith et al., 1991).

Ao término dos tratamentos as plantas foram reidratadas, mantendo-se o solo na tensão em torno de -10 kPa até a colheita aos 360 DAP. O controle químico foi realizado aos 30 DAP com aplicação do herbicida Clomazone (2 L ha^{-1}) e aos 78 e 326 DAP com a aplicação do inseticida Tiametoxam (2 L ha^{-1}) para o controle do percevejo de renda *Vatiga manihotae* (Hemiptera: Tingidae).

2.2.3 Variáveis bioquímicas

Aos 0, 45 e 90 DAD foram coletadas a quarta e quinta folha totalmente expandida, contadas a partir do ápice das plantas de mandioca em cada tratamento. As folhas foram imediatamente acondicionadas em nitrogênio líquido e mantidas em

ultrafreezer a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ até as análises bioquímicas. Analisou-se nos extratos foliares o conteúdo de proteínas solúveis, prolina, açúcares solúveis, peróxido de hidrogênio, peroxidação de lipídios e as atividades das enzimas antioxidantes superóxido dismutase, catalase e peroxidase.

2.2.3.1 Proteínas solúveis

A determinação dos teores de proteínas solúveis foi obtida utilizando cerca de 300 mg do tecido foliar macerados em 2 mL de tampão fosfato 0,1 M, pH 6,7. O homogenato foi centrifugado a $5.000 \times g$ por 10 minutos a $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ e, em seguida, foram adicionados a alíquota de 10 μL do sobrenadante 5 mL da solução Coomassie Brilliant Blue G-250 (preparado com 100 mg do corante diluído em 50 mL de álcool etílico 95%, 100 mL de ácido fosfórico 85% e 850 mL de água deionizada, sendo a solução filtrada duas vezes em papel filtro qualitativo). Após 15 minutos, as leituras foram realizadas em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) a 595 nm. As concentrações de proteínas solúveis foram calculadas a partir da curva padrão de Albumina de Soro Bovino (BSA) a 1 mg mL^{-1} e expressas em mg g^{-1} MF (Bradford, 1976).

2.2.3.2 Prolina

O extrato para determinação de prolina foi obtido pela adição de 8 mL de ácido sulfossalicílico 3% em 100 mg do tecido foliar, sendo a mistura agitada a cada 15 minutos por uma hora em temperatura ambiente ($25\text{ }^{\circ}\text{C}$). Após esse período, o homogenato foi centrifugado a $3.000 \times g$ por 10 minutos a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$. Foram adicionados em tubos de ensaio 1 mL do sobrenadante, 1 mL de ninhidrina ácida (1,25 g de ninhidrina, em 30 mL de ácido acético glacial, e 20 mL de ácido fosfórico 6 M) e 1 mL de ácido acético glacial, deixando-se a mistura em banho-maria a $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ por 1 h para desenvolvimento da cor. Em seguida, os tubos de ensaio foram colocados em banho de água com gelo por 10 min para cessar a reação. A extração do cromóforo foi feita pela adição de 2 mL de tolueno à mistura de reação e agitação por 20 segundos. Após o repouso e formação da mistura bifásica, a fase superior foi retirada com pipeta de pasteur para quantificação dos níveis de prolina em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) a 520 nm. Utilizou-se como

padrão a prolina a $1 \mu\text{mol mL}^{-1}$ e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF (Bates et al., 1973).

2.2.3.3 Açúcares solúveis totais

Os açúcares solúveis foram determinados a partir de amostras de 10 mg do tecido foliar extraídos com 2 mL de água destilada. O homogenato foi centrifugado a $3.000 \times g$ por 10 minutos a $25 \text{ }^\circ\text{C}$ e em seguida foram adicionados a tubos de ensaio 500 μL do sobrenadante, 500 μL de fenol 5% e 2,5 mL de ácido sulfúrico concentrado. A mistura foi agitada e deixada em repouso por cerca de 20 minutos em banho de água com gelo para resfriamento e fixação da cor. As leituras de absorvância foram realizadas em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) a 490 nm. As concentrações de açúcares solúveis totais foram calculadas de acordo com a curva padrão de D (+) glicose anidra a $10 \mu\text{mol mL}^{-1}$ e expressas em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF (Dubois et al., 1956).

2.2.3.4 Peróxido de hidrogênio

A determinação de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) foi realizada a partir de 200 mg do tecido foliar macerado em 3 mL de solução 0,1% de ácido tricloroacético (TCA) (m/v) com 20% de PVPP (m/m). O extrato foi centrifugado a $14.000 \times g$ por 20 minutos a $4 \text{ }^\circ\text{C}$. O meio de reação foi constituído de 0,2 mL do sobrenadante, 0,2 mL da solução tampão fosfato de potássio 100 mM a pH7,5 e 0,8 mL da solução de iodeto de potássio (KI) 1 M. A mistura foi incubada por 1 h no gelo e no escuro. Posteriormente, a leitura de absorvância foi feita em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) a 390 nm. A concentração de H_2O_2 foi calculada através da curva padrão de H_2O_2 a $1.000 \mu\text{mol mL}^{-1}$ e o resultado foi expresso em mmol g^{-1} MF (Alexieva et al., 2001).

2.2.3.5 Peroxidação de lipídios

A peroxidação de lipídios foi determinada estimando-se as substâncias reativas ao ácido 2-tiobarbitúrico (TBA) e expresso em equivalentes de ácido malondialdeído (MDA). Aproximadamente 200 mg do tecido foliar foi macerado em 3

mL de solução 0,1% de ácido tricloroacético (TCA) (m/v) com 20% de polivinilpolipirrolidona (PVPP) (m/m). O homogenato foi centrifugado a 14.000 x g por 20 minutos a 4 °C. Foi adicionada uma alíquota de 0,5 mL do sobrenadante a 1,5 mL de 0,5% de TBA (m/v) preparado em 20% de TCA (m/v). As amostras foram homogeneizadas e incubadas em banho-maria a 90 °C por 20 min e, em seguida, foram resfriadas em banho de água com gelo. Após o resfriamento, os tubos foram centrifugados a 10.000 x g por 5 minutos a 4 °C seguido de leitura em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) a 532 e 660 nm. A concentração de MDA foi calculada utilizando o coeficiente de extinção molar $\epsilon = 155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ e expressa em $\text{nmol g}^{-1} \text{ MF}$ (Cakmak e Horst, 1991).

2.2.3.6 Atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POD)

O extrato foliar para analisar a atividade de cada enzima foi obtido utilizando 300 mg de tecido vegetal em 2,0 mL de tampão fostato de potássio 0.1 M a pH 6,8, suplementado com 200 mg de PVPP. O homogenato foi centrifugado a 5.000 x g por 10 minutos a 4 °C, retirando-se em seguida o sobrenadante que foi armazenado em ultrafreezer a -80 °C.

A atividade da enzima superóxido dismutase (SOD, E.C 1.15.1.1) foi determinada pelo método descrito por Giannopolitis e Ries (1977) com modificações. A reação foi conduzida em placas de ELISA com capacidade de 3 mL, adicionando 5 μL do extrato foliar a 2.995 μL do meio de reação contendo tampão fostato de potássio 50 mM a pH 7,8, EDTA 0,1 μM , azul de nitrotetrazólio cloreto (NBT) 75,0 μM , metionina 13,0 mM e riboflavina 2,0 μM . As placas foram dispostas em câmara escura com luz fluorescente de 15 W por 10 minutos. Ao término do tempo, a iluminação foi interrompida e o azul de formazan formado pela fotorredução do NBT foi determinado em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) na absorvância de 560 nm. Os tubos considerados brancos (para zerar o aparelho) receberam 3 mL do meio de reação, porém foram mantidos no escuro. Uma unidade de SOD foi definida como a quantidade de enzima necessária para inibir 50% da fotorredução do NBT. Os resultados foram expressos em unidades de SOD mg^{-1} de proteínas.

A atividade da enzima catalase (CAT, E.C 1.11.1.6) foi obtida utilizando 50 μL do extrato foliar em 950 μL de tampão fosfato de potássio 50 mM a pH 7,0, suplementado com H_2O_2 12,5 mM. A reação foi monitorada em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) a 240 nm, considerando a variação de absorção no intervalo de 8 a 40 segundos, sendo a atividade da enzima calculada pelo coeficiente de extinção molar $\epsilon = 39,4 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ e expressa em $\text{kat } \mu\text{g}^{-1}$ proteína (Peixoto et al., 1999).

A atividade da enzima peroxidase (POD, EC 1.11.1.7) foi determinada utilizando 100 μL do extrato foliar em 4,9 mL de tampão fosfato de potássio 25 mM a pH 6,8, contendo Pyrogallol 20 mM e H_2O_2 20 mM. Após a incubação por 1 min a reação foi paralisada com 0,5 mL de ácido sulfúrico 5%. As leituras de absorbâncias foram realizadas em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) a 420 nm. A atividade da enzima foi calculada pelo coeficiente de extinção molar $\epsilon = 2,47 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ e expressa em $\text{kat } \mu\text{g}^{-1}$ proteína (Peixoto et al., 1999).

2.2.4 Análise estatística

Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F, com posterior comparação de médias pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. Os dados foram analisados em parcelas subdivididas no tempo, considerando como parcela as épocas de avaliação e como subparcela as tensões de água no solo. Utilizou-se o software estatístico SISVAR versão 5.0 (Ferreira, 2008).

2.3 Resultados

2.3.1 Condições ambientais durante o experimento

A temperatura média do ar dentro do cultivo protegido foi de 26,4 °C do plantio até aos 180 DAP da mandioca, apresentando média de 23,5 °C no período experimental (90 a 180 DAP). A umidade relativa do ar variou de 72,5 a 74,2% nesse mesmo período, sendo mais acentuada do que a média geral que foi de 67,2% (Figura 2A). A maior umidade relativa do ar e a menor temperatura durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da cultura da mandioca contribuíram

para o decréscimo do DPV do ar que variou de 0,6 a 1,0 kPa. Aos 45 DAP o DPV do ar obteve média de 2,4 kPa (Figura 2B).

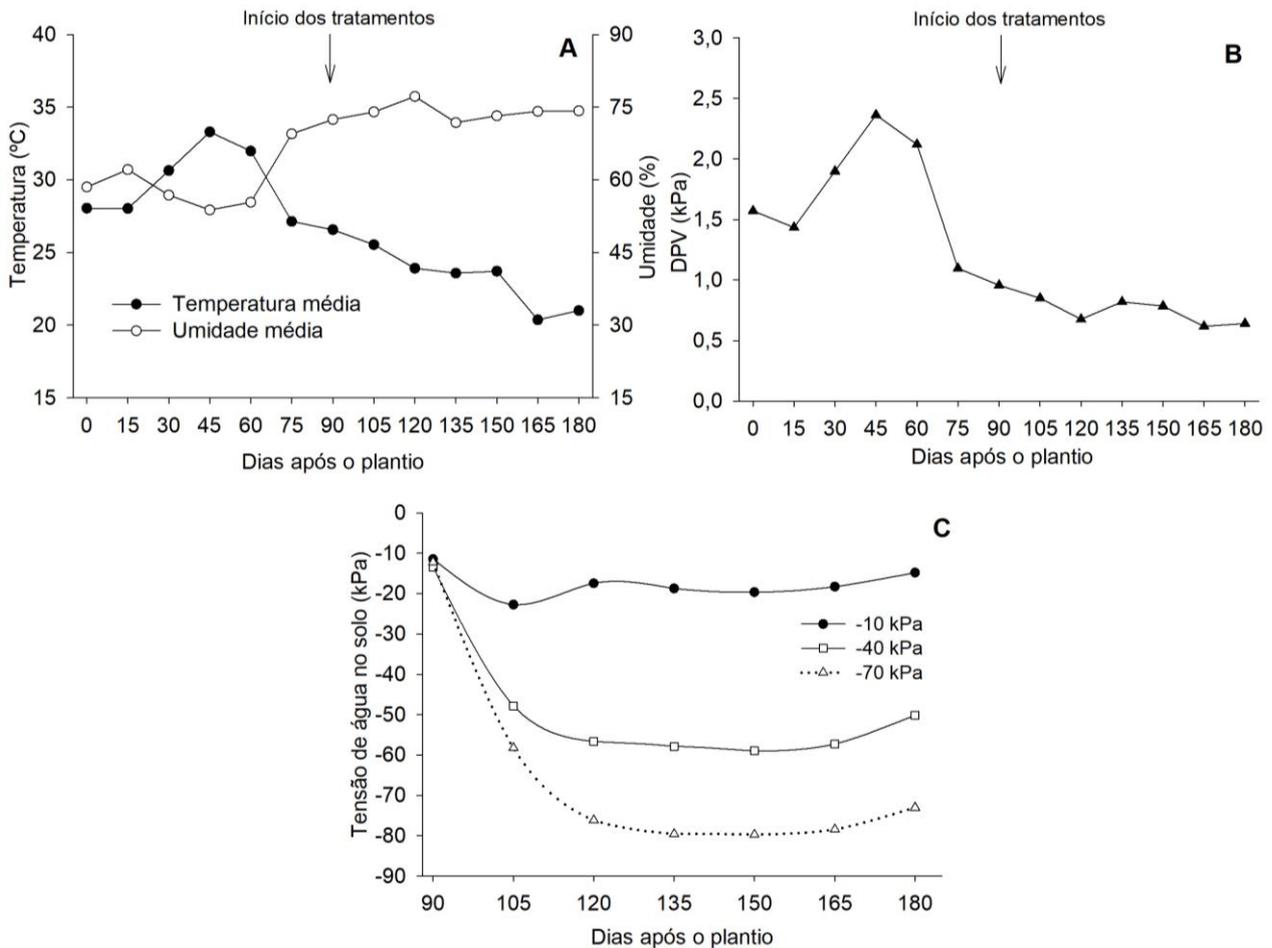


Figura 2 – Médias quinzenais de temperatura e umidade relativa do ar (A), déficit de pressão de vapor (B) e tensões de água no solo no período experimental (C) durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da cultura da mandioca de mesa IAC 576-70. Botucatu, SP, 2015.

Aos 90 até 180 DAP as plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 foram irrigadas diariamente para a manutenção das tensões de água no solo em cada tratamento. As tensões antes da irrigação durante esse período foram de -17,6 kPa no tratamento de -10 kPa, -48,9 kPa no tratamento de -40 kPa e -65,3 kPa no tratamento de -70 kPa. Os solos submetidos às menores tensões de água no solo, tardaram em torno de 15 dias após o início dos tratamentos para atingirem às tensões de -40 e -70 kPa, mantendo-as até o final do experimento (Figura 2C).

