UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA AGRÍCOLA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOLÓGICAS DE PLANTAS DE MANDIOCA SUBMETIDAS A UM E DOIS CICLOS DE SECAMENTO DO SOLO

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Diego Garrido Pinheiro

Santa Maria, RS, Brasil.

2013

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOLÓGICAS DE PLANTAS DE MANDIOCA SUBMETIDAS A UM E DOIS CICLOS DE SECAMENTO DO SOLO

Diego Garrido Pinheiro

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Agrícola, Área de concentração em Engenharia de Água e Solo, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Engenharia Agrícola**.

Orientador: Prof. Nereu Augusto Streck

Santa Maria, RS, Brasil.

2013

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática
da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Pinheiro, Diego Garrido
Respostas fisiológicas e morfológicas de plantas de mandioca submetidas a um e dois ciclos de secamento do solo / Diego Garrido Pinheiro.-2013.
67 f.; 30cm

Orientador: Nereu Augusto Streck
Coorientadores: Arno Bernardo Heldwein, Evandro Zanini Righi
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Rurais, Programa de Pós-Graduação em Engenharia Agrícola, RS, 2013

1. Manihot esculenta Crantz 2. Aclimatação 3. Deficiência hídrica 4. Mecanismos fisiológicos 5. FATS I. Streck, Nereu Augusto II. Heldwein, Arno Bernardo III. Righi, Evandro Zanini IV. Título.

© 2013
Todos os direitos autorais reservados a Diego Garrido Pinheiro. A reprodução de partes ou do todo deste trabalho poderá ser feita, desde que citada a fonte.
E-mail: d.garridop@hotmail.com

Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Rurais
Programa de Pós-Graduação em Engenharia Agrícola

A Comissão Examinadora, abaixo assinada,
aprova a Dissertação de Mestrado

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOLÓGICAS DE PLANTAS DE MANDIOCA SUBMETIDAS A UM E DOIS CICLOS DE SECAMENTO DO SOLO

Elaborada por
Diego Garrido Pinheiro

como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Engenharia Agrícola

COMISSÃO EXAMINADORA:

Nereu Augusto Streck, Ph.D.
(Presidente, Orientador)

Isabel Lago, Dr.
(UFPel)

Evandro Zanini Righi, Dr.
(UFSM)

Santa Maria, dia 25 de fevereiro de 2013.

Dedico este trabalho

ao grande amigo, companheiro e herói

Bruno Kräulich[1]

[1] Bruno é uma das 241 vítimas fatais da tragédia de 27 de janeiro de 2013 na boate Kiss em Santa Maria, RS, Brasil.

AGRADECIMENTOS

Sou grato a minha família, meus pais Carlos Alberto Pinheiro e Maria de Fátima Garrido Pinheiro e meus irmãos Carlos, Daniel e Douglas. Obrigado pelo incentivo e apoio durante todos estes anos.

Agradeço a minha grande amiga, namorada, companheira, noiva e esposa. Obrigado Elis Fraga por me fazer mais forte e completo.

Agradeço ao orientador Nereu Augusto Streck, por mais uma oportunidade na minha carreira acadêmica.

As pessoas que deixaram o suor dentro do abrigo telado: Eduardo Winck, Gean Richter, Bruno Kräulich, Josana Andreia Langner, Lilian Osmari Uhlmann, Charles Patrick de Freitas, Jânio Montoli, Camila Coelho Becker, Michel da Silva, Thiago Rocha, Giovana Ribas e Paulo Segatto. Muito obrigado por todo o empenho e disponibilidade de vocês para a realização deste trabalho. Foi uma honra trabalhar com todos vocês.

Agradeço aos professores Arno Bernardo Heldwein e Evandro Zanini Righi por se disponibilizarem para compor o comitê de orientação acadêmica.

Agradeço a banca examinadora Nereu Augusto Streck, Evandro Zanini Righi e Isabel Lago pela disponibilidade e realização desta defesa de Mestrado.

“… and the winds of change
are blowing all around, all around.
Stop and look, you're not the only one
on the road out in the night.
Take some time to find your brother,
it does take time to get it right …”

(Bruce Dickinson)

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Engenharia Agrícola
Universidade Federal de Santa Maria, RS, Brasil

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOLÓGICAS DE PLANTAS DE MANDIOCA SUBMETIDAS A UM E DOIS CICLOS DE SECAMENTO DO SOLO

AUTOR: Diego Garrido Pinheiro
ORIENTADOR: Nereu Augusto Streck
Local e data da defesa: Santa Maria, 25 de fevereiro de 2013.

A frequente ocorrência de curtas estiagens, durante o período de cultivo da mandioca no Rio Grande do Sul, pode provocar vários ciclos de secamento do solo que causam distúrbios fisiológicos nas plantas, afetando a produtividade da cultura no Estado. Os objetivos desta dissertação foram verificar os mecanismos fisiológicos das plantas durante o primeiro e segundo ciclo de secamento do solo; a capacidade de recuperação da área foliar em plantas com estresse hídrico após a reidratação; a resposta de plantas submetidas a um ciclo de secamento do solo em duas idades fisiológicas distintas e a possibilidade de aclimatação das plantas submetidas a dois ciclos de secamento do solo subsequentes. Dois experimentos foram conduzidos com plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, dentro de um abrigo telado no Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Santa Maria, RS, Brasil. As datas de plantio do primeiro (EXP 1) e segundo (EXP 2) experimento foi 29/09/2011 e 24/11/2011, respectivamente. Os regimes hídricos do solo, para os dois experimentos, foram: RH1, sem deficiência hídrica nos dois períodos (testemunha); RH2, com deficiência hídrica nos dois períodos (dois ciclos de secamento do solo); RH3, com um ciclo de secamento no P1, coincidindo com o primeiro ciclo de secamento do RH2; e RH4, com um ciclo de secamento no P2, coincidindo com o segundo ciclo de secamento do RH2. A fração da água disponível do solo (FATS) é a parcela da água que a planta utiliza na transpiração. Os mecanismos fisiológicos mais evidenciados no P1 dos RH2 e RH3 e no P2 do RH4 foram a redução da área foliar total e o controle estomático das plantas de mandioca. Já, no P2 do RH2, foi a redução da área foliar total (sem senescência foliar). As plantas do RH3 demonstraram rápida recuperação após a reidratação no P2, com elevados NFE e CFA, em relação ao RH1. Os ciclos de secamento das plantas com menor (RH3) e maior (RH4) idade fisiológica não apresentaram diferença nas FATSc para TR e CFR. O elevado CT do RH2, no P2 do EXP 1, indica que as plantas tiveram menor ativação do controle estomático durante os períodos do dia de alto DPV. Com isso, as plantas do RH2 aclimataram-se ao segundo ciclo de secamento do solo com FATSc de 0,09 para CFR e de 0,13 para TR, apresentando os declínios de CFR e de TR mais tardiamente em comparação com os ciclos de secamento do RH3 e RH4.