2.3.2 Análises bioquímicas

De acordo com a análise de variância, o fator DAD afetou os teores de proteínas solúveis, prolina, açúcares solúveis, a atividade das enzimas antioxidantes superóxido dismutase, catalase e peroxidase, além do peróxido de hidrogênio e o ácido malondialdeído nas folhas das plantas de mandioca. O fator tensão de água no solo (TS) não interferiu nos teores de proteínas, na atividade da superóxido dismutase e peroxidase e nos teores de peróxido de hidrogênio. Houve interação entre os fatores apenas para proteínas, superóxido dismutase, catalase, peróxido de hidrogênio e ácido malondialdeído (Tabela 1).

Tabela 1 - Análise de variância das proteínas solúveis (Prot), prolina (Pro), açúcares solúveis totais (CHO), atividade das enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POD), peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e ácido malondialdeído (MDA) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015.

Fonte de variação	GL	Valores de <i>F</i>							
		Prot	Pro	CHO	SOD	CAT	POD	H ₂ O ₂	MDA
DAD	2	103,44*	69,01*	21,58*	163,85*	140,48*	4,17*	130,32*	33,55*
TS	2	0,26 ^{ns}	5,49*	7,62*	1,53 ^{ns}	49,75*	2,43 ^{ns}	0,61 ^{ns}	6,28*
DAD x TS	4	2,83*	2,15 ^{ns}	1,43 ^{ns}	3,30*	56,11*	0,76 ^{ns}	12,62*	2,96*
CV ₁ (%)		24,38	24,90	17,29	10,77	28,38	13,77	15,25	7,59
CV ₂ (%)		28,59	18,74	11,57	11,57	23,13	12,76	19,04	7,73

DAD: dias após a deficiência hídrica; TS: tensão de água no solo; GL: graus de liberdade; *: significativo ($p < 0,05$); ^{ns}: não significativo; CV₁: coeficiente de variação da parcela; CV₂: coeficiente de variação da subparcela.

No início dos tratamentos (0 DAD), as plantas de mandioca apresentaram teores de proteínas solúveis em torno de 23,4 mg g⁻¹ MF, não havendo diferença significativa entre as plantas. No entanto, aos 45 DAD as plantas sob as tensões de -40 kPa tiveram um acréscimo no conteúdo de proteínas de 69,6% em relação as plantas sob tensão de -10 kPa. Aos 90 DAD os teores de proteínas foram reduzidos em todos os tratamentos, apresentando média de 5,6 mg g⁻¹ MF (Figura 3A). De modo geral, os teores de proteínas reduziram em todas as plantas durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas, decrescendo de 26,2 a 4,5 mg g⁻¹ MF nas plantas sob tensão de -10 kPa, de 22,3 a 5,1 mg g⁻¹ MF nas plantas sob tensão de -40 kPa e de 21,6 a 7,2 mg g⁻¹ MF nas plantas sob tensão de -70 kPa.

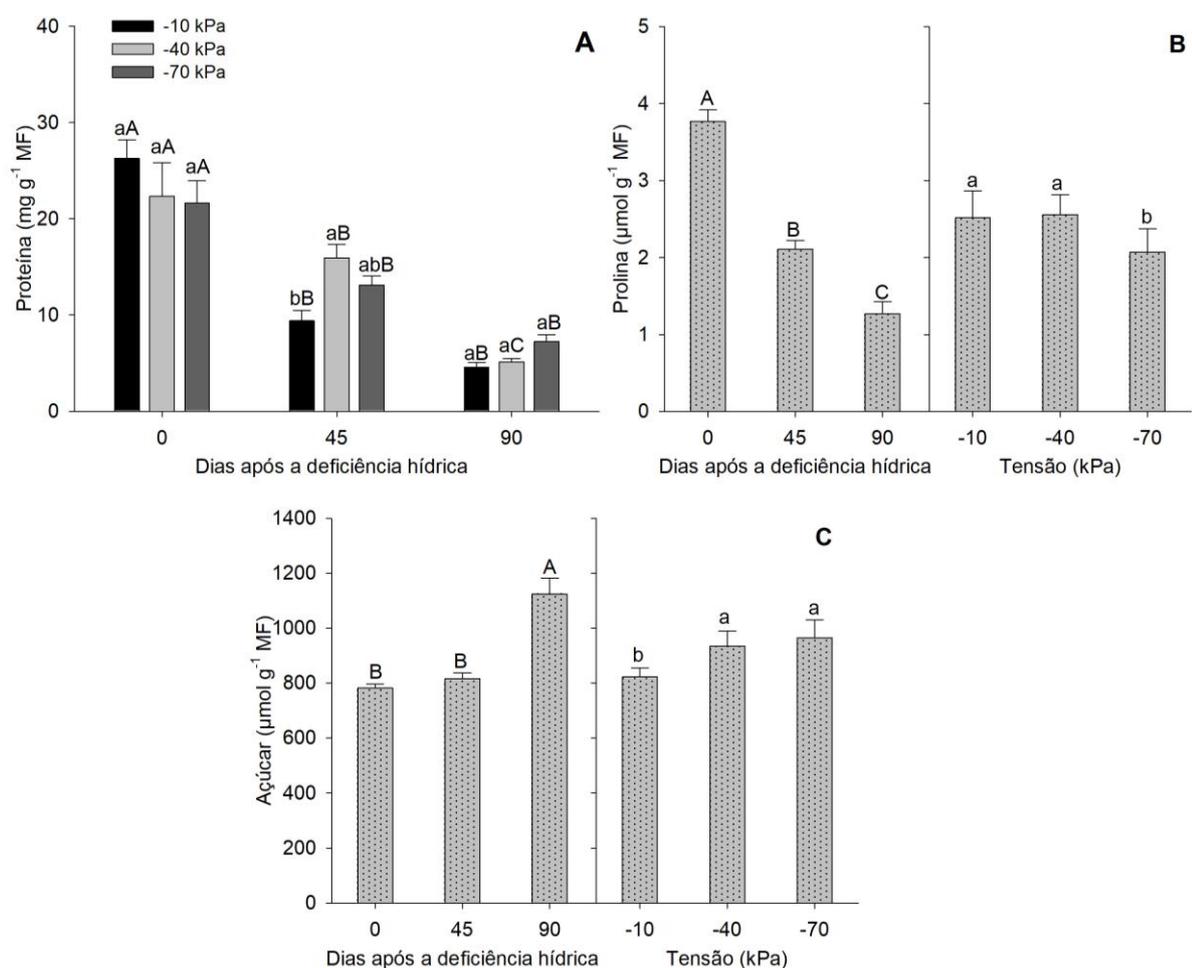


Figura 3 – Proteínas solúveis (A), prolina (B) e açúcares solúveis totais (C) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob diferentes tensões de água no solo durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015. Médias seguidas pela mesma letra maiúsculas para os dias e minúsculas para as tensões não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. As barras indicam o erro padrão da média de cinco repetições.

Os teores de prolina nas plantas reduziram entre 0 e 90 DAD, independente da tensão de água no solo aplicada. A redução foi de 44,1% aos 45 DAD e de 66,4% aos 90 DAD. As plantas sob as tensões de -10 e -40 kPa apresentaram teores de prolina semelhantes nas folhas, média de 2,5 $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF, enquanto que as plantas sob tensão de -70 kPa, diferiram das demais com decréscimo de 18,5% nos teores (Figura 3B).

Os açúcares solúveis totais das folhas de mandioca aumentaram aos 90 DAD, média de 1.124,4 $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF, ocorrendo diferença significativa entre os dias após a deficiência hídrica sem considerar a condição de água do solo. As plantas

sob as tensões de -40 e -70 kPa acumularam 15,4% a mais de açúcares solúveis nas folhas do que as plantas sob tensão de -10 kPa (Figura 3C).

A atividade da superóxido dismutase foi semelhante entre as plantas nas diversas tensões aos 0 e 45 DAD, havendo diferença significativa apenas aos 90 DAD, onde as plantas sob tensão de -40 kPa apresentaram a atividade da enzima superior as demais, média de 490,5 unidades de SOD mg^{-1} proteína. No geral, houve aumento da atividade da superóxido dismutase nas folhas durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas, sendo mais evidenciada aos 90 DAD (Figura 4A).

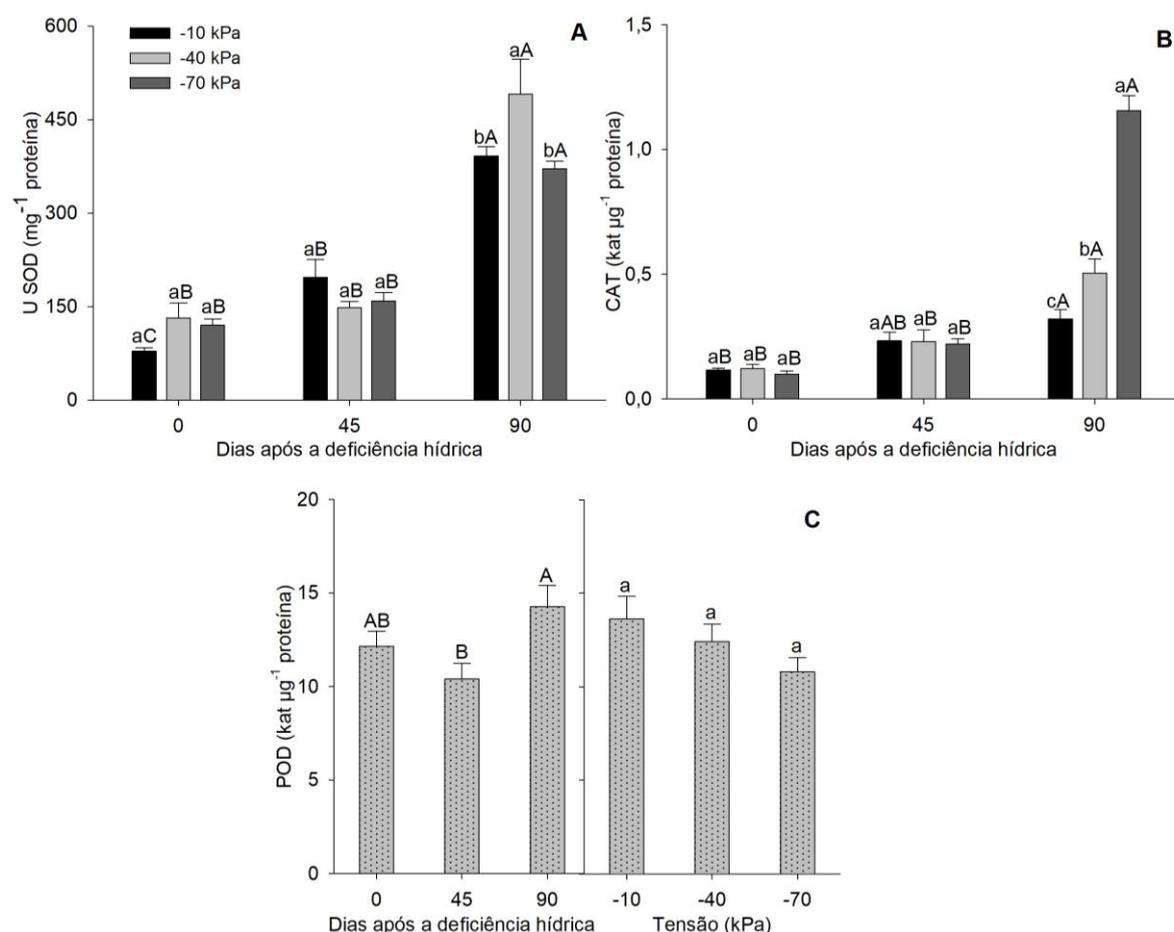


Figura 4 – Atividade da superóxido dismutase (A), catalase (B) e peroxidase (C) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob diferentes tensões de água no solo durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015. Médias seguidas pela mesma letra maiúsculas para os dias e minúsculas para as tensões não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. As barras indicam o erro padrão da média de cinco repetições.

A atividade da catalase nas folhas foi em média de 0,11 kat μg^{-1} de proteína no início dos tratamentos e 0,22 kat μg^{-1} de proteína aos 45 DAD, independente da tensão de água no solo. Porém, aos 90 DAD houve diferença significativa entre as tensões, as plantas sob a tensão de -40 apresentaram acréscimo na atividade da catalase de 56,2% e as plantas sob tensão de -70 kPa um acréscimo de 259,3% em relação as plantas submetidas à tensão de -10 kPa (Figura 4B).

Aos 90 DAD a atividade da peroxidase nas folhas foi 37,2% superior do que aos 45 DAD, sem considerar as diferentes tensões de água no solo. A restrição hídrica no solo não afetou a atividade da peroxidase nas plantas de mandioca, que obteve média geral entre as tensões de 12,2 kat μg^{-1} de proteína (Figura 4C).

Durante o período experimental os teores de H_2O_2 diferiram entre as plantas aos 0 e 45 DAD. As plantas sob tensão de -10 kPa apresentaram aumento de 11,0 mmol g^{-1} MF de H_2O_2 entre 45 e 90 DAD enquanto que as plantas sob as tensões de -40 e -70 kPa tiveram acréscimo em média de 9,3 mmol g^{-1} MF de H_2O_2 , porém não houve diferença entre as tensões aos 90 DAD (Figura 5A).

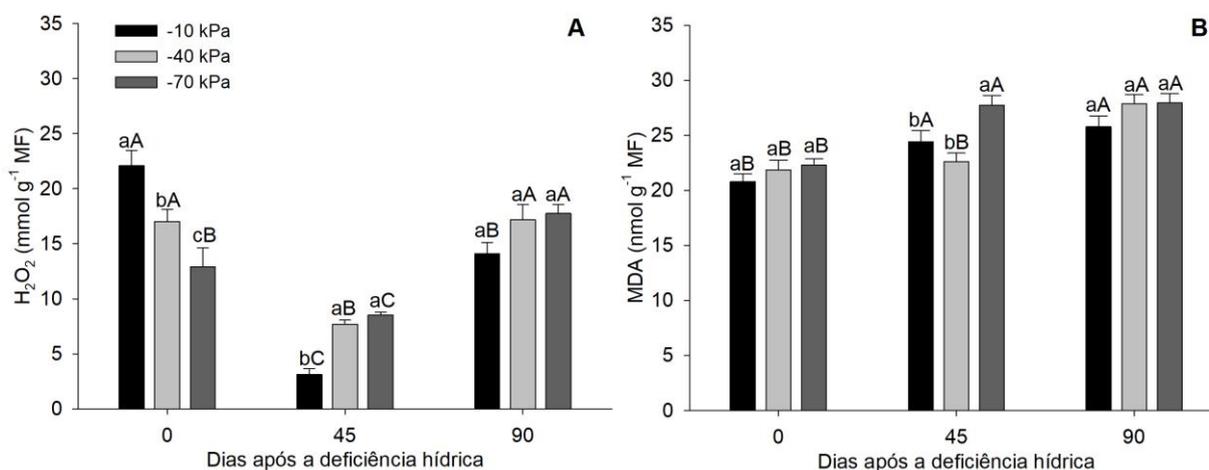


Figura 5 – Peróxido de hidrogênio (A) e ácido malondialdeído (B) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob diferentes tensões de água no solo durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas. Botucatu, SP, 2015. Médias seguidas pela mesma letra maiúsculas para os dias e minúsculas para as tensões não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. As barras indicam o erro padrão da média de cinco repetições.