Palavras-chave: Mandioca. Mecanismos fisiológicos. Deficiência hídrica. FATS. Aclimatação.

ABSTRACT

Master of Science Dissertation
Programa de Pós-Graduação em Engenharia Agrícola
Universidade Federal de Santa Maria, RS, Brasil

PHYSIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL RESPONSES OF CASSAVA PLANTS SUBJECTED TO ONE AND TWO SOIL DRYING CYCLES

AUTHOR: Diego Garrido Pinheiro
ADVISOR: Nereu Augusto Streck
Local and date of the presentation: Santa Maria, february 25th, 2013.

The occurrence of short droughts, during the growing season of cassava in Rio Grande do Sul, may cause several soil drying cycles which induce physiological disorders in plants, affecting cassava productivity in the state. The objectives of this study were to verify the physiological mechanisms used by plants during the first and second soil drying cycle, the recovery of leaf area in plants under water stress after rehydration, the response of plants under one drying cycle with two distinct physiological ages and the possibility of acclimation of plants under two drying cycles, in sequence. Two experiments were conducted with cassava plants, Fepagro RS 13 cultivar, inside a plastic house at Federal University of Santa Maria, RS, Brazil. Planting dates were on 29/09/2011 for EXP 1 and 24/11/2011 for EXP 2. Water regimes for the two experiments were RH1, without water deficit during the two periods (control treatment); RH2, with water deficit during the two periods (two cycling cycles); RH3, with one drying cycle on P1, matching with the first drying cycle on RH2 and RH4, with one drying cicle on P2, matching with the second drying cycle on RH2. FTSW is the portion of available water in the soil which plants use in the transpiration. The physiological mechanisms that stood out on P1 of RH2 and RH3 and P2 of RH4 were the reduction of total leaf area and stomatal control of cassava plants. On P2 of RH2, it was the reduction of total leaf area (without leaf senescence). RH3 plants showed fast recovering after rehydration on P2, with high NFE and CFA, regarding RH1. The drying cycles with low (RH3) and high (RH4) physiological age presented no difference on FTSW threshold for TR and CFR. The high CT of RH2, on P2 of EXP1, indicates that plants had lower activation of stomatal control during high DPV periods. Thus, plants of RH2 acclimated to the second drying cycle with FTSW threshold of 0,09 to CFR and 0,13 to TR, presenting late CFR and TR declines in comparison with drying cycles of RH3 and RH4.

Key words: Cassava. Physiological mechanisms. Water deficit. FTSW. Acclimation.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Vista do abrigo-telado onde os experimentos foram conduzidos no Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria, RS, 2011/2012. 29

Figura 2 – Vista do plantio (A), da identificação (B), da emergência das plantas (C) e do estabelecimento das plantas nos vasos (D), antes da seleção de plantas, para o primeiro experimento. Santa Maria, RS, 2011/2012. 31

Figura 3 – Representação esquemática da evolução da transpiração relativa (TR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) no primeiro (P1) e segundo (P2) período para cada regime hídrico do solo nos experimentos: (A) RH1, sem deficiência hídrica no P1 e P2; (B) RH2, com deficiência hídrica no P1 e P2; (C) RH3, com deficiência hídrica no P1 e sem deficiência hídrica no P2; (D) RH4, sem deficiência hídrica no P1 e com deficiência hídrica no P2. Os períodos sem deficiência hídrica tiveram irrigação de 100% da transpiração diária e os períodos com deficiência hídrica não tiveram irrigação até a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012. 32

Figura 4 – Drenagem da água gravitacional de vasos selados e sem plantas com solo pertencente à Unidade de Mapeamento de Santa Maria, em função do tempo após a última saturação. Santa Maria, RS, 2011/2012. 34

Figura 5 – Vista das plantas sem deficiência hídrica dos regimes hídricos RH1 e RH4 e com deficiência hídrica dos regimes hídricos RH2 e RH3, em um momento do primeiro período (P1) (A), de duas plantas sem deficiência hídrica, em um momento do segundo período (P2) do RH1 e do RH3 (B) e de duas plantas com deficiência hídrica do RH4 e do RH2 em um momento do P2 (C). As duas vistas do P2 foram capturadas no mesmo dia. Santa Maria, RS, 2011/2012. 35

Figura 6 – Vista dos termômetros de máxima e de mínima no interior do mini-abrigo meteorológico (A) e do mini-abrigo meteorológico junto aos vasos nas bancadas antes da seleção de plantas (B). Santa Maria, RS, 2011/2012. 36

Figura 7 - Temperatura mínima (Tmin) e máxima (Tmax) diária do ar (A), densidade de fluxo de radiação solar global diária incidente (B) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV) diário às 15h (C), durante os dois experimentos. O Experimento 1 (EXP 1) foi conduzido de 17/11/2011 a 15/12/2011, com os primeiros 14 dias sendo o primeiro período, e o Experimento 2 (EXP 2) foi conduzido de 17/01/2012 a 20/02/2012, com os primeiros 16 dias sendo o primeiro período. As linhas horizontais em cada painel representam as médias das variáveis meteorológicas em cada experimento (linha contínua = EXP 1 e linha tracejada = EXP 2). Santa Maria, RS, 2011/2012. 42

Figura 8 – Crescimento foliar relativo (CFR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, para o experimento 1 (círculo) e experimento 2 (triângulo): (A,B) primeiro ciclo de secamento do RH2, (C,D) segundo ciclo de secamento do RH2, (E,F) ciclo de secamento do RH3 e (G,H) ciclo de secamento do RH4. Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc se deu quando o CFR ≤ 10%. A curva plotada em cada painel é a equação logística e a intersecção das duas linhas tracejadas é a FATS crítica (FATSc). Santa Maria, RS, 2011/2012.....48

Figura 9 - Transpiração relativa (TR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, para o experimento 1 (círculo) e experimento 2 (triângulo): (A,B) primeiro ciclo de secamento do RH2, (C,D) segundo ciclo de secamento do RH2, (E,F) ciclo de secamento do RH3 e (G,H) ciclo de secamento do RH4. Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc se deu quando a TR ≤ 10%. A curva plotada em cada painel é a equação logística e a intersecção das duas linhas tracejadas é a FATS crítica (FATSc). Santa Maria, RS, 2011/2012. 49

Figura 10 – Análise conjunta do crescimento foliar relativo (CFR) e transpiração relativa (TR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, para o experimento 1 (círculo) e experimento 2 (triângulo): (A,B) primeiro ciclo de secamento do RH2, (C,D) segundo ciclo de secamento do RH2, (E,F) ciclo de secamento do RH3 e (G,H) ciclo de secamento do RH4. Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para

CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. A curva plotada em cada painel é a equação logística e a intersecção das duas linhas tracejadas é a FATS crítica (FATSc). Santa Maria, RS, 2011/2012. 51

Figura 11 – Crescimento foliar relativo (CFR) e transpiração relativa (TR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, no segundo ciclo de secamento do solo do RH2 para o experimento 1 (círculo) (A,B) e experimento 2 (triângulo) (C,D) e experimento 1 e experimento 2 em análise conjunta (E,F). O CFR e a TR foram calculados utilizando as médias dos acréscimos foliares e transpirações diárias do RH3 como denominador. Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. A curva plotada em cada painel é a equação logística e a intersecção das duas linhas tracejadas é a FATS crítica (FATSc). Santa Maria, RS, 2011/2012. 54

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Data de plantio, emergência, saturação de vasos e início e fim do primeiro (P1) e segundo (P2) período, para os dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Santa Maria, RS, 2011/2012. 30

Tabela 2 – Descrição dos tratamentos usados nos dois experimentos, considerando-se dois fatores: Regime hídrico (quatro níveis) e período (dois níveis). Santa Maria, RS, 2011/2012. 33

Tabela 3 – Número acumulado de folhas na haste principal (média e faixa de variação) no início do primeiro (P1) e segundo (P2) período para cada regime hídrico do solo, em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Santa Maria, RS, 2011/2012. 40

Tabela 4 – Número médio de folhas emitidas, número médio de folhas senescidas, crescimento médio em estatura e crescimento foliar acumulado médio durante o primeiro (P1) e segundo (P2) período para cada regime hídrico, em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2): RH1, sem deficiência hídrica no P1 e P2; RH2, com deficiência hídrica no P1 e P2; RH3, com deficiência hídrica no P1 e sem deficiência hídrica no P2; RH4, sem deficiência hídrica no P1 e com deficiência hídrica no P2. Os períodos sem deficiência hídrica tiveram irrigação de 100% da transpiração diária e os períodos com deficiência hídrica não tiveram irrigação até a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012. 43

Tabela 5 – Acúmulo de biomassa seca média na parte aérea, raízes e total da planta de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, durante o primeiro (P1) e segundo (P2) período de cada regime hídrico, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2): RH1, sem deficiência hídrica no P1 e P2; RH2, com deficiência hídrica no P1 e P2; RH3, com deficiência hídrica no P1 e sem deficiência hídrica no P2; RH4, sem deficiência hídrica no P1 e com deficiência hídrica no P2. Os períodos sem deficiência hídrica tiveram irrigação de 100% da transpiração diária e os períodos

com deficiência hídrica não tiveram irrigação até a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012. 45

Tabela 6 – Transpiração média diária e acumulada e coeficiente de transpiração médio de plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, durante o primeiro (P1) e segundo (P2) período de cada regime hídrico, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2): RH1, sem deficiência hídrica no P1 e P2; RH2, com deficiência hídrica no P1 e P2; RH3, com deficiência hídrica no P1 e sem deficiência hídrica no P2; RH4, sem deficiência hídrica no P1 e com deficiência hídrica no P2. Os períodos sem deficiência hídrica tiveram irrigação de 100% da transpiração diária e os períodos com deficiência hídrica não tiveram irrigação até a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012. 46

Tabela 7 – Fração de água transpirável do solo crítica média (FATSc) para o crescimento foliar relativo (CFR) e a transpiração relativa (TR), em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, no primeiro período do RH3 e no segundo período do RH2 e RH4, para os dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012. 50

Tabela 8 – Fração de água transpirável do solo crítica média (FATSc) para a transpiração relativa (TR) e o crescimento foliar relativo (CFR), em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, no primeiro período (P1) do RH2 e RH3 e no segundo período (P2) do RH2, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012. 52

Tabela 9 – Fração de água transpirável do solo crítica média (FATSc) para a transpiração relativa (TR) e o crescimento foliar relativo (CFR) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, no primeiro período do RH3 e no segundo período do RH2 e do RH4, para os dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012. 53