A concentração de ácido malondialdeído ao 0 DAD foi em média 21,6 nmol g⁻¹ MF, não havendo diferença significativa entre as plantas. Aos 45 DAD as plantas sob tensão de -70 kPa apresentaram aumento de 22,6% nos teores de ácido malondialdeído em comparação às plantas sob tensão de -40 kPa. Não houve diferença significativa entre as tensões aos 90 DAD. As plantas submetidas às tensões de -10 e -70 kPa, mantiveram a concentração constante do ácido malondialdeído nas folhas entre 45 e 90 DAD (Figura 5B).

2.4 Discussão

A deficiência hídrica afeta todas as atividades que dependem do turgor celular, como divisão e alongamento celular, fotossíntese, respiração, translocação, absorção de íons e metabolismo de nutrientes. Em pesquisas com diversas culturas sob deficiência hídrica têm sido observado o acúmulo de solutos compatíveis nas células para diminuir o potencial osmótico e manter o turgor celular (Perveen et al., 2016; Cha-um e Kirdmanee, 2009). Em plantas de mandioca foi constatado a capacidade de manutenção do potencial de água foliar em condições de deficiência hídrica do solo (El-Sharkawy, 2012; Tafur et al., 1997). Isso sugere habilidade dessas plantas em ajustar osmoticamente suas células, de forma a manter a folha fotossinteticamente ativa mesmo em condições de deficiência hídrica, podendo ser este um indicativo de tolerância.

O mecanismo de ajuste osmótico mediante o acúmulo de solutos compatíveis composto por aminoácidos, açúcares solúveis e íons inorgânicos, no citosol ou no vacúolo, contribuem para a manutenção do equilíbrio hídrico e a preservação da integridade de proteínas, enzimas e membranas celulares (Ashraf et al., 2011; Marijuan e Bosch, 2013). Entretanto, no presente trabalho, verificou-se descréscimo nos teores de proteínas nas folhas da mandioca de mesa IAC 576-70, independente da tensão de água no solo (Figura 3A). Essa redução significativa nos teores de proteínas em todos os tratamentos durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da mandioca pode ter ocorrido devido a condição intrínseca da planta aliada a fase de desenvolvimento que a cultura se encontrava. O teor de proteína nas folhas de mandioca oscila tanto em função da cultivar quanto em função do ciclo de crescimento (Le Guerroué et al., 1996). Estudos realizados com dez cultivares de mandioca durante o primeiro ciclo de crescimento indicaram baixo teor de proteínas

nos primeiros meses após o plantio, atingindo o máximo no décimo mês após o plantio (Jesus et al., 1987).

Entre os solutos que atuam no ajustamento osmótico tem-se a prolina, um aminoácido altamente benéfico às plantas quando expostas a várias condições de estresse, pois atua como excelente osmólito, agente antioxidante e como molécula de sinalização (Hayat et al., 2012). Em ambientes estressantes como a seca, resulta em acúmulo de prolina em cultivares consideradas tolerantes, dentre elas de pinhão-manso (Santos et al., 2013) e de batata-doce (Yooyongwech et al., 2014).

Os teores de prolina nas folhas da mandioca de mesa IAC 576-70 tenderam ao decréscimo durante o período experimental, independente da condição hídrica do solo. Além disso, as plantas sob tensão de -70 kPa não acumularam prolina (Figura 3B). Esses fatos podem ter duas explicações: a primeira é que as folhas escolhidas provavelmente estavam muito jovens para verificar os teores de prolina. Alves e Setter (2004b), avaliando os teores de prolina em plantas de mandioca sob deficiência hídrica, verificaram que folhas maduras apresentaram o dobro da concentração de prolina, enquanto que em folhas em expansão a deficiência hídrica reduziu 25% os teores de prolina. A segunda é que mesmo sob condições de deficiência hídrica as plantas de mandioca sob tensão de -40 kPa foram capazes de manter seus teores de prolina semelhantes às plantas sob tensão de -10 kPa, enquanto que a deficiência hídrica nas plantas sob tensão de -70 kPa afetou a produção ou acúmulo de prolina. Contudo, essas respostas podem estar associadas ao comportamento da cultivar IAC 576-70, pois Carvalho et al. (2016), avaliando dez cultivares de mandioca em condições de campo verificaram diferenças nos teores de prolina entre as cultivares, variando de 2,1 a 6,8 $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF.

Por outro lado, os carboidratos atuam como elementos-chave no ajuste osmótico, podendo ser armazenados na forma de açúcares solúveis e higroscópicos como a sacarose, frutose e glicose ou na forma de polissacarídeos com baixa atividade osmótica como o amido (Buckeridge et al., 2000; Whittaker et al., 2007). O acúmulo de açúcares solúveis totais nas plantas sob as menores tensões de água no solo (-40 e -70 kPa) pode ser um indicativo que esses solutos atuaram no ajustamento osmótico da mandioca de mesa IAC 576-70 (Figura 3C). Duque e Setter (2013) constataram que a mandioca é capaz de acumular açúcares e amido em diferentes órgãos da planta (folhas, pecíolos, hastes e raízes), o que pode facilitar a sobrevivência em períodos prolongados de seca.

Dentre as respostas bioquímicas desenvolvidas pela planta para superar a deficiência hídrica, a ativação de mecanismos de defesa formados por antioxidantes têm sido amplamente estudado. O aumento da atividade de enzimas como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POD) em plantas sob essas condições tem contribuído à tolerância em trigo (Zaefyzadeh et al., 2009), milho (Chugh et al., 2013), cana-de açúcar (Cia et al., 2012) e pinhão manso (Pompelli et al., 2010), pois reduz os danos oxidativos causados pelas espécies reativas de oxigênio (EROs).

As EROs são produzidas principalmente em organelas como cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos, em particular na fotossíntese e na respiração a níveis muito baixos. No entanto, durante todos os estresses ocorrem alterações das vias metabólicas, que podem levar a um aumento drástico na produção das EROs ($^1\text{O}_2$, H_2O_2 , O_2^- , OH^\cdot), provocando o estresse oxidativo nas plantas (Miller et al., 2010; Tripathy e Oelmüller, 2012).

A superóxido dismutase atua como a primeira linha de defesa enzimática contra as EROs, sendo responsável pela dismutação de dois radicais O_2^- , gerando H_2O_2 e O_2 . A SOD encontra-se presente em todos os compartimentos celulares, seja nas mitocôndrias, cloroplastos, glioxissomas, peroxissomas, apoplasto e citosol, sendo produzida em todos locais onde a cadeia transportadora de elétrons encontra-se presente. São classificadas de acordo com seus cofatores metálicos: cobre e zinco (Cu/Zn-SOD), manganês (Mn-SOD) e ferro (Fe-SOD). No geral, Cu/Zn-SOD está localizada nos cloroplastos e citosol, Mn-SOD nas mitocôndrias e peroxissomos e Fe-SOD nos cloroplastos e mitocôndrias (Gill e Tujeta, 2010; Ahmad et al., 2010). Aos 90 DAD foi evidenciada maior atividade da SOD nas plantas de mandioca sob tensão de -40 kPa podendo ser esta uma resposta de aclimação a deficiência hídrica para reduzir os danos oxidativos (Figura 4A).

O H_2O_2 formado pela ação da SOD pode ser dismutado a H_2O e O_2 pelas enzimas catalases e peroxidases. A CAT é uma das principais enzimas de eliminação do H_2O_2 gerado durante a fotorrespiração, atuando principalmente nos peroxissomos mas pode ser encontrada nos glioxissomos, citosol e mitocôndrias. As plantas possuem várias isoformas de CAT, sendo sua atividade mais efetiva em concentrações relativamente altas de H_2O_2 , por isso são consideradas indispensáveis em condições de estresse severo, quando os níveis de H_2O_2 estão maiores (Dubey, 2011). As PODs utilizam compostos de natureza fenólica como

doadores de elétrons para catalizar as reações de dismutação do H_2O_2 e localizam-se principalmente na parede celular e no vacúolo (Locato et al., 2011).

As plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob as menores tensões de água no solo apresentaram aumento da atividade da CAT aos 90 DAD (Figura 4B), enquanto a atividade da POD não foi alterada pela deficiência hídrica (Figura 4C). De acordo com Zhang e Kirkham (1996), a ativação dos mecanismos antioxidantes dependem de vários fatores relacionados ao genótipo e ao estresse ambiental, podendo essas substâncias aumentarem, diminuir ou permanecer inalterada.

O H_2O_2 é um oxidante ausente de carga que apresenta alta permeabilidade nas membranas celulares e, relativamente, meia-vida longa (1 ms), podendo difundir-se dos locais de síntese para compartimentos adjacentes ou até mesmo para células vizinhas. Assim, difunde os danos e pode atuar como mensageiro da condição de estresse (Anjum et al., 2011; Gill e Tujeta, 2010). Além disso, na presença de metais de transição, como Fe e Cu, o H_2O_2 pode gerar via reação de Fenton ou Haber-Weiss o radical hidroxila ($\text{OH}\cdot$) que é a ERO mais prejudicial as células, uma vez que reage com todas as moléculas biológicas (Møller et al., 2007). De modo geral, as atividades das enzimas CATs e PODs foram eficientes no controle do H_2O_2 gerado nas plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 submetidas à deficiência hídrica aos 90 DAD (período no qual a atividade dessas enzimas foram maiores), não havendo diferenças nos teores de H_2O_2 entre as plantas nas diferentes tensões de água no solo (Figura 5A).

O aumento das EROs nas plantas podem causar a peroxidação lipídica, e consequentemente, lesões nas membranas celulares. O ácido malondialdeído (MDA) é um dos produtos formados na peroxidação lipídica e tem sido considerado indicador de dano oxidativo (Apel e Hirt, 2004; Moller et al., 2007). Estudos avaliando características fisiológicas de plantas de mandioca sob seca simuladas por diferentes concentrações de soluções de polietilenoglicol (PEG 6000), verificaram alterações lineares no conteúdo de MDA (Fu et al., 2016). Nas plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob tensão de água no solo de -70 kPa aos 45 DAD foi verificado o aumento da concentração de MDA (Figura 5B), podendo ser esta uma evidência do efeito oxidativo pelas EROs. Vale ressaltar que os tratamentos sob as menores tensões de água no solo (-40 e -70 kPa), durante a fase de desenvolvimento dos ramos e folhas da mandioca, foram alcançados cerca de 15 dias após o início da suspensão da irrigação (Figura 2C) e isso pode ter influenciado

as avaliações bioquímicas das plantas aos 45 e 90 DAD, pois o período de deficiência hídrica correspondeu, respectivamente, 30 e 75 DAD nesses tratamentos.

Diante dos resultados obtidos, concluímos que os açúcares solúveis podem ser um dos principais solutos que atuam no ajuste osmótico celular em folhas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob deficiência hídrica. Sob deficiência hídrica prolongada as enzimas antioxidantes superóxido dismutase e catalase aumentam suas atividades devido ao estresse oxidativo em plantas de mandioca. Contudo, se faz necessário um estudo mais aprofundado de outros solutos que podem atuar no ajustamento osmótico e de componentes antioxidantes enzimáticos e não-enzimáticos que podem reduzir a produção das espécies reativas de oxigênio durante a seca em plantas de mandioca.

2.5 Referências Bibliográficas

- Ahmad, P., Jaleel, C.A., Salem, M.A., Nabi, G., Sharma, S., 2010. Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Crit. Rev. Biotechnol.* 30, 161–175.
- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S., Karanov, E., 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant Cell Environ.* 24, 1337–1344.
- Alves, A.A.C., 2006. Fisiologia da mandioca, in: Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca, Embrapa, Cruz das Almas, pp.138–169.
- Alves, A.A.C., Setter, T.L., 2004a. Response of cassava leaf area expansion to water deficit: cell proliferation, cell expansion and delayed development. *Ann. Bot.* 94, 605–613.
- Alves, A.A.C., Setter, T.L., 2004b. Abscisic acid accumulation and osmotic adjustment in cassava under water deficit. *Environ. Exp. Bot.* 51, 259–271.
- Angelocci, L.R., 2002. Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: introdução ao tratamento biofísico. Departamento de Ciências Exatas, ESALQ/USP, Piracicaba, 272 p.

- Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M.F., Man, C., Lei, W., 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Afr. J. Agric. Res.* 6, 2026–2032.
- Apel, K., Hirt, H., 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55, 373–399.
- Ashraf, M., Akram, N.A., Alqurainy, F., Foolad, M.R., 2011. Drought tolerance: roles of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. *Adv. Agron.* 111, 249–296.
- Bartels, D., Sunkar, R., 2005. Drought and salt tolerance in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 24, 23–58.
- Bates, L.S., Waldern, R.P., Teare, I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil* 39, 205–207.
- Bradford, M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 72, 248–254.
- Buckeridge, M.S., Tiné, M.A.S., Santos, H.P., Lima, D.U., 2000. Polissacarídeos de reserva de parede celular em sementes: estrutura, metabolismo, funções e aspectos ecológicos. *R. Bras. Fisiol. Veg.* 12, 137–162.
- Cakmak, I., Horst, W.J., 1991. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). *Physiol. Plant.* 83, 463–468.
- Carvalho, L.M., Carvalho, H.W.L., Oliveira, I.R., Rangel, M.A.S., Santos, V.S., 2016. Productivity and drought tolerance of cassava cultivars in the Coastal Tablelands of Northeastern Brazil. *Ciênc. Rural* 46, 796–801.
- Carvalho, M.H.C., 2008. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. *Plant Signal. Behav.* 3, 156–165.
- Cha-um, S., Kirdmanee, C. 2009. Proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) plantlets in response to iso-osmotic salt and water-deficit stress. *Agric. Sci. China* 8, 51–58.