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

ABA – Ácido abscísico

CC – Capacidade de campo

CE – Crescimento em estatura

CFA – Crescimento foliar acumulado

CFR – Crescimento foliar relativo

CT – Coeficiente de transpiração

CV – Coeficiente de variação

DPV – Déficit de pressão de vapor do ar diário

EXP 1 – Primeiro experimento

EXP 2 – Segundo experimento

FATSc – Fração da água transpirável do solo crítica

FATS – Fração da água transpirável do solo

NAF – Número acumulado de folhas

NFE – Número de folhas emitidas

NFS – Número de folhas senescidas

P1 – Primeiro período

P2 – Segundo período

Rg – Densidade de fluxo de radiação solar global incidente diária

RH1 – Primeiro regime hídrico do solo

RH2 – Segundo regime hídrico do solo

RH3 – Terceiro regime hídrico do solo

RH4 – Quarto regime hídrico do solo

TA – Transpiração acumulada

TD – Transpiração diária

Tmin – Temperatura mínima diária do ar

Tmax – Temperatura máxima diária do ar

TR – Transpiração relativa

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO **16**
2 REVISÃO DA LITERATURA **18**
2.1 A cultura de Mandioca **18**
2.2 A influência da temperatura e radiação solar no crescimento e desenvolvimento da mandioca **19**
2.3 A demanda hídrica da cultura da mandioca e os ciclos de secamento do solo **20**
2.4 Adaptação e aclimatação de plantas **22**
2.5 Os mecanismos fisiológicos das plantas e a tolerância da mandioca à deficiência hídrica **23**
2.6 A fração da água transpirável do solo (FATS) **26**
3 MATERIAL E MÉTODOS **29**
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO **40**
5 CONCLUSÕES **58**
6 RECOMENDAÇÕES PARA TRABALHOS FUTUROS **59**
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS **60**

1 INTRODUÇÃO

Em regiões subtropicais, como o estado do Rio grande do Sul (RS), as condições ambientais impõem muitas limitações ao crescimento e desenvolvimento da cultura da mandioca e, devido à importância social que a cultura desempenha no Estado, mais estudos sobre a espécie são necessários.

O potencial produtivo da cultura da mandioca é em torno de 25 a 60 $t.ha^{-1}$ (COCK, 1990). Porém, no Rio Grande do Sul a produtividade média foi de 13,312 $t.ha^{-1}$ em 2012 (IBGE, 2012), indicando que a produtividade atual da cultura da mandioca está muito abaixo do potencial produtivo no RS. Para Sagrilo et al. (2006), quando a mandioca é cultivada em condições subtropicais, é necessário um segundo ciclo de crescimento para que a planta de mandioca emita nova área foliar e aumente o rendimento da cultura. No entanto, em experimento realizado em Santa Maria, a produtividade atingiu 33 $t.ha^{-1}$ (SCHONS et al., 2009), indicando que é possível aumentar a produtividade da cultura com um ciclo de crescimento no RS.

A mandioca é cultivada durante a primavera, verão e outono no Rio Grande do Sul, período em que, principalmente no verão, podem ocorrer estiagens causando deficiência hídrica no solo durante o período de crescimento das plantas. Com a variabilidade e a mudança climática projetada para o futuro, poderá ocorrer o aumento da intensidade e da freqüência de períodos de estiagens nas próximas décadas. Segundo El-Sharkawy (2007), a mandioca é uma planta tolerante à deficiência hídrica devido a mecanismos fisiológicos contra a desidratação de tecidos, que são ativados quando as plantas são expostas a condições severas de seca ou de elevada demanda evaporativa do ar. Segundo Alves e Setter (2004a), o ajustamento osmótico tende a aumentar no sentido das folhas maduras para as folhas jovens em mandioca, na tentativa de manter por mais tempo o turgor celular e os processos dependentes na planta. Os principais mecanismos da planta, para lidar com a deficiência hídrica, são a redução da área foliar total da planta, o aumento do crescimento e desenvolvimento do sistema radicular e o eficiente controle do fechamento estomático das folhas em condições de elevada demanda evaporativa do ar (EL-SHARKAWY, 2004; ALVES, 2006).

A fração de água transpirável do solo (FATS) é a parcela da água contida no solo que a planta utiliza na transpiração. Segundo a metodologia de Sinclair e Ludlow (1986), a FATS

é definida pela transpiração relativa (TR) das plantas, com o limite superior quando o solo está na capacidade de campo (CC) do solo (TR=1) e com o limite inferior quando a TR atinge o valor de 0,1, que significa 10% da transpiração das plantas em condições hídricas ótimas. O único trabalho encontrado com a cultura da mandioca e a metodologia da FATS foi o de Lago et al. (2011), no qual as plantas de mandioca foram submetidas a um único ciclo de secamento do solo. Porém, no Rio Grande do Sul, é comum um período de estiagem ser interrompido por uma chuva em qualquer momento do ciclo da cultura, sendo reiniciado novamente o processo de secamento do solo. Com isso, a planta de mandioca é condicionada a mais de um ciclo de secamento durante o seu período de crescimento, originando a possibilidade da aclimatação destas plantas pré-expostas ao estresse hídrico.

Portanto, na ausência de estudos relacionados à aclimatação da planta de mandioca a deficiência hídrica do solo, é pertinente estender o trabalho de Lago et al. (2011) com a metodologia da FATS, visando em como os mecanismos fisiológicos da planta atuam em um segundo ciclo de secamento em comparação com o primeiro. Como a demanda energética por fontes renováveis tende a aumentar no futuro e o nível tecnológico da cultura da mandioca é baixo, a motivação para propor este trabalho está em estudos básicos sobre a resposta que a mandioca irá apresentar ao ser imposta em diferentes condições de deficiência hídrica no solo. Os objetivos desta dissertação são verificar: Os mecanismos fisiológicos das plantas durante o primeiro e segundo ciclo de secamento do solo; a capacidade de recuperação da área foliar em plantas com estresse hídrico após a reidratação; a resposta de plantas submetidas a um ciclo de secamento do solo em duas idades fisiológicas distintas e a possibilidade de aclimatação das plantas submetidas a dois ciclos de secamento do solo subsequentes. Com isso, pretende-se ampliar o nível do conhecimento sobre o efeito da deficiência hídrica do solo em plantas de mandioca, para contribuir com o melhor desempenho agronômico desta cultura nas condições subtropicais de cultivo e na mitigação de condições climáticas futuras no Rio Grande do Sul.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 A cultura de Mandioca

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) pertence à família Euphorbiaceae (CEBALLOS; CRUZ, 2002) e é uma espécie originária da região tropical da América (TAFUR, 2002). Trata-se de uma planta perene devido ao crescimento e desenvolvimento indeterminado, podendo ter um período de repouso ou dormência causado por estresses de fatores ambientais, como baixas temperaturas ou falta de água por períodos prolongados (CONCEIÇÃO, 1983; ALVES, 2006).

A planta de mandioca pode alternar períodos de crescimento e desenvolvimento vegetativo com períodos de armazenamento de carbohidratos nas raízes (ALVES, 2006). O crescimento vegetativo é o aumento irreversível de grandezas físicas associadas à estrutura da planta, como área foliar, altura de planta, diâmetro de caule e massa seca. O desenvolvimento vegetativo e reprodutivo está relacionado aos processos de diferenciação celular e organogênese, que resulta no surgimento de novas estruturas na planta (morfogênese) ao longo do ciclo de vida da cultura (WILHELM; McMASTER, 1995). Segundo Streck et al. (2003), o desenvolvimento vegetativo pode ser caracterizado pelo número de folhas visíveis (NF), que quando associado com o tempo indica a velocidade de emissão ou surgimento de folhas. O NF pode ser contado diretamente na planta, ou estimado através do conceito do filocrono, outra variável de desenvolvimento vegetal bastante usada em estudos ecofisiológicos, sendo definida como o intervalo de tempo entre o aparecimento de duas folhas sucessivas na haste da planta (SCHONS et al., 2007). De acordo com Matthews e Hunt (1994), o número final de folhas (NFF), também é um parâmetro do desenvolvimento vegetativo na mandioca. O desenvolvimento vegetativo em mandioca foi estudado por Fagundes et al. (2009), que relataram que o filocrono aumenta e o NFF diminui na medida em que vão surgindo as ramificações simpodiais de primeira, segunda e de terceira ordem. Os autores verificaram, também, que o filocrono e o NFF das hastes de uma mesma ramificação simpodial não diferem entre si.

Conceição (1983) dividiu o ciclo de desenvolvimento da mandioca em cinco fases. A primeira fase se dá do plantio da maniva semente até a emergência das brotações. Nesta fase, a maniva emite a brotação que origina a plântula e emite as raízes primárias. Por volta de 30

dias após plantio (DAP), com o início da segunda fase, são emitidas as raízes secundárias que são mais profundas que as primárias, além do início do processo de fotossíntese devido ao surgimento das primeiras folhas. Com o passar do tempo, próximo aos 60 DAP, estas raízes irão acumular reservas distinguindo-se das raízes primárias. A terceira fase se caracteriza pelo crescimento e desenvolvimento vegetativo intenso da parte aérea da planta (90 DAP aos 180 DAP). A partir de 180 DAP até 360 DAP, a planta transloca fotoassimilados para o enchimento de raízes de reserva, onde os ramos tornam-se mais lignificados e ocorre uma intensificação na senescência foliar. Por fim, a quinta fase é caracterizada como sendo o período de repouso ou dormência que varia conforme a estação seca ou fria da região.

A duração das fases de desenvolvimento da planta de mandioca é dependente dos genótipos, das práticas culturais e das condições ambientais (ALVES, 2006). Maduakor (1993) verificou o aumento da área foliar nas plantas e a redução do rendimento em raízes quando cultivadas em solos compactados. Segundo El-Sharkawy (2004), por ser uma espécie resistente a estresses ambientais e necessitar de cuidados mínimos com seu cultivo, a mandioca é cultivada em áreas impróprias para outras culturas. Por outro lado, em boas condições de cultivo, a mandioca apresenta alto rendimento equiparando-se a outras culturas voltadas a alimentação humana e animal. Segundo El-Sharkawy e Tafur (2010), a mandioca deverá desempenhar importante função nas indústrias de produção de alimentos e biocombustíveis futuramente, devido à sua elevada capacidade fotossintética e de conservação da água do solo, em comparação com as culturas de grãos.

2.2 A influência da temperatura e radiação solar no crescimento e desenvolvimento da mandioca

A mandioca é capaz de manter boa assimilação de CO_2 em condições de alta temperatura, umidade e radiação solar (EL-SHARKAWY, 2004). Alves (2006) relata que, por ser uma espécie tropical, a mandioca necessita de elevada temperatura e radiação solar para obter área foliar ideal e expressar sua máxima capacidade fotossintética.

Conforme estudo realizado por Oguntunde (2005), os efeitos somados da radiação solar e do déficit de pressão de vapor (DPV) explicam 83% da variação do fluxo de seiva durante o dia. Aresta e Fukai (1984), estudando a importância da radiação solar na elongação de raízes fibrosas, observaram que plantas expostas a 32% de radiação solar e as plantas em estágio de tuberização, com 78% de radiação solar, reduziram a taxa de elongação radicular em 50%. Okoli e Wilson (1986) relataram que o crescimento das folhas e da altura é

estimulado com o sombreamento através do fechamento do dossel, principalmente em maiores densidades de plantio. Quanto a duração do período fotossinteticamente ativo das folhas, Cock et al. (1979) relataram que as folhas começam a ser afetadas significativamente a partir de 95% de sombreamento.