- Chugh, V., Kaur, N., Grewal, M.S., Gupta, A.K., 2013. Differential antioxidative response of tolerant and sensitive maize (*Zea mays* L.) genotypes to drought stress at reproductive stage. *Indian J. Biochem. Biophys.* 50, 150–8.
- Cia, M.C., Guimarães, A.C.R, Medici, L.O., Chabregas, S.M., Azevedo, R.A., 2012. Antioxidant responses to water deficit by drought-tolerant and -sensitive sugarcane varieties. *Ann. Appl. Biol.* 161, 313–324.
- Cunha, A.R., Martins, D., 2009. Classificação climática para os municípios de Botucatu e São Manuel, SP. *Irriga* 14, 1–11.
- Dourado Neto, D., Nielsen, D.R., Hopans, J.W., Parlange, M.B., 1995. Programa SWRC, Version 3.0: Soil-Water Retention Curve (Software). Piracicaba, Davis.
- Dubey, R.S., 2011. Metal toxicity, oxidative stress and antioxidative defense system in plants, in: Gupta, S.D., *Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants*. Science Publishers, Kharagpur, pp.178–203.
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28, 350–356.
- Duque, L.O., Setter, T.L., 2013. Cassava response to water deficit in deep pots: root and shoot growth, ABA, and carbohydrate reserves in stems, leaves and storage roots. *Tropical Plant Biol.* 6, 199–209.
- El-Sharkawy, M.A., 2012. Stress-tolerant cassava: the role of integrative ecophysiology-breeding research in crop improvement. *Open J. Soil Sci.* 2, 162–186.
- Embrapa, 2006. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Sistema brasileiro de classificação de solos. Embrapa SPI, Rio de Janeiro, 306 p.
- Ferreira, D.F., 2008. SISVAR: a computer statistical analysis system. *Ciênc. Agrotec.* 35, 1039–1042.
- Fu, L., Ding, Z., Han, B., Hu, W., Li, Y., Zhang, J., 2016. Physiological investigation and transcriptome analysis of polyethylene glycol (PEG)-induced dehydration stress in cassava. *Int. J. Mol. Sci.* 17, 2–18.

- Giannopolitis C.N., Reis, S.K., 1997. Superoxide dismutases I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol.* 59, 309–314.
- Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant. Physiol. Biochem.* 48, 909–930.
- Guo, X.Y., Zhangl, X.S., Huang, Z.Y., 2010. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. *J. Plant Ecology* 3, 79–87.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M.N., Wani, A.S., Pichtel, J., Ahmad, A., 2012. Role of proline under changing environments: A review. *Plant Signal. Behav.* 7, 1456–1466.
- Inman-Bamber, N.G., Smith, D.M., 2005. Water relations in sugarcane and response to water deficits. *Field Crops Res.* 92, 185–202.
- Jesus, V.S., Moraes, C.F., Tele, F.F.F., Sedyama, C.S., Moraes, G.,H.,K., 1987. Teor de proteína nas folhas de dez variedades de mandioca durante o primeiro ciclo de crescimento. *Rev. Ceres* 34, 366–377.
- Johari-Pireivatlou, M., Qasimov, N., Maralian, H., 2010. Effect of soil water stress on yield and proline content of four wheat lines. *Afr. J. Biotechnol.* 9, 36–40.
- Kramer, P.J., Boyer, J.S., 1995. *Water relations of plants and soils.* Academic Press, San Diego, 495 p.
- Lawlor, D.W., Tezara, W., 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Ann. Bot.* 103, 561–579.
- Le Guerroué, J., Douillard, R., Cereda, M.P., Chiarello, M.D., 1996. As proteínas de folhas de mandioca: aspectos fisiológicos, nutricionais e importância tecnológica. *B.Ceppa* 14, 133–148.
- Locato, V., Pinto, M.C., Paradiso, A., Gara, L., 2011. Reactive oxygen species and ascorbate-glutathione interplay in signaling and stress responses, in: Gupta, S.D., *Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants.* Science Publishers, Kharagpur, pp.46–63.

- Lorenzi, J.O., Monteiro, D.A., Miranda Filho, H.S., Raij, B.V., 1997. Raízes e tubérculos, in: Boletim Técnico 100, Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo, Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, pp. 54–57.
- Marijuan, M.P., Bosch, S.M., 2013. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. *Trends Plant Sci.* 18, 660–666.
- Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S., Mittler, R., 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ.* 33, 453–467.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., Breusegem, F.V., 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci.* 9, 490–498.
- Møller, I.M., Jensen, P.E., Hansson, A., 2007. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58, 459–481.
- Morgan, J.M., 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35, 299–319.
- Munns, S.R., 1988. Why measure osmotic adjustment? *Aust. J. Plant Physiol.* 15, 717–726.
- Oliveira, S.L., Macedo, M.M.C., Porto, M.C.M., 1982. Efeito do déficit de água na produção de raízes de mandioca. *Pesq. Agropec. Bras.* 17, 121–124.
- Otsubo, A.A., Lorenzi, J.O., 2004. Cultivo da mandioca na região Centro-Sul do Brasil, Embrapa, Dourados, Cruz das Almas, 116 p.
- Peixoto, P.H.P., Cambraia, J., Sant'anna, R., Mosquim, P.R., Moreira, M.A., 1999. Aluminum effects on lipid peroxidation and on the activities of enzymes of oxidative metabolism in sorghum. *R. Bras. Fisiol. Veg.* 11, 137–143.
- Perveen, S., Iqbal, M., Nawaz, A., Parveen, A., Mahmood, S., 2016. Induction of drought tolerance in *Zea mays* L. by foliar application of triacontanol. *Pak. J. Bot.* 48, 907–915.

- Pompelli, M.F., Barata-Luís, R., Vitorino, H.V., Gonçalves, E.R., Rolim, E.V., Santos, M.G., Almeida-Cortez, J.S., Ferreira, V.M., Lemos, E.E., Endres, L., 2010. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. *Biomass Bioener.* 34, 1207–1215.
- Santisopasri, V., Kurotjanawong, K., Chotineeranat, S., Piyachomkwan, K., Sriroth, K., Oates, C.G., 2001. Impact of water stress on yield and quality of cassava starch. *Ind. Crops Prod.* 13, 115–129.
- Santos, C.M., Veríssimo, V., Wanderley Filho, H.C.L., Ferreira, V.M., Cavalcante, P.G.S., Rolim, E.V., Endres, L., 2013. Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Ind. Crops Prod.* 41, 203–213.
- Santos, R.C., Moreira, J.A.N., Duarte, J.M., 2000. Variabilidade isoenzimática entre linhagens de amendoim resistentes à seca. *Ciênc. Rural* 30, 269–274.
- Scandalios, J.G., 2005. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 38, 995–1014.
- Smith, M., Segeren, A., Santos Pereira, L., Perrier, A., Allen, R., 1991. Report on the expert consultation on procedures for revision of FAO guidelines for prediction of crop water requirements. FAO - Land and Water Development Division, 28–31.
- Tafur, S.M., El-Sharkawy, M.A., Cadavid, L.F., 1997. Response of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) to water stress and fertilization. *Photosynthetica* 34, 233–239.
- Tripathy, B.C., Oelmüller, R., 2012. Reactive oxygen species generation and signaling in plants. *Plant Signal. Behav.* 7, 1621–1633.
- Van Genuchten, M.T.H., 1980. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of insaturated. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41, 892–898.
- Whittaker, A., Martinelli, T., Farrant, J.M., Bochicchio, A., Vazzana, C., 2007. Sucrose phosphate synthase activity and the co-ordination of carbon partitioning during sucrose and amino acid accumulation in desiccation-tolerant leaf material of the C4 resurrection plant *Sporobolus stapfianus* during dehydration. *J. Exp. Bot.* 58, 3775–3787.

- Yooyongwech, S., Samphumphuang, T., Theerawitaya, C., Cha-um, S., 2014. Plant Omics Journal 7, 361–368.
- Zaefyzadeh, M., Quliyev, R.A., Babayeva, S.M., Abbasov, M.A., 2009. The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. Turk. J. Biol. 33, 1–7.
- Zhang, J., Kirkham, M.B., 1996. Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings. New Phytol. 132, 361–373.

CAPÍTULO 3

COMPONENTES DA PRODUÇÃO DA MANDIOCA DE MESA IAC 576-70 SOB DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM DIFERENTES FASES FENOLÓGICAS

Laís Fernanda Melo Pereira¹, Samara Zanetti¹, Marcelo de Almeida Silva¹

¹UNESP - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agronômicas. Cx. Postal 237, 18603-970, Botucatu, SP, Brasil. E-mail: lais.agro@hotmail.com; samarazanetti@hotmail.com; marcelosilva@fca.unesp.br

Resumo

O objetivo desse estudo foi avaliar os componentes da produção de plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob deficiência hídrica em diferentes fases fenológicas da cultura. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado e esquema fatorial 3x3, constituído por três fases fenológicas (de 90 a 180; de 180 a 270 e de 270 a 360 dias após o plantio, DAP) e três tensões de água no solo (-10, -40 e -70 kPa), com cinco repetições. As manivas-sementes foram plantadas em caixas com 0,30 m³ de solo e a umidade do solo foi monitorada por tensiômetros, mantendo-se o solo na capacidade de campo até o início dos tratamentos. A deficiência hídrica entre 90 a 180 DAP reduziu 60% as massas de matéria seca da parte aérea e da raiz tuberosa, ocasionando perdas de 54,5% na produção total de raízes nas plantas sob tensão de -40 kPa e de 75,6% nas plantas sob tensão de -70 kPa. A limitação hídrica entre 180 a 270 DAP não alterou a massa de matéria seca da planta, o número de raiz não comercial, o índice de colheita, o teor de amido e a produção de raiz. As plantas sob as tensões de -40 e -70 kPa entre 270 a 360 DAP apresentaram redução de 32,5% na produção total de raiz tuberosa.

Palavras-chave: *Manihot esculenta*; Estresse abiótico; Seca; Amido; Produção.

Abstract

The objective of this study was to evaluate the yield components of sweet cassava plants IAC 576-70 under water deficit in different phenological phases of the crop. The experiment was carried out in a completely randomized design and factorial scheme 3 x 3, consisting of three phenological stages of the crop (90 to 180, 180 to 270 and 270 to 360 days after planting DAP), and three soil water tension (-10, -40 and -70 kPa), with five replicates. The stem cuttings were planted in boxes with 0.30 m³ of soil and the soil moisture was monitored by tensiometers, keeping the soil in the field capacity until the beginning of the treatments. The water deficit between 90 and 180 DAP reduced the dry matter masses of the aerial part and the tuberous root by 60%, causing losses of 54.5% in total root yield in plants under tension of -40 kPa and 75.6% in plants under tension of -70 kPa. The water limitation between 180 and 270 DAP did not change the dry matter mass of the plant, number of non-commercial root, harvest index, starch content and root yield. Plants under the tensions of -40 and -70 kPa between 270 and 360 DAP presented a reduction of 32.5% in total tuberous root yield.

Keywords: *Manihot esculenta*; Abiotic stress; Drought; Starch; Yield.

3.1 Introdução

A cultura da mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é de grande relevância na segurança alimentar das regiões tropicais no mundo, com estimativa de produção acima de 288 milhões de toneladas de raízes tuberosas em 2016, na qual a África, a Ásia e a América Latina contribuíram, respectivamente, com 54,5%, 34,5% e 11,0% na produção mundial. No Brasil, principal produtor da América Latina, a mandioca é cultivada em todo o país com produção de 22,4 milhões de toneladas de raízes tuberosas, destinadas para a alimentação humana e animal ou como matéria prima para indústrias (FAO, 2016).

A mandioca é encontrada nas mais variadas condições de clima e solo, entre as latitudes 30° N e 30° S e altitudes que variam desde zero até cerca de 2.000 metros acima do nível do mar, com precipitação anual de 500 mm em regiões semi-áridas e maior que 2.000 mm em regiões úmidas (El-Sharkawy, 2012). Devido a sua

rusticidade e adaptabilidade às condições ambientais adversas, geralmente é produzida em áreas inaptas para a maioria dos outros cultivos com solos de baixa fertilidade e estação seca de 4 a 6 meses, onde a tolerância a deficiência hídrica é um importante atributo (Setter e Fregene, 2007).

A deficiência hídrica é uma restrição ambiental que influencia todos os processos fisiológicos envolvidos no crescimento e no desenvolvimento das plantas (Silva et al., 2013). A sua severidade é imprevisível, pois depende de diversos fatores, como a ocorrência e distribuição de chuvas, demandas evaporativas e a capacidade de armazenamento de umidade dos solos (Wery et al., 1994).

Durante os eventos de seca, as plantas desenvolvem uma série de respostas a nível fenológico ou de desenvolvimento, morfológico, fisiológico e metabólico na tentativa de superar a deficiência hídrica (Akinci e Lösel, 2012). No entanto, o fechamento estomático que é a primeira linha de defesa contra a desidratação, reduz a fotossíntese e o acúmulo de massa de matéria seca da planta (Lawlor e Tezara, 2009). As respostas das plantas a deficiência hídrica podem ser complexas e dependem da taxa de perda de água, da duração do estresse, da espécie vegetal, do estágio de desenvolvimento da planta e de outras variáveis ambientais, como a temperatura e a umidade relativa do ar (Soren et al., 2010).

Apesar da mandioca ser considerada uma cultura tolerante a seca, causas da baixa produtividade podem estar associadas à deficiência hídrica dos solos, visto que a escassez de água prejudica o crescimento e o desenvolvimento dos vegetais, limitando a produção e o desempenho das plantas cultivadas mais do que qualquer outro fator ambiental (Shao et al., 2009). A ocorrência da deficiência hídrica durante uma determinada fase de desenvolvimento das plantas pode ter maior impacto no rendimento do que a intensidade da seca em si (Pinheiro e Chaves, 2011). Sob condições de deficiência hídrica a produtividade de raízes de mandioca pode ser reduzida em até 60% (Connor et al., 1981). Porém, no cultivo da mandioca de mesa, a deficiência hídrica pode ser mais severa por interferir principalmente na qualidade da raiz tuberosa.

Diante do exposto, pesquisas que busquem elucidar o efeito do deficit hídrico em diferentes fases fenológicas da cultura da mandioca sobre os componentes da produção, podem indicar o período de maior tolerância ou suscetibilidade e demonstrar como a deficiência hídrica afeta o desenvolvimento das plantas. Assim,

o objetivo foi avaliar os componentes da produção de plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob deficiência hídrica em diferentes fases fenológicas da cultura.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Descrição da área experimental e instalação da cultura

O experimento com a cultivar de mandioca de mesa IAC 576-70 foi conduzido em ambiente protegido na Faculdade de Ciências Agronômicas - FCA/UNESP, localizada no município de Botucatu (22° 51' S de latitude, 48° 26' W de longitude e 786 m de altitude), Estado de São Paulo, Brasil. O clima da região foi caracterizado pela metodologia de Thornthwaite como B_{2r}B'_{3a}, clima úmido com pequena deficiência hídrica (abril, julho e agosto), mesotérmico e concentração da evapotranspiração potencial no verão de 33%. A média anual de temperatura é 20,3 °C, com precipitação pluvial de 1.428,4 mm (Cunha e Martins, 2009). O solo da área foi classificado como Neossolo de textura média (Embrapa, 2006).