A temperatura do ar é um dos elementos meteorológicos que mais afeta o crescimento e o desenvolvimento da planta de mandioca. As brotações das manivas e o tamanho das folhas são estimulados quando as temperaturas médias anuais variam de 25 ºC a 29 ºC, sendo tolerantes a temperaturas na faixa de 16 ºC a 38 ºC. Algumas alterações fisiológicas ocorrem devido às condições adversas de temperatura durante o ciclo de vida da planta, como a paralisação do crescimento em regiões com baixas temperaturas (ALVES, 2006), por exemplo, durante o inverno no Rio Grande do Sul.

As folhas da mandioca apresentam a característica da desciduidade, ou seja, elas apresentam senescência natural, cujo tempo de vida é dependente das condições ambientais e fitossanitárias (CARVALHO; FUKUDA, 2006). Alguns estudos constataram um aumento da senescência foliar com a redução da temperatura. Hobman et al. (1987) verificaram que a temperatura limite inferior para queda de folhas está na faixa entre 14 ºC e 15 ºC. Porém, Sangoi e Kruse (1993) observaram que a queda de folhas se dá com temperaturas menores que 12,7 ºC. Segundo Irikura et al. (1979), as folhas possuem maior tamanho e duração na planta quando ocorre temperaturas na faixa de 15 ^{o}C a 24 ^{o}C.

Para melhor compreensão dos efeitos da temperatura no desenvolvimento da planta de mandioca, é necessário utilizar-se da soma térmica. A soma térmica (°C.dia) é uma medida de tempo fisiológico que leva em consideração o efeito da temperatura sobre o desenvolvimento da planta. No método clássico do cálculo da soma térmica, a temperatura base (Tb) é subtraída da temperatura média diária do ar, definida como a temperatura abaixo da qual não ocorre desenvolvimento e crescimento na planta ou, se ocorre, é desprezível (BRUNINI et al., 1976). Schons et al. (2007) relataram que a temperatura base para aparecimento de folhas na cultivar Fepagro RS 13 de mandioca é de 14 °C.

2.3 A demanda hídrica da cultura da mandioca e os ciclos de secamento do solo

As fases de enraizamento e tuberização são muito sensíveis à deficiência hídrica no solo. Oliveira et al. (1982) verificaram que a ocorrência de deficiência hídrica, entre os 30 e 150 dias após o plantio, reduziu a produção de raízes em até 62%. Precipitações anuais em torno de 1.000 mm e 1.500 mm são consideradas ideais para a cultura, desde que bem

distribuídas num período de seis a oito meses durante o ano (CONCEIÇÃO, 1983). Entretanto, devido à rusticidade da cultura, a mandioca cresce e se desenvolve em regimes pluviométricos que variam de 500 mm a 3.000 mm anuais (SCHWENGBER et al., 2005).

Na maioria das regiões onde é cultivada a mandioca, a umidade do solo varia ao longo do ciclo de desenvolvimento, ocorrendo vários ciclos de secamento do solo ao longo da estação de cultivo. Este é o caso do Rio Grande do Sul, cujo clima é caracterizado por um regime pluviométrico isoigro, ou seja, não há uma estação seca definida e a precipitação anual é distribuída ao longo das quatro estações do ano (BURIOL et al., 2006), e que em média, a cada semana, ocorre uma passagem de frente podendo causar precipitação (HELDWEIN et al., 2009). Porém, devido à elevada demanda evaporativa do ar nos meses de verão (principalmente dezembro e janeiro), podem ocorrer curtas estiagens entre dois eventos de precipitação e, com isso, a planta pode ser exposta a mais de um ciclo de secamento do solo durante a estação de crescimento da cultura da mandioca no RS. Na primeira década do século XXI, verificou-se elevada freqüência de estiagens no Rio Grande do Sul, o que pode ser um sinal de que, nas próximas décadas, os períodos de estiagens poderão ocorrer com maior freqüência (STRECK et al., 2009; STRECK et al., 2010).

Segundo El-Sharkawy (2004), a mandioca é uma espécie que suporta longos períodos de estiagens (6 a 7 meses) devido ao eficiente controle estomático em condição de alto déficit de pressão de vapor do ar (DPV). O baixo conteúdo de água presente no solo pode ser extraído de forma lenta e gradual, permitindo a sobrevivência das plantas por maior período de tempo. O autor relatou que quando o potencial de água das folhas reduz até o ponto de indução do fechamento estomático, tanto a fotossíntese quanto a transpiração se aproximam de zero. El-Sharkawy (2004) também comenta que as espécies em geral possuem altas transpirações diárias nos períodos de maior DPV do dia (12 h), ao contrário da mandioca que fecha rapidamente seus estômatos nestes períodos críticos para a planta, transpirando e fotossintetizando nos períodos mais amenos do dia (inicio da manhã e final da tarde), assim mantendo um eficiente uso da água em períodos de deficiência hídrica.

El-Sharkawy e Cock (1987), estudaram o sistema radicular fibroso (fino) de duas cultivares de mandioca depois de 6 meses após o plantio. Neste estudo, observou-se a capacidade da mandioca de extrair água e nutrientes nas camadas mais profundas do solo, resultando no alcance de sistemas radiculares em até 2 m de profundidade do solo para uma das cultivares. Bergantin et al. (2004) estudou plantas de mandioca bem hidratadas e com deficiência hídrica, mostrando que a altura da planta, o número de folhas e a massa seca total foram significativamente menores nos tratamentos sem irrigação. El-Sharkawy (2007)

estudou plantas de mandioca cultivadas sob um ciclo de secamento de 4 meses. Após, a reidratação das plantas, a biomassa total da planta foi 12% maior nas plantas sem déficit hídrico, porém a massa fresca de raízes não foi afetada, comprovando a tolerância da espécie a períodos prolongados de estiagem.