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente ao acaso, em esquema fatorial 3 x 3, constituído por três fases fenológicas da cultura (de 90 a 180; de 180 a 270 e de 270 a 360 dias após o plantio, DAP) e três tensões de água no solo (-10, -40 e -70 kPa), com cinco repetições. As fases fenológicas da cultura da mandioca corresponderam a fase F3 (desenvolvimento dos ramos e folhas de 90 a 180 DAP), F4 (translocação expressiva de carboidratos para as raízes de 180 a 270 DAP) e F5 (paralisação do crescimento vegetativo de 270 a 360 DAP) (Alves, 2006). As diferentes tensões foram escolhidas considerando que a tensão de -10 kPa mantivesse as plantas sob condições de umidade do solo na capacidade de campo, a tensão de -40 kPa promovesse nas plantas uma deficiência hídrica moderada e a tensão -70 kPa promovesse nas plantas uma deficiência hídrica severa.

Foi realizado o plantio tardio no dia 13 de novembro de 2014, utilizando ramas retiradas do terço médio de plantas sadias com idade de 12 meses. As ramas foram seccionadas em ângulo reto, com auxílio de um facão, produzindo manivas-
sementes de 0,20 m de comprimento com 5 a 7 gemas. Foi plantada uma maniva-
semente por caixa de 1,00 x 1,00 x 0,57 m que possibilitaram a drenagem da água, contendo aproximadamente 0,30 m³ de solo.

Foram instalados tensiômetros de punção próximo a planta em todas as caixas a 20 cm de profundidade do solo e a tensão foi medida em tensímetro digital. Diariamente as plantas foram inspecionadas e irrigadas, mantendo-se a umidade do solo próximo à capacidade de campo até o início de cada fase fenológica.

Conforme a análise físico-química do solo (Tabela 1) realizada antes da instalação do experimento, não houve a necessidade de adubação no plantio, realizando-se apenas a adubação de cobertura aos 40 DAP com ureia (45% N) na dose de 40 kg ha⁻¹ de N, seguindo as instruções do Boletim 100 para a cultura da mandioca (Lorenzi et al., 1997). Aos 45 DAP foi feito o desbaste das hastes da planta, deixando-se duas hastes por caixa.

Tabela 1 - Análise físico-química do solo da área experimental na profundidade de 0 a 20 cm.

pH	M.O. CaCl ₂ g dm ⁻³	P _{resina} mg dm ⁻³	H + Al ----- g kg ⁻¹	K	Ca	Mg	SB	CTC	V
				----- mmolc dm ⁻³			-----		%
4,5	17	70	68	4,7	97	24	126	194	65
	Areia	Argila	Silte	Textura	Densidade				
	----- g kg ⁻¹								g cm ⁻³
	773	150	77	Média	1,51				

3.2.2 Submissão dos tratamentos e manejo da cultura

Nas fases fenológicas F3 (90 a 180 DAP), F4 (180 a 270 DAP) e F5 (270 a 360 DAP) as plantas de mandioca foram submetidas às tensões de água no solo de -10, -40 e -70 kPa. As leituras aferidas no tensímetro entre 16 e 17 h foram convertidas em potencial matricial de água no solo (-Ψ_m) na unidade de kPa (Dourado Neto et al., 1995) e posteriormente foi feito o ajuste dos dados de acordo com a curva de retenção de água do solo (Figura 1) elaborada pelo modelo descrito por Van Genuchten (1980).

A estimativa da lâmina de irrigação foi realizada com base na capacidade de água disponível (CAD) pela equação 1, visando manter a tensão de água no solo de acordo com cada tratamento.

$$\text{CAD} = (\text{CC} - \text{PMP}) \times Z \quad (1)$$

Onde: CAD é a capacidade de água disponível (mm), CC é o teor de água volumétrico na capacidade de campo ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$), PMP é o teor de água volumétrico no ponto de murcha permanente ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) e Z a profundidade efetiva do sistema radicular (mm) (considerado 200 mm).

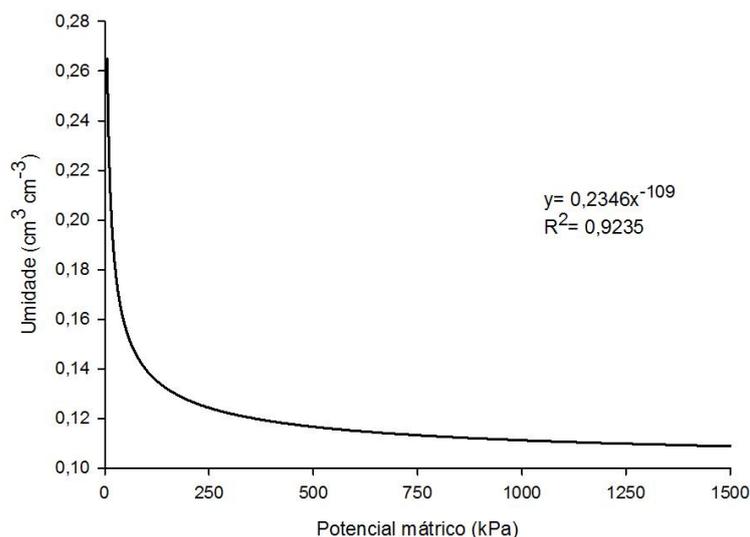


Figura 1 - Curva de retenção de água do solo da área experimental na profundidade de 0 a 20 cm.

As variáveis meteorológicas dentro do cultivo protegido foram registradas por todo período experimental através do Datalogger (Instrutherm, HT-500, São Paulo, Brasil), obtendo-se a temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e a umidade relativa do ar (%), e a partir destes foi calculado o déficit de pressão de vapor (DPV) do ar (Smith et al., 1991).

Ao término de cada fase fenológica as plantas foram reidratadas, mantendo-se o solo na tensão em torno de -10 kPa até o momento da colheita. O controle químico foi realizado aos 30 DAP com aplicação do herbicida Clomazone (2 L ha^{-1}) e aos 78 e 326 DAP com a aplicação do inseticida Tiametoxam (2 L ha^{-1}) para o controle do percevejo de renda *Vatiga manihotae* (Hemiptera: Tingidae).

3.2.3 Componentes da produção

Aos 360 DAP as plantas foram colhidas para análise da massa de matéria seca (MS) da parte aérea, MS da raiz tuberosa e MS total da planta, relação raiz/parte aérea, número de raiz comercial e não comercial, índice de colheita, teor

de umidade da raiz tuberosa, teor de açúcar redutor e amido da raiz tuberosa, além da avaliação da produção de raiz comercial e da produção total de raiz tuberosa.

Inicialmente, as plantas foram separadas em folhas (limbo foliar + pecíolo), hastes, cepas e raízes tuberosas e, posteriormente, pesadas para a obtenção da massa de matéria fresca (MF). Partes da planta foram secas em estufa com circulação forçada de ar a 65°C por 96 horas ou até atingirem a massa constante para obtenção da MS. Determinou-se a MS da parte aérea (folhas + hastes + cepas), da raiz tuberosa e total da planta (parte aérea + raiz) em kg planta⁻¹; a relação raiz/parte aérea pela razão MS da raiz/MS parte aérea em kg planta⁻¹; o índice de colheita (%) pela razão MS da raiz/MS total da planta x 100; e o teor de umidade da raiz tuberosa (%) pela diferença entre MF da raiz e MS da raiz/MF da raiz x 100.

O número de raiz comercial foi obtido pela contagem das raízes que apresentavam o diâmetro médio maior ou igual a 30 mm, sendo as demais raízes consideradas não comerciais. Os teores de açúcar redutor e de amido foram avaliados na MS da raiz tuberosa, seguindo a metodologia adaptada por Nelson (1944), com leituras de absorvância em espectrofotômetro (Shimadzu, UV-2700, Kyoto, Japão) a 535 nm. Posteriormente, os dados de açúcares e amido foram convertidos para teores na MF.

A produção de raiz comercial e a produção total de raiz tuberosa foram estimadas pela MF da raiz em kg planta⁻¹.

3.2.4 Análise estatística

Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F, com posterior comparação de médias pelo teste Tukey a 5% de probabilidade utilizando o software estatístico SISVAR versão 5.0 (Ferreira, 2008).

3.3 Resultados

3.3.1 Condições ambientais durante o experimento

A temperatura média do ar dentro do cultivo protegido variou de 17,8 a 33,6 °C durante o experimento, apresentando média de 23,5 °C no período de 90 a 180

DAP, 20,1 °C no período de 180 a 270 DAP e 22,2 °C no período de 270 a 360 DAP. A umidade relativa do ar variou de 49,4 a 88,2% entre o plantio e a colheita da mandioca de mesa IAC 576-70, entretanto, nas fases experimentais de 90 a 180, de 180 a 270 e de 270 a 360 DAP, a umidade relativa do ar foi em média 73,9, 71,8 e 72,3%, respectivamente (Figura 2A).

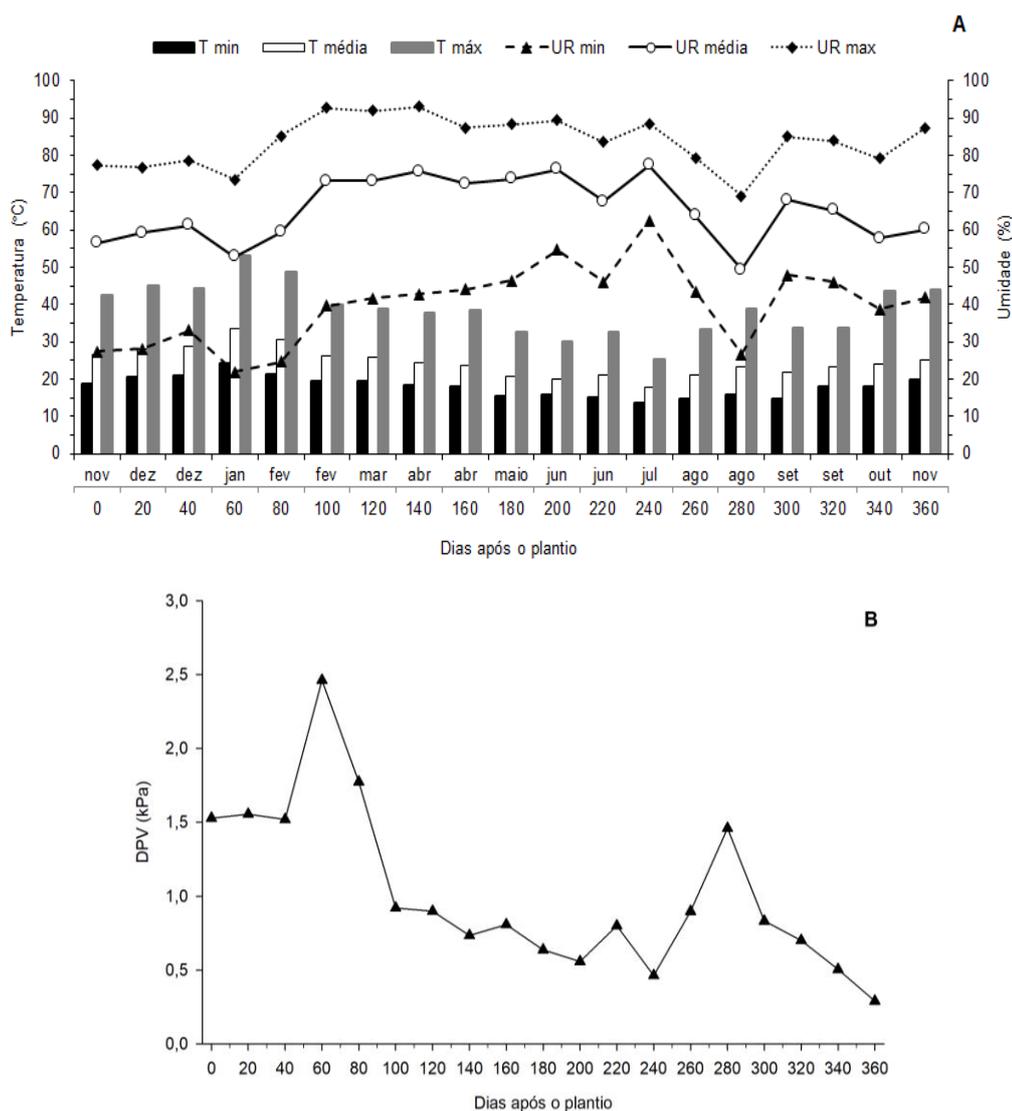


Figura 2 – Médias a cada 20 dias de temperatura do ar mínima, média e máxima e umidade relativa do ar mínima, média e máxima (A) e déficit de pressão de vapor do ar (B) durante o período experimental da cultura da mandioca de mesa IAC 576-70. Botucatu, SP, 2015.

O DPV do ar dentro do cultivo protegido foi mais acentuado aos 60 DAP com média de 2,5 kPa, e a partir desse período até aos 240 DAP a redução da

temperatura e o aumento da umidade relativa do ar contribuíram para manutenção do DPV em torno de 0,7 kPa. Após 240 DAP houve acréscimo do DPV até 1,5 kPa, com média de 0,6 kPa entre 300 e 360 DAP (Figura 2B).

Durante as fases fenológicas F3 (90 a 180 DAP), F4 (180 a 270 DAP) e F5 (270 a 360 DAP) da cultura da mandioca de mesa IAC 576-70, as plantas foram irrigadas diariamente para manter as tensões de água no solo em cada tratamento. As tensões antes da irrigação na fase F3 foram em média -17,6 kPa no tratamento de -10 kPa, -48,9 kPa no tratamento de -40 kPa e -65,3 kPa no tratamento de -70 kPa. Os solos tardaram aproximadamente 15 dias após o início dos tratamentos para atingirem as tensões de água no solo de -40 e -70 kPa, mantendo-as até o final do experimento (Figura 3A).