Plantas de mandioca foram submetidas a um ciclo de secamento do solo de 8 dias, sendo reidratadas nos próximos 52 dias por Alves e Setter (2004b). Os autores analisaram grupos de folhas em três extratos distintos da planta, de acordo com a posição acropetal, marcando as folhas em duas hastes da bifurcação: Grupo 1, da folha 1 a 5; Grupo 2, da folha 6 a 11; e Grupo 3, da folha 12 a 15. Após o período de deficiência hídrica, as folhas do Grupo 1 retomaram a expansão das células, porém não alcançaram o tamanho das células foliares da testemunha (bem hidratadas). As folhas do Grupo 2 tiveram perda devido à diminuição do número de células por folha, pois ainda se encontravam em processo de divisão celular. As folhas meristemáticas (Grupo 3) apenas tiveram o crescimento retardado por 4 a 6 dias, alcançando a mesma área foliar final das folhas nas plantas bem hidratadas.

2.4 Adaptação e aclimatação de plantas

O estresse é qualquer interferência externa do ambiente que causa uma condição adversa à planta. Os programas de melhoramento genético de mandioca, além de objetivarem maior resistência das plantas a estresses bióticos como pragas e doenças, também enfocam a adaptação a estresses abióticos, como as baixas temperaturas do ar e a deficiência hídrica do solo (FUKUDA; IGLESIAS, 2006). Nas regiões semi-áridas, a deficiência hídrica do solo é o principal fator abiótico que reduz a produtividade da cultura da mandioca. Neste caso, é indicada a utilização de variedades mais tolerantes a deficiência hídrica para reduzir os efeitos da seca. Segundo Fukuda e Iglesias (1995), já foram identificadas uma ampla variabilidade genética de mandioca adaptada às regiões semi-áridas.

A tolerância da planta também está relacionada ao nível de estresse causado por um fator externo, podendo ser quantificada pelo tempo de sobrevivência ou capacidade produtiva da planta. Porém, não é uma característica que possa ser herdada, mas sim mantida por certo período no ciclo de vida da planta, devido à aclimatação a uma condição adversa. Diferentemente da aclimatação, a adaptação é uma característica herdável proporcionada pela expressão gênica de um indivíduo. Portanto, o aumento da tolerância da planta devido à pré-exposição a um determinado estresse (biótico ou abiótico), denomina-se aclimatação (TAIZ; ZEIGER, 2009).

2.5 Os mecanismos fisiológicos das plantas e a tolerância da mandioca à deficiência hídrica

O estado de deficiência hídrica em uma planta pode ser conceituado como toda a quantidade de água que uma célula contém abaixo do seu limite máximo. A planta utiliza diferentes mecanismos para enfrentar períodos de deficiência hídrica, de maneira que pode tolerar ou retardar a desidratação dos seus tecidos. Algumas espécies de plantas têm como estratégia acelerar e completar o ciclo de desenvolvimento antes que a deficiência hídrica se torne severa. O primeiro efeito da deficiência hídrica na planta é a perda de turgor nas células, com redução de volume celular e espessamento da membrana plasmática. Como consequência, a expansão foliar e o alongamento radicular são afetados primeiramente, por serem atividades dependentes do turgor. O crescimento do caule também é afetado com a perda do turgor e muitas plantas reduzem a emissão de folhas por dependerem do crescimento das hastes (TAIZ; ZEIGER, 2009).

A queda de folhas na planta é induzida pela elevada concentração de etileno no local de abscisão, que ocorre quando a planta é imposta a condições de deficiência hídrica. Portanto, a redução da área foliar da planta pode ser considerada como a primeira linha de defesa para tolerar o déficit hídrico. A energia economizada pela redução do crescimento aéreo da planta pode ser translocada para os órgãos subterrâneos, visando aumentar o crescimento e desenvolvimento radicular. Assim, o aprofundamento do sistema radicular é considerado a segunda linha de defesa da planta a fim de ocupar e dispor de maior volume de solo com água. Porém, para que ocorra esta alocação de fotoassimilados para as raízes, a planta não deverá estar em fase reprodutiva, pois o dreno dos carbohidratos é direcionado para os órgãos reprodutivos da planta nesta fase (TAIZ; ZEIGER, 2009).

O fechamento estomático é ativado em condições de deficiência hídrica severa e/ou elevada demanda evaporativa do ar. O fluxo de água do xilema até a câmara subestomática e epiderme foliar não compensa a rápida perda de água pela transpiração, quando o ar está com alta demanda evaporativa. Com isso, ocorre o fechamento estomático hidropassivo, isto é, através da perda de vapor d’água a partir das células guarda para a atmosfera. O fechamento estomático hidroativo ocorre quando as folhas e/ou raízes sofrem desidratação devido ao déficit hídrico no solo, causando alterações metabólicas na planta onde o aumento da concentração do ABA na folha induz o fechamento estomático (TAIZ; ZEIGER, 2009). Segundo El-Sharkawy et al. (1984), em condições de alta demanda evaporativa do ar, todas as

espécies diminuem a taxa fotossintética, pois os estômatos são parcialmente fechados com a elevação do DPV.

Por ser originária de regiões tropicais com ocorrência de períodos de seca como México e Brasil (CARVALHO, 2006), a mandioca apresenta mecanismos de defesa quando é submetida ao déficit hídrico. Estes mecanismos resultam em redução da área foliar (CONNOR et al., 1981) e maior exploração por água no solo, com o aprofundamento do sistema radicular fibroso (TERNES, 2002). A mandioca é uma planta tolerante a baixos teores de água no solo, se comparada com outras culturas anuais importantes (El-SHARKAWY; TAFUR, 2010). Esta tolerância à deficiência hídrica está ligada a mecanismos fisiológicos que reduzem a transpiração diária da planta, como o fechamento estomático parcial e senescência das folhas (ALVES, 2006).