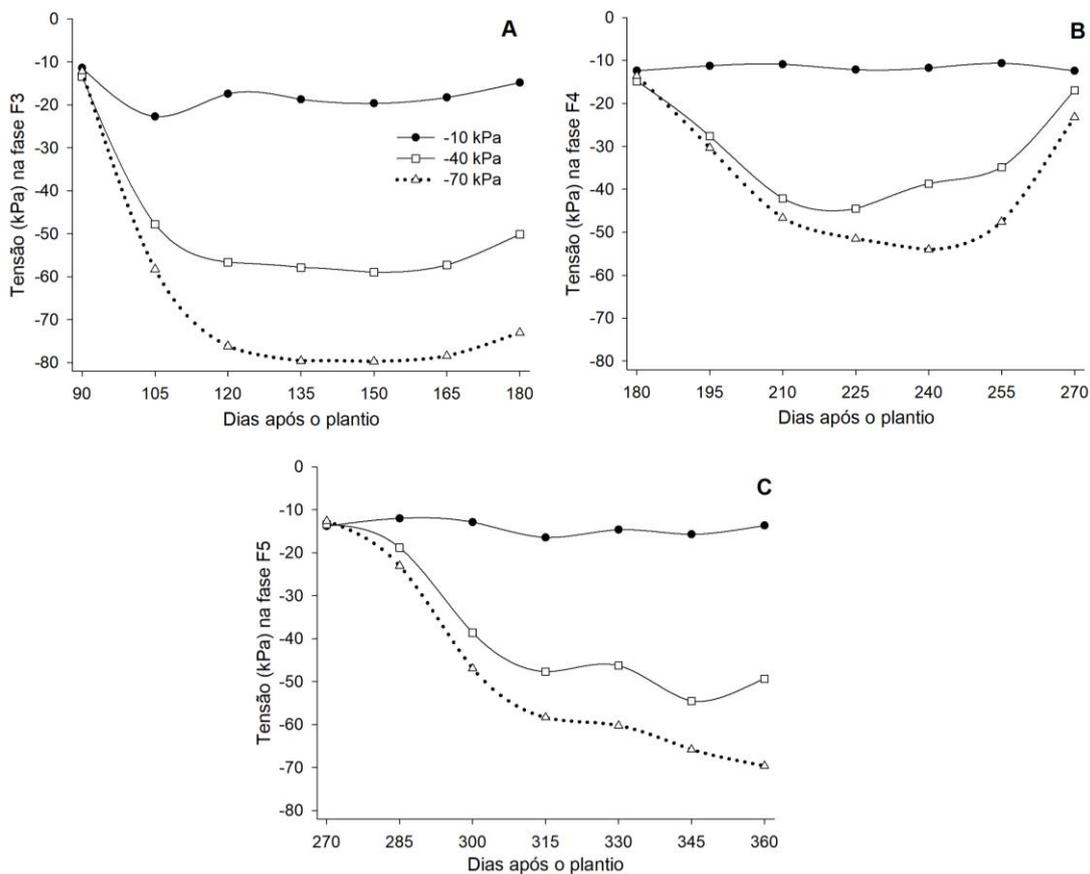


Figura 3 – Tensões de água no solo durante as fases fenológicas F3: de 90 a 180 dias após o plantio (A), F4: de 180 a 270 dias após o plantio (B) e F5: de 270 a 360 dias após o plantio (C) da cultura da mandioca de mesa IAC 576-70. Botucatu, SP, 2015.

Na fase F4, as tensões antes da irrigação foram em média -11,6 kPa no tratamento de -10 kPa, -31,4 kPa no tratamento de -40 kPa e -38,1 kPa no tratamento de -70 kPa. Os solos submetidos à tensão de água no solo de -40 kPa, tardaram 30 dias para alcançarem essa tensão que foi mantida até 255 DAP, no entanto, os solos submetidos à tensão de água no solo de -70 kPa mantiveram a tensão em torno de -50 kPa entre 210 e 255 DAP (Figura 3B).

Na fase F5, as tensões antes da irrigação foram em média -14,2 kPa no tratamento de -10 kPa, -38,4 kPa no tratamento de -40 kPa e -48,1 kPa no tratamento de -70 kPa. Os solos submetidos à tensão de água no solo de -40 kPa, tardaram 30 dias após o início dos tratamentos para atingirem essa tensão e os solos submetidos à tensão de água no solo de -70 kPa mantiveram a tensão em média de -63,5 kPa entre 315 e 360 DAP (Figura 3C).

3.3.2 Análise dos componentes da produção

De acordo com a análise de variância, o fator fase fenológica (FF) afetou a MS da parte aérea, MS da raiz, MS total da planta, relação raiz/parte aérea e o número de raiz comercial das plantas de mandioca. Houve efeito do fator tensão de água no solo (TS) apenas na MS da parte aérea, MS total da planta e número de raiz comercial, porém a interação entre os fatores ocorreu em todas as variáveis em análise, com exceção do número de raiz não comercial que foi a única variável que não foi influenciada pelo fator FF ou TS (Tabela 2).

Tabela 2 - Análise de variância da massa de matéria seca da parte aérea (PA), raiz (RA) e total da planta (TP), relação raiz/parte aérea (R/P), número de raiz comercial (RC) e não comercial (RNC) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 em diferentes fases fenológicas. Botucatu, SP, 2015.

Fonte de variação	GL	Valores de <i>F</i>					
		PA	RA	TP	R/P	RC	RNC
FF	2	8,01*	11,23*	11,70*	6,68*	64,58*	0,91 ^{ns}
TS	2	12,62*	1,73 ^{ns}	7,17*	1,37 ^{ns}	46,35*	1,89 ^{ns}
FF x TS	4	12,47*	6,29*	10,16*	7,36*	10,31*	1,42 ^{ns}
CV (%)		23,35	31,68	23,92	25,84	19,45	21,99

FF: fase fenológica; TS: tensão de água no solo; GL: graus de liberdade; *: significativo ($p < 0,05$); ^{ns}: não significativo; CV: coeficiente de variação.

A MS da parte aérea (Figura 4A) das plantas de mandioca na fase fenológica F3, apresentou reduções de 65,7% e 54,3% nas plantas sob as tensões de água no solo de -40 e -70 kPa, respectivamente, em relação às plantas sob tensão de -10 kPa. Entretanto, na fase F4 não houve diferença significativa entre as plantas nas diferentes tensões, com média de 0,95 kg planta⁻¹ de MS da parte aérea. Na fase F5, as plantas que foram submetidas a tensão de -10 kPa acumularam 1,59 kg planta⁻¹ de MS da parte aérea, enquanto que as plantas sob tensão de -40 kPa apresentaram redução de 25,2% e as plantas sob tensão de -70 kPa redução de 43,5% na MS da parte aérea. De modo geral, as plantas sem deficiência de água no solo apresentaram maior acúmulo de MS da parte aérea nas fases F3 e F5, média de 1,55 kg planta⁻¹. As plantas sob tensão de -40 kPa apresentaram acréscimo na MS da parte aérea em média de 113,4% nas fases F4 e F5 em relação a fase F3, no entanto, nas plantas sob tensão de -70 kPa houve diferença na MS da parte aérea entre as fases F3 e F4.

A MS da raiz (Figura 4B) das plantas de mandioca sob tensão de água no solo de -10 kPa foi em média 1,07 kg planta⁻¹ na fase fenológica F3, sendo 63,2% superior às plantas sob as menores tensões. Nas demais fases não houve diferença significativa entre as plantas sob as tensões de -10,-40 e -70 kPa, apresentando média de MS da raiz de 0,90 kg planta⁻¹ na fase F4 e 1,10 kg planta⁻¹ na fase F5. As plantas sob tensão de -10 kPa apresentaram menor acúmulo de MS da raiz na fase F4, média de 0,67 kg planta⁻¹, porém não diferiram das plantas na fase F3 submetidas ao mesmo tratamento. As plantas sob deficiência de água no solo nas fases F4 e F5, tiveram acúmulo de MS da raiz maior do que as plantas na fase F3, média de 1,01 kg planta⁻¹ nas plantas sob tensão de -40 kPa e 1,06 kg planta⁻¹ nas plantas sob tensão de -70 kPa.

As plantas submetidas à deficiência hídrica na fase fenológica F3, apresentaram média de 1,00 kg planta⁻¹ de MS total da planta, correspondendo redução de 61,2% em relação às plantas sob tensão de -10 kPa (Figura 4C). Na fase F4, as plantas demonstraram semelhante MS total da planta, independente da condição de água no solo, média de 1,85 kg planta⁻¹. Na fase F5, as plantas sob tensão de -70 kPa tiveram redução de 26,4% no acúmulo de MS total da planta em comparação às plantas sob tensão de -10 kPa, não diferindo significativamente das plantas sob tensão de -40 kPa. As plantas sob tensão de -10 kPa apresentaram maior acúmulo de MS total da planta nas fases F3 e F5, enquanto que as plantas

sob as menores tensões apresentaram maior acúmulo nas fases F4 e F5, média de 2,11 kg planta⁻¹ no tratamento de tensão de água no solo de -40 kPa e média de 2,05 kg planta⁻¹ no tratamento de tensão de água no solo de -70 kPa.

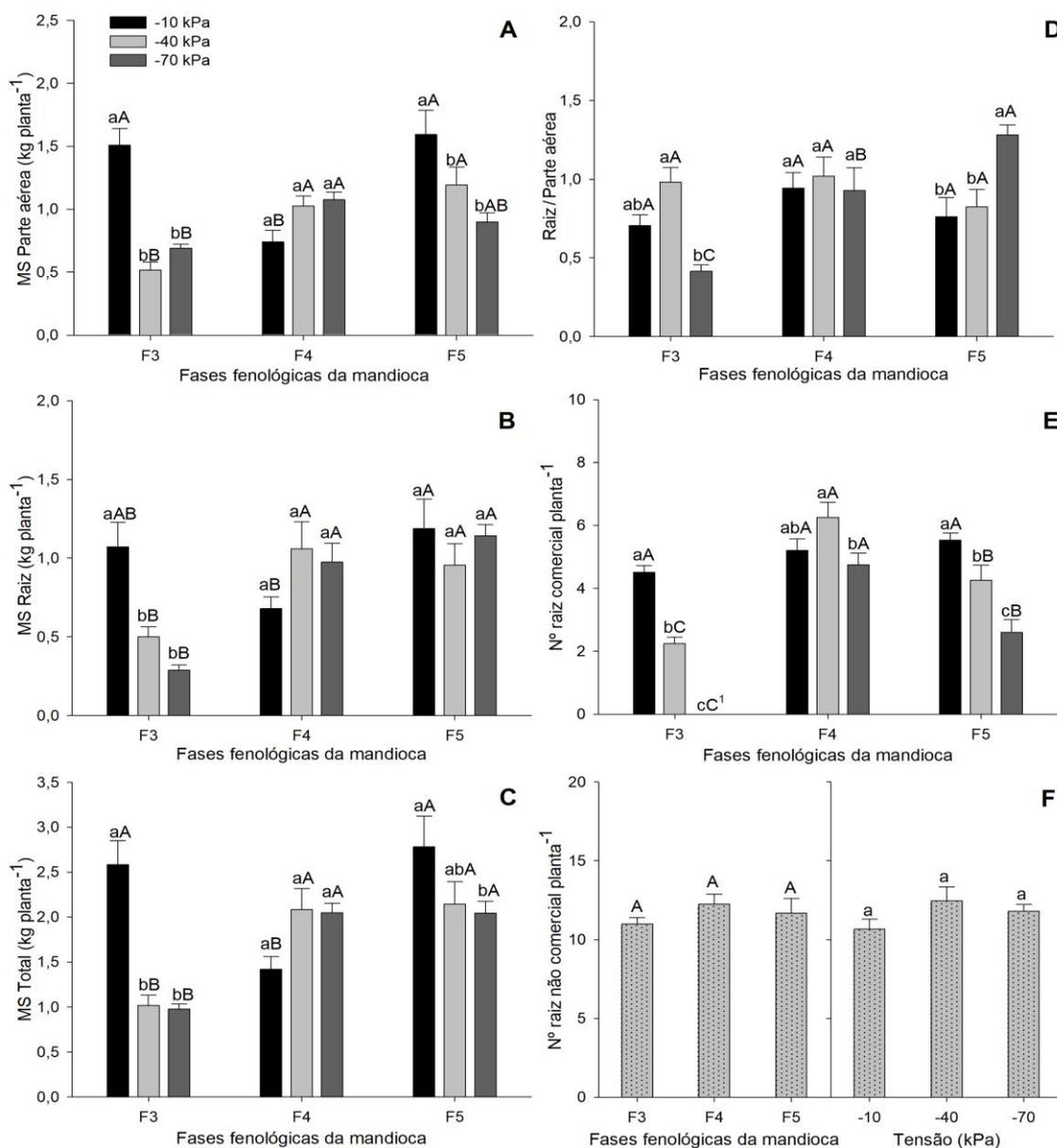


Figura 4 – Massa de matéria seca da parte aérea (A), massa de matéria seca da raiz (B), massa de matéria seca total da planta (C), relação raiz/parte aérea (D), número de raiz comercial (E) e número de raiz não comercial (F) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob diferentes tensões de água no solo durante as fases fenológicas da cultura. Botucatu, SP, 2015. Médias seguidas pela mesma letra maiúsculas para as fases e minúsculas para as tensões não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. As barras indicam o erro padrão da média de cinco repetições. F3: 90 a 180 dias após o plantio, F4: 180 a 270 dias após o plantio, F5: 270 a 360 dias após o plantio, ¹: indica que não houve raiz comercial no tratamento.

Na fase fenológica F3, a relação raiz/parte aérea das plantas de mandioca sob tensão de -70 kPa foi em média 0,41, diferindo significativamente das plantas sob tensão de -40 kPa que apresentaram relação raiz/parte aérea de 1,97 (Figura 4D). Na fase F4 não houve diferença significativa entre as plantas nas diferentes tensões, com relação raiz/parte aérea média de 0,96. Na fase F5, as plantas submetidas às tensões de -10 e -40 kPa tiveram relação raiz/parte aérea 38,2% menor do que as plantas sob tensão de -70 kPa. No geral, a relação raiz/parte aérea não foi alterada nas plantas sob as tensões de -10 e -40 kPa independente da fase fenológica, havendo diferenças significativas entre as fases apenas nas plantas sob tensão de -70 kPa.

O número de raiz comercial (Figura 4E) das plantas de mandioca na fase fenológica F3, apresentou redução de 50% nas plantas sob tensão de -40 kPa e de 100% nas plantas sob tensão de -70 kPa, ambas em relação às plantas sob tensão de -10 kPa. Na fase F4, as plantas sob tensão de -40 kPa tiveram maior número de raiz comercial, entretanto, não diferiram das plantas sob tensão de -10 kPa. Na fase F5, a deficiência hídrica do solo limitou o número de raiz comercial das plantas, havendo reduções de 23,1 e 53,0% nas plantas sob as tensões de -40 e -70 kPa, respectivamente. O número de raiz comercial nas plantas sem deficiência de água no solo manteve-se constante nas fases fenológicas. Por outro lado, as plantas submetidas às tensões de -40 e -70 kPa apresentaram diferenças significativas no número de raiz comercial entre todas as fases.

O número de raiz não comercial das plantas de mandioca foi semelhante nas fases fenológicas F3, F4 e F5, independente da tensão de água no solo aplicada, apresentando média geral de 11,6 raízes por planta (Figura 4F). Não houve diferença significativa no número de raiz não comercial entre as plantas sob as diferentes tensões de água no solo, obtendo média de 10,6 raízes na tensão de -10 kPa, 12,4 raízes na tensão de -40 kPa e 11,8 raízes na tensão de -70 kPa.

O fator FF afetou o índice de colheita, o teor de umidade da raiz, o teor de açúcares redutores da raiz, o teor de amido da raiz, a produção de raiz comercial e a produção total de raiz tuberosa das plantas de mandioca. O fator TS não interferiu apenas no índice de colheita das plantas, porém, houve interação entre os fatores em todas as variáveis em análise (Tabela 3).

Tabela 3 - Análise de variância do índice de colheita (IC), teor de umidade da raiz (UR), teor de açúcares redutores da raiz (AR), teor de amido da raiz (AM), produção de raiz comercial (PRC) e produção total de raiz tuberosa (PT) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 em diferentes fases fenológicas. Botucatu, SP, 2015.

Fonte de variação	GL	Valores de <i>F</i>					
		IC	UR	AR	AM	PRC	PT
FF	2	7,50*	17,92*	14,52*	10,42*	21,77*	9,49*
TS	2	1,63 ^{ns}	11,12*	58,95*	7,09*	21,69*	9,51*
FF x TS	4	8,07*	6,38*	5,72*	3,15*	5,70*	7,16*
CV (%)		14,75	4,37	19,70	12,26	32,55	27,45

FF: fase fenológica; TS: tensão de água no solo; GL: graus de liberdade; *: significativo ($p < 0,05$); ^{ns}: não significativo; CV: coeficiente de variação.

O índice de colheita (Figura 5A) na fase fenológica F3 foi reduzido 29,0% nas plantas sob tensão de -70 kPa, comparado às plantas sob tensão de -10 kPa. A tensão de água no solo de -40 kPa proporcionou às plantas de mandioca 49,0% de índice de colheita que não diferiu significativamente das plantas sem deficiência de água no solo. Na fase F4, as plantas apresentaram índice de colheita em torno de 48,2% independente da tensão de água no solo, no entanto, o índice de colheita na fase F5 foi maior nas plantas sob tensão de -70 kPa com média de 56,0%. De modo geral, as plantas mantiveram o índice de colheita em média de 43,7% sob tensão de -10 kPa e 47,7% sob tensão de -40 kPa nas fases fenológicas. A deficiência hídrica afetou o índice de colheita das plantas sob tensão de -70 kPa na fase F3, as quais diferiram significativamente das fases F4 e F5.

O teor de umidade da raiz não foi alterado nas plantas de mandioca submetidas às diferentes tensões de água no solo na fase F3, com média de 67,7% de umidade (Figura 5B). Entretanto, as plantas sob deficiência de água no solo na fase F4 tiveram redução de 7,2% na umidade na raiz, em relação às plantas submetidas à tensão de -10 kPa na mesma fase fenológica. Na fase F5, as plantas sob tensão de -70 kPa diferiram das demais, apresentando redução de 13,7% na umidade da raiz. As plantas mantidas sob tensão de -10 kPa na fase F4 tiveram um acréscimo 6,3% no teor de umidade da raiz em comparação àquelas sob a mesma tensão na fase F5. As plantas sob tensão de -40 kPa apresentaram média de 65,7% de umidade da raiz nas fases fenológicas e, as plantas sob tensão de -70 kPa média de 68,0% nas fases F3 e F4.

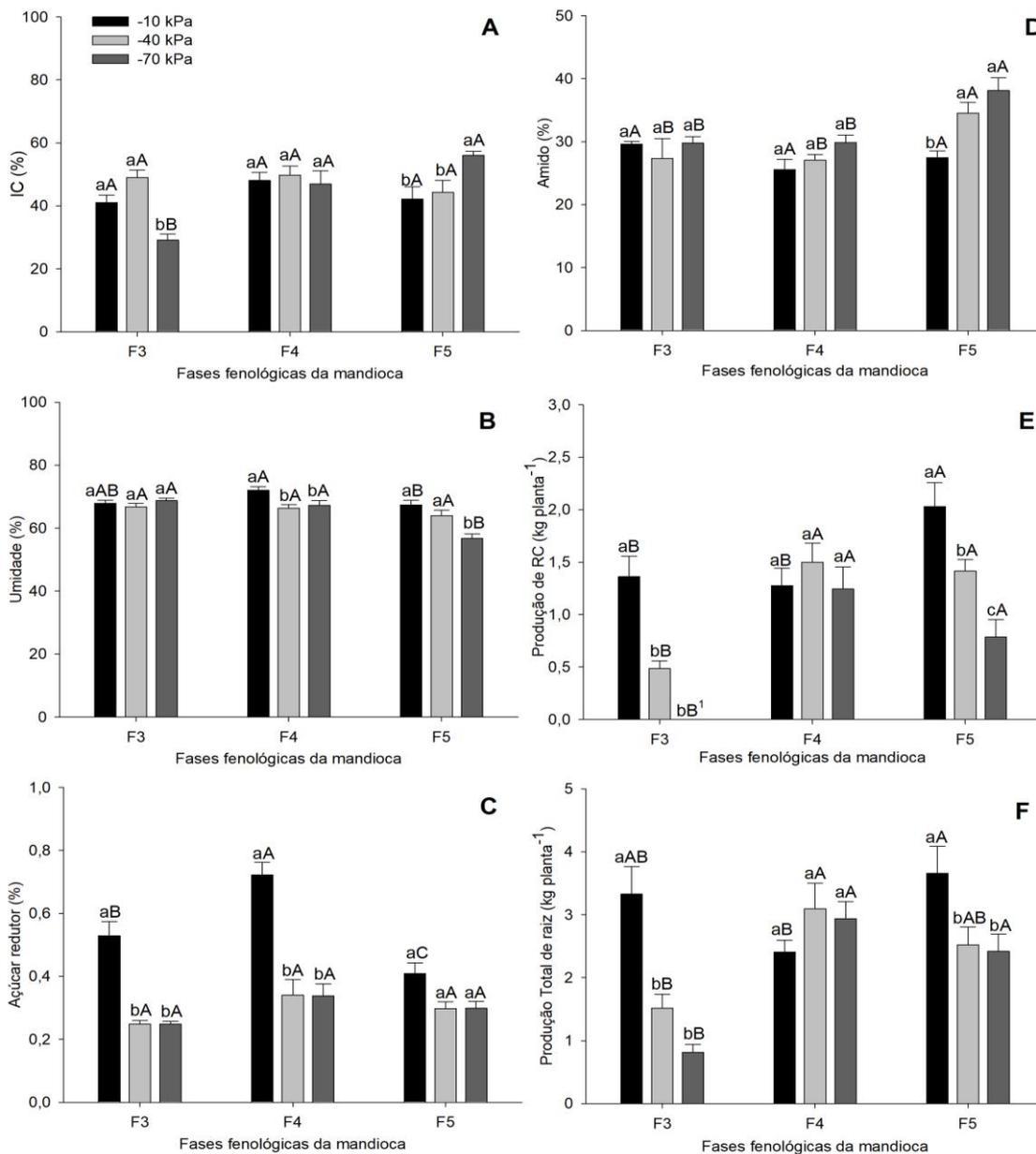


Figura 5 – Índice de colheita (A), teor de umidade da raiz (B), teor de açúcar redutor da raiz (C), teor de amido da raiz (D), produção de raiz comercial (E) e produção total de raiz tuberosa (F) em plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob diferentes tensões de água no solo durante as fases fenológicas da cultura. Botucatu, SP, 2015. Médias seguidas pela mesma letra maiúsculas para as fases e minúsculas para as tensões não diferem entre si pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. As barras indicam o erro padrão da média de cinco repetições. F3: 90 a 180 dias após o plantio, F4: 180 a 270 dias após o plantio, F5: 270 a 360 dias após o plantio, ¹: indica que não houve raiz comercial no tratamento.

O teor de açúcar redutor da raiz tuberosa (Figura 5C) das plantas sob as menores tensões de água no solo reduziu 53,0% em relação às plantas sob tensão

de -10 kPa, nas fases F3 e F4, porém não houve diferença entre as plantas na fase F5, com média de 0,34% de açúcar redutor. As plantas sob tensão de -10 kPa diferiram entre as fases fenológicas quanto ao teor de açúcar redutor, enquanto que as plantas sob tensões de -40 e -70 kPa apresentaram média de 0,30% nas fases F3, F4 e F5

Nas fases fenológicas F3 e F4, o teor de amido da raiz não diferiu entre as plantas submetidas às diferentes tensões de água no solo, com média de 29,0% de amido na fase F3 e 27,5% na fase F4 (Figura 5D). As plantas sob as tensões -40 e -70 kPa apresentaram acréscimo de 32,3% nos teores de amido da raiz em relação às plantas sob tensão de -10 kPa na fase F5. O teor de amido da raiz nas plantas sem deficiência de água no solo foi em média 27,5% em todas as fases, no entanto, as plantas sob as tensões de -40 e -70 kPa apresentaram reduções de aproximadamente 21,0% no teor de amido nas fases F3 e F4, quando comparadas às plantas sob os mesmos tratamentos na fase F5.

A produção de raiz comercial (Figura 5E) foi afetada negativamente nas plantas sob deficiência de água na fase F3, apresentando redução de 64,3% nas plantas sob tensão de -40 kPa e redução de 100,0% nas plantas sob tensão de -70 kPa em relação às plantas sob tensão de -10 kPa. Na fase fenológica F4 não houve diferença na produção de raiz comercial entre as plantas, independente da tensão de água no solo aplicada, com produção média de 1,34 kg planta⁻¹. A deficiência hídrica do solo afetou a produção de raiz comercial na fase F5, havendo redução de 30,2% nas plantas sob a tensão de -40 kPa e de 61,3% nas plantas sob -70 kPa. Nas plantas sob tensão de -10 kPa a produção de raiz comercial foi menor nas fases F3 e F4, média de 1,32 kg planta⁻¹, diferindo significativamente da produção de raiz comercial das plantas na fase F5 sob a mesma tensão. Por outro lado, as plantas sob tensão de -40 kPa na fase fenológica F4 apresentaram produção de raiz comercial de 1,50 kg planta⁻¹, correspondendo acréscimo de 109,4% em relação às plantas sob tensão de -40 kPa na fase F3. A produção de raiz comercial nas plantas sob tensão de -70 kPa foi em média 1,02 kg planta⁻¹ nas fases fenológicas F4 e F5.

A deficiência hídrica prejudicou a produção total de raiz tuberosa (Figura 5F) na fase F3, com perda de 1,81 kg de raiz planta⁻¹ quando submetida à tensão de -40 kPa e perda de 2,51 kg de raiz planta⁻¹ sob tensão de -70 kPa, correspondendo reduções de 54,5 e 75,6%, respectivamente, em relação às plantas sob tensão de -10 kPa. Não houve diferença significativa na produção total de raiz das plantas sob

as diferentes tensões na fase F4, com média de 2,81 kg planta⁻¹. Na fase F5, as plantas sob tensão de -10 kPa apresentaram produção total de raiz 32,5% superior às plantas nas demais tensões de água no solo, apresentando média de 3,66 kg planta⁻¹, sendo essa produção semelhante às plantas desse tratamento na fase F3 da cultura da mandioca. A produção total de raiz das plantas sob as menores tensões de água no solo não diferiram nas fases F4 e F5, com média de 2,81 kg planta⁻¹ nas plantas sob tensão de -40 kPa e média de 2,68 kg planta⁻¹ nas plantas sob tensão de -70 kPa.

3.4 Discussão

A deficiência hídrica em diferentes fases fenológicas da cultura da mandioca de mesa IAC 576-70 foi um fator limitante no desenvolvimento das plantas, ocasionando reduções significativas nos componentes da produção de raízes tuberosas. Dependendo da fase fenológica que a cultura se encontrava e da intensidade da deficiência de água no solo, houve perdas de maior ou de menor impacto.

Sob condições de deficiência hídrica ou de alta demanda evaporativa da atmosfera, as plantas de mandioca apresentam controle estomático bastante eficiente (El-Sharkawy, 2007). No entanto, a redução da abertura estomática diminui a assimilação de CO₂ e a fotossíntese (Liu e Huang, 2008). Nessas condições, as plantas reduzem a taxa de formação e o tamanho das folhas, sendo esta uma resposta de adaptação às mudanças ambientais e de conservação de água (Santisopasri et al., 2001).

A fase fenológica F3 foi uma das mais afetadas pelas tensões de água no solo de -40 e -70 kPa. A deficiência hídrica nesse período de desenvolvimento dos ramos e folhas, refletiu em menor produção de MS da parte aérea (Figura 4A) e, conseqüentemente, menor acúmulo de MS da raiz (Figura 4B). O acréscimo de 57,5% na relação raiz/parte aérea das plantas sob tensão de -40 kPa comparado às plantas sob tensão de -70 kPa na fase F3 (Figura 4D) foi resultado da maior redução da biomassa da parte aérea do que o aumento da biomassa radicular, pois a MS da raiz não foi maior do que as plantas sob tensão de -10 kPa (Figura 4B). A deficiência hídrica pode afetar o desenvolvimento do sistema radicular da mandioca dependendo da fase fenológica da cultura. A ocorrência da falta de água durante o

período de estabelecimento das plantas acarreta em menor massa de matéria seca da raiz (Pardales e Esquibel, 1996).

O índice de colheita é um parâmetro bastante utilizado na cultura da mandioca, entretanto, se for avaliado isoladamente não fornece informações relevantes sobre o desenvolvimento e a produção da mandioca, pois altos índices de colheita podem ser obtidos tanto pelo aumento da produção de raízes quanto pela diminuição da produção da parte aérea (Cardoso Júnior et al., 2005). No presente trabalho, verificou-se na fase F3 que o índice de colheita das plantas sob tensão de -40 kPa foi 40,5% superior do que as plantas sob tensão de -70 kPa e, na fase F5, o índice de colheita das plantas sob tensão de -70 kPa foi 29,5% superior às demais plantas (Figura 5A). Os incrementos nos índices de colheita nesses tratamentos foram atribuídos à redução da MS da parte aérea (Figura 4A).

Devido à diminuição da temperatura e aumento da umidade relativa do ar no período entre 180 a 270 DAP da mandioca (Figura 2A), os solos submetidos às menores tensões de água tardaram para atingir a tensão de -40 kPa, enquanto que a tensão de -70 kPa não foi alcançada (Figura 3B). Esses fatos podem ter influenciado o comportamento das plantas na fase F4, de modo que não houve diferença significativa entre as plantas nas diferentes tensões de água no solo para a maioria dos parâmetros estudados.

Os níveis de açúcares e amido das plantas são afetados por diversos estresses ambientais (Prado et al., 2000; Khan e Naqvi, 2012). Durante o estresse por seca pode ocorrer diminuição significativa da fotossíntese em tecidos-fonte e, assim, reduzir o fornecimento de açúcares aos tecidos (Rosa et al., 2009). Neste trabalho, observou-se que a deficiência hídrica reduziu o teor de açúcar redutor da raiz tuberosa nas fases F3 e F4 (Figura 5C). Isso ocorreu, possivelmente, devido às alterações na partição de carbono e no metabolismo de carboidratos das plantas pela redução da atividade fotossintética causada pela seca (Poonam et al., 2016). Por outro lado, constatou-se que as plantas sob as tensões de -40 e -70 kPa apresentaram maiores teores de amido nas raízes tuberosas do que as plantas sob tensão de -10 kPa na fase F5 (Figura 5D). Duque e Setter (2013), avaliando os teores de amido em diferentes órgãos da planta (folhas, pecíolos, hastes e raízes), constataram que a mandioca é capaz de manter e conservar o amido da raiz durante a seca, enquanto a haste que é órgão de armazenamento de amido durante

condições não estressantes, torna-se fonte de amido que é lentamente remobilizado durante o período de estresse.