Segundo El-Sharkawy (2004), em cultivos de mandioca com estiagens prolongadas (mais de 6 meses), as plantas perdem folhas e reduzem as taxas transpiratórias. Porém, o principal mecanismo contra a desidratação é o rápido fechamento estomático que ocorre nas altas demandas evaporativas do ar, permitindo a economia no uso da água disponível do solo nos períodos mais quentes do dia. Segundo Alves (2006), a concentração de ácido abscísico (ABA) na planta influencia na resposta à deficiência hídrica, estimulando o crescimento radicular e restringindo o crescimento dos ramos e folhas. Apesar de ocorrer a abscisão foliar em decorrência do estresse hídrico em períodos de estiagens prolongadas, o principal fator da redução da área foliar total da planta é a restrição no crescimento das folhas que permanecem na planta (CONNOR; COCK, 1981).

O xilema e o floema são os vasos condutores que fazem a interligação entre raízes e folhas. Alguns autores relatam que, ao detectar a deficiência hídrica no solo, as raízes enviam sinais químicos às regiões de crescimento da planta, onde o crescimento e desenvolvimento são modulados, provavelmente, pelo aumento da concentração do hormônio ácido abscísico (ABA), inibidor de crescimento (TERNES, 2002; STRECK, 2004).

Fukuda e Iglesias (1995) destacaram que a deficiência hídrica é uma das principais causas da baixa produtividade da cultura da mandioca no nordeste brasileiro. Estes autores também afirmaram que uma estratégia para aumentar a produtividade é o uso de cultivares de mandioca mais adaptadas às condições de seca. Ribeiro et al. (2012) estudaram genótipos de características xeromorfas, ou seja, genótipos adaptáveis a regiões secas. Uma das características foi a localização dos estômatos em depressões ou sulcos nas folhas, com a camada limítrofe sendo protegida da ação direta do vento (RIBEIRO et al., 2012).

Na mandioca, o índice de área foliar (IAF) depende das condições edafoclimáticas durante o ciclo de desenvolvimento da cultura (EL-SHARKAWY; COCK, 1987). Porém, o IAF máximo da planta de mandioca tende a diminuir em períodos de estiagem, devido às folhas serem menores e emitidas numa taxa menor (TAFUR, 2002). Em estudo realizado por El-Sharkawy e Cadavid (2002), o IAF e a biomassa radicular foram significativamente menores nas plantas com deficiência hídrica do que nas plantas bem hidratadas. Com isso, também é afetado o crescimento da cultura pela menor área fotossintetizante. Através da reposição de água no solo por precipitação pluvial ou irrigação suplementar, as condições hídricas no solo são reestabelecidas e inicia-se um período de recuperação das plantas penalizadas pelo estresse hídrico, voltando a emitir folhas novas e aumentar o IAF rapidamente à custa das reservas de raízes e caules e superando a taxa fotossintética de plantas que não foram expostas ao estresse hídrico (EL-SHARKAWY, 2007).

Em dias de elevada demanda evaporativa do ar, a planta de mandioca reduz a perda de água por unidade de área, através da diminuição da condutância estomática e transpiração. Isto se deve ao eficiente controle do fechamento estomático da planta de mandioca (CONNOR; PALTA, 1981; EL-SHARKAWY, 2007). Tafur (2002) relatou que a eficiência do uso da água pela mandioca é uma vantagem em relação às demais espécies em épocas de estiagens. Lago et al. (2011) analisaram o coeficiente de transpiração (CT, em litros de água transpirada por quilogramas de MS), para as variedades Fepagro RS 13 e Fécula branca em um único ciclo de secamento do solo. Os valores encontrados de CT foram de 252 a 313 $L.kg^{-1}$ de MS em plantas sem deficiência hídrica e 319 a 458 $L.kg^{-1}$ de MS em plantas com deficiência hídrica, para a Fepagro RS 13, e valores de 314 a 303 $L.kg^{-1}$ de MS em plantas sem deficiência hídrica e 396 a 390 $L.kg^{-1}$ de MS em plantas com deficiência hídrica, para a Fécula Branca.

El-Sharkawy (2004) estudou o mecanismo de controle estomático em plantas de mandioca com deficiência hídrica no solo, relatando que as folhas continuam fotossintetizando apesar do parcial fechamento dos estômatos que impedem a desidratação mais severa dos tecidos. Assim, de acordo com El-Sharkawy e Cock (1984), o consumo da água do solo, por plantas de mandioca com estresse hídrico, ocorre de forma mais lenta. Já, em outro estudo, plantas de mandioca submetidas a estresse hídrico em mais de 40 dias apresentaram redução na taxa de difusão de CO_2 e na condutância estomática (EL-SHARKAWY, 1992a; 1992b).

Em estudo realizado por Calatayud et al. (2000), a imposição do estresse hídrico foi com irrigação de 1200 cm^3 nas plantas controle e 80 cm^3 nas plantas com deficiência hídrica,

observando as características morfológicas antes do amanhecer e ao meio dia, depois de 45 dias de estresse. Como resultado, houve a paralização do crescimento nas hastes das plantas logo no início da deficiência hídrica, o número de folhas na planta decresceu, por causa da senescência e redução na emissão de folhas, e a área das folhas emitidas e expandidas durante o período de estresse hídrico foi menor do que àquelas das plantas bem hidratadas. As plantas com deficiência hídrica, em média, emitiram 5 folhas, com área média de 66 cm^2 quando totalmente expandida e com 97 cm de estatura. As plantas controle, em média, emitiram 12 folhas, com área totalmente expandida de 129 cm^2 e com 141 cm de estatura. Outro resultado foi à manutenção do potencial hídrico de folhas jovens e maduras das plantas com deficiência hídrica, tanto antes do amanhecer como no meio dia (CALATAYUD et al., 2000).

El-Sharkawy (2007) estudou vários mecanismos fisiológicos que a mandioca utiliza para tolerar a deficiência hídrica: a manutenção de uma taxa fotossintética reduzida nas folhas durante estiagens prolongadas, o controle estomático que minimiza a desidratação das folhas em condições de alta