Na cultura da mandioca, o período de maior suscetibilidade a deficiência hídrica situa-se entre 30 e 150 dias após o plantio (Oliveira et al., 1982). Porém, constatou-se que a ocorrência da deficiência hídrica nos períodos entre 90 a 180 DAP e entre 270 a 360 DAP também afetou negativamente a produção total de raiz tuberosa (Figura 5F), bem como a produção de raiz comercial (Figura 5E), variável esta considerada relevante no cultivo da mandioca de mesa. Bakayoko et al. (2009) evidenciaram que o estresse hídrico durante os dois meses antes da colheita da mandioca reduziu o rendimento de raízes. Esses fatos ampliam o período de suscetibilidade da cultura a deficiência hídrica, podendo ser esta uma informação de suma importância para maximizar a produção da mandioca nas regiões sujeitas à períodos de seca. Apesar do uso da irrigação não ser uma prática comum na cultura da mandioca, evidências de campo demonstram que a irrigação suplementar por gotejamento nos períodos de deficiência hídrica moderada e severa pode ser uma alternativa para obter rendimentos superiores às plantas sem irrigação (Odubanjo et al., 2011).

Com base nos resultados obtidos, concluímos que a deficiência hídrica no plantio tardio da mandioca nas fases fenológicas entre 90 a 180 e 270 a 360 DAP, prejudica os componentes da produção da cultura da mandioca, pois a escassez de água entre 90 a 180 DAP reduz em torno de 60% as massas de matéria seca da parte aérea, raiz e total das plantas e ocasiona perdas na produção total de raiz tuberosa de até 75,6% dependendo da intensidade da deficiência hídrica. Tensões de água no solo de -40 e -70 kPa no período entre 270 a 360 DAP da mandioca são suficientes para reduzir 34,3% a massa de matéria seca da parte aérea, 45,7% a produção de raiz comercial e 32,5% a produção total de raiz. A limitação hídrica na fase de 180 a 270 dias após o plantio não altera as massas de matéria seca da planta, o número de raiz não comercial, o índice de colheita, o teor de amido e a produção de raiz tuberosa.

3.5 Referências Bibliográficas

Akinci, S., Lösel, D.M., 2012. Plant water-stress response mechanisms, in: Rahman, I.M.M., Hasegawa, H., Water stress, InTech, pp. 15–42.

- Alves, A.A.C., 2006. Fisiologia da mandioca, in: Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca, Embrapa, Cruz das Almas, pp.138–169.
- Bakayoko, S., Tschannen, A., Nindjin, C., Dao, D., Girardin, O., Assa, A., 2009. Impact of water stress on fresh tuber yield and dry matter content of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) in Côte d'Ivoire. *Afr. J. Agric. Res.* 4, 21–27.
- Cardoso Júnior, N.S., Viana, A.E.S., Matsumoto, S.N., Sedyama, T., Carvalho, F.M., 2005. Efeito do nitrogênio em características agronômicas da mandioca. *Bragantia* 64, 651–659.
- Connor, D.J, Cock, J.H., Parra, G.E., 1981. Response of cassava to water shortage. I. Growth and yield. *Field Crops Res.* 4, 181–200.
- Cunha, A.R., Martins, D., 2009. Classificação climática para os municípios de Botucatu e São Manuel, SP. *Irriga* 14, 1–11.
- Dourado Neto, D., Nielsen, D.R., Hopans, J.W., Parlange, M.B., 1995. Programa SWRC, Version 3.0: Soil-Water Retention Curve (Software). Piracicaba, Davis.
- Duque, L.O., Setter, T.L., 2013. Cassava response to water deficit in deep pots: root and shoot growth, ABA, and carbohydrate reserves in stems, leaves and storage roots. *Tropical Plant Biol.* 6, 199–209.
- El-Sharkawy, M.A., 2007. Physiological characteristics of cassava tolerance to prolonged drought in the tropics: Implications for breeding cultivars adapted to seasonally dry and semiarid environments. *Braz. J. Plant Physiology* 19, 257–286. *Braz. J. Plant Phy.*
- El-Sharkawy, M.A., 2012. Stress-tolerant cassava: the role of integrative ecophysiology-breeding research in crop improvement. *Open J. Soil Sci.* 2, 162–186.
- Embrapa, 2006. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Sistema brasileiro de classificação de solos. Embrapa SPI, Rio de Janeiro, 306 p.
- FAO, 2016. Food outlook: biannual report on global food markets. Food and Agriculture Organization of the United Nations, October 2016, 34–39.
- Ferreira, D.F., 2008. SISVAR: a computer statistical analysis system. *Ciênc. Agrotec.* 35, 1039–1042.
- Khan, N., Naqvi, F.N., 2012. Alterations in reducing sugar in *Triticum aestivum* under irrigated and non-irrigated condition. *Afr. J. Biotechnol.* 11, 4849–4852.

- Lawlor, D.W., Tezara, W., 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Ann. Bot.* 103, 561–579.
- Liu, X., Huang, B., 2008. Photosynthetic acclimation to high temperatures associated with heat tolerance in creeping bentgrass. *J. Plant. Physiol.* 165, 1947–53.
- Lorenzi, J.O., Monteiro, D.A., Miranda Filho, H.S., Raij, B.V., 1997. Raízes e tubérculos, in: *Boletim Técnico 100, Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo*, Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas, pp. 54–57.
- Nelson, N.A., 1944. A photometric adaptation of Somogy method for determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 153, 375–390.
- Odubanjo, O.O., Olufayo, A.A., Oguntunde, P.G., 2011. Water use, growth, and yield of drip irrigated cassava in a humid tropical environment. *Soil & Water Res.* 6, 10–20.
- Oliveira, S.L., Macedo, M.M.C., Porto, M.C.M., 1982. Efeito do déficit de água na produção de raízes de mandioca. *Pesq. Agropec. Bras.* 17, 121–124.
- Pardales, J.R., Esquibel, C.B., 1996. Effect of drought during the establishment period on the root system development of cassava. *J. Crop Sci.* 65, 93–97.
- Pinheiro, C., Chaves, M.M., 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. *J. Exp. Bot.* 62, 869–882.
- Poonam, Bhardwaj, R., Handa N., Kaur, H., Rattan, A., Bali, S., Gautam, V., Sharma, A., Ohri, P., Thukral, A.K., Sirhindi, G., Arora, S., 2016. Sugar signalling in plants: a novel mechanism for drought stress management, in: Ahmad, P., *Water stress and crop plants: a sustainable approach*, Wiley Blackwell, pp.287–302.
- Prado, F.E., Boero, C., Gallardo, M., González, J.A., 2000. Effect of NaCl on germination, growth, and soluble sugar content in *Chenopodium quinoa* Willd. *Seeds. Bot. Bull. Acad. Sin.* 41, 27–34.
- Rosa, M., Prado, C., Podazza, G., Interdonato R., González, J.A., Hilal, M., Prado, F.E., 2009. Soluble sugars – Metabolism, sensing and abiotic stress. *Plant Signal. Behav.* 4, 388–393.
- Santisopasri, V., Kurotjanawong, K., Chotineeranat, S., Piyachomkwan, K., Sriroth, K., Oates, C.G., 2001. Impact of water stress on yield and quality of cassava starch. *Ind. Crops Prod.* 13, 115–129.

- Setter, T.L., Fregene, M.A., 2007. "Recent advances in molecular breeding of cassava for improved drought stress tolerance," In: M. A. Jenks, P. M. Hasegawa and S. M. Jain, Eds., *Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops*, Springer, pp. 701–7011.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C.A., Manivannan, P., Panneerselvam, R., Shao, M.A., 2009. Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants-biotechnologically and sustainably improving agriculture and the ecoenvironment in arid regions of the globe. *Crit. Rev. Biotechnol.* 29, 131–151.
- Silva, M.A., Jifon, J.L., Santos, C.M., Jadoski, C.J., Silva, J.A.G., 2013. Photosynthetic capacity and water use efficiency in sugarcane genotypes subject to water deficit during early growth phase. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 56, 735–748.
- Smith, M., Segeren, A., Santos Pereira, L., Perrier, A., Allen, R., 1991. Report on the expert consultation on procedures for revision of FAO guidelines for prediction of crop water requirements. FAO - Land and Water Development Division, 28–31.
- Soren, K.R., Ali, K., Tyagi, V., Tyagi, A., 2010. Recent advances in molecular breeding of drought tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.). *Indian J. Biotechnol.* 9, 233–251.
- Van Genuchten, M.T.H., 1980. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of insaturated. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41, 892–898.
- Wery, J., Silim, S.N., Knights, E.J., Malhotra, R.S., Cousin, R., 1994. Screening techniques and sources and tolerance to extremes of moisture and air temperature in cool season food legumes. *Euphytica* 73, 73–83.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Plantas de mandioca de mesa IAC 576-70 sob deficiência hídrica durante a fase fenológica entre 90 a 180 dias após o plantio apresentam acréscimo nos teores de clorofilas totais e carotenoides nas folhas, manutenção do potencial de água foliar e o teor relativo de água foliar na antemanhã, integridade das membranas celulares nas folhas e manutenção da eficiência quântica potencial do fotossistema II. A deficiência hídrica reduz 13,3% a eficiência quântica efetiva do fotossistema II e 16,2% a taxa de transporte de elétrons, porém aumenta 16,0% o número de estômatos mm^{-2} . Os açúcares solúveis acumulam-se nas folhas e as enzimas antioxidantes superóxido dismutase e catalase aumentam suas atividades na deficiência hídrica prolongada.

A deficiência hídrica entre 90 a 180 dias após o plantio reduz 60% as massas de matéria seca da parte aérea, raiz e total das plantas, reduz em até 100% o número de raiz comercial e ocasiona perdas de até 75,6% na produção total de raiz tuberosa, dependendo da intensidade da deficiência hídrica. A limitação hídrica entre 180 a 270 dias após o plantio não altera as massas de matéria seca da planta, o número de raiz não comercial, o índice de colheita, o teor de amido, a produção de raiz comercial e a produção total de raiz. Tensões de água no solo de -40 e -70 kPa entre 270 a 360 dias após o plantio da mandioca reduzem em 45,7% a produção de raiz comercial e 32,5% a produção total de raiz tuberosa.

A cultivar IAC 576-70 demonstra características fisiológicas e bioquímicas de tolerância a deficiência hídrica. No entanto, sugere-se pesquisas em condições de campo nessa cultivar visando avaliar o desempenho das plantas em situações de deficiência hídrica, visto que as reduções nos componentes da produção podem ser de menor impacto em comparação ao cultivo em ambiente protegido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, A.A.C. **Fisiologia da mandioca**. In: Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, v.7, p.138–169, 2006.
- ANGELOCCI, L.R. **Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: introdução ao tratamento biofísico**. Departamento de Ciências Exatas, ESALQ/USP, Piracicaba, 272 p. 2002.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 373–399, 2004.
- BARET, F.; HOULÈS, V.; GUÉRIF, M. Quantification of plant stress using remote sensing observations and crop models: the case of nitrogen management. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, p. 869–880, 2007.
- BARTELS, D.; SUNKAR, R. Drought and salt tolerance in plants. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 24, p. 23–58, 2005.
- CARVALHO, M.H.C. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. **Plant Signaling & Behavior**, v.3, p. 156–165, 2008.
- CIGANDA, V.; GITELSON, A.; SCHEPERS, J. Vertical profile and temporal variation of chlorophyll in maize canopy: quantitative “crop vigor” indicator by means of reflectance-based techniques. **Agronomy Journal**, v. 100, p. 1409–1417, 2008.
- CONNOR, D.J; COCK, J.H.; PARRA, G.E. Response of cassava to water shortage. I. Growth and yield. **Field Crops Research**, v. 4, n. 4, p. 181–200, 1981.
- EL-SHARKAWY, M.A. Physiological characteristics of cassava tolerance to prolonged drought in the tropics: Implications for breeding cultivars adapted to seasonally dry and semiarid environments. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 4, p. 257–286, 2007.
- EL-SHARKAWY, M.A. Stress-tolerant cassava: the role of integrative ecophysiology-breeding research in crop improvement. **Open Journal of Soil Science**, v. 2, p. 162–186, 2012.
- IBGE. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Rio de Janeiro: LSPA, Estatística da Produção Agrícola: janeiro de 2017, 72 p. 2017.
- KANTO, U.; JUTAMANEE, K.; OSOTSAPAR, Y.; JATTUPORNPOONG, S. Effect of swine manure extract on leaf nitrogen concentration, chlorophyll content, total potassium in plant parts and starch content in fresh tuber yield of cassava. **Journal of Plant Nutrition**, v. 35, n. 5, p. 688–703, 2012.
- KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. **Water relations of plants and soils**. Academic Press, San Diego, 495 p. 1995.

MACHADO, R.S.; RIBEIRO, R.V.; MARCHIORI, E.R.; MACHADO, D.F.S.P.; MACHADO, E.C.; LANDELL, M.G.A. Respostas biométricas e fisiológicas ao déficit hídrico em cana-de-açúcar em diferentes fases fenológicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 12, p. 1575–1582, 2009.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659–668, 2000.

MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; GOLLERY, M.; VAN BREUSEGEM, F. Reactive oxygen gene network of plants. **Trends in Plant Science**, v. 9, n. 10, p. 490–498, 2004.

MORGAN, J.M. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 35, p. 299–319, 1984.

MUNNS, S.R. Why measure osmotic adjustment? **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 717–726, 1988.

OLIVEIRA, S.L.; MACEDO, M.M. C.; PORTO, M.C.M. Efeito do déficit de água na produção de raízes de mandioca. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 17, n. 1, p. 121–124, 1982.

OTSUBO, A.A.; LORENZI, J.O. **Cultivo da mandioca na região Centro-Sul do Brasil**. Dourados: Embrapa Agropecuária Oeste, p. 51, 2004.

SANTOS, R.F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, n. 3, p. 287–294, 1998.

SHARMA, P.; JHA, A.B.; DUBEY, R.S.; PESSARAKLI, M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stress ful conditions. **Journal of Botany**, v. 2012, p. 1–26, 2012.

SOUZA, L.S.; FIALHO, J.F. **Cultivo da mandioca para a região do Cerrado**. Embrapa Mandioca e Fruticultura. Disponível em: <<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br>>. Acesso em: 03 mar. 2017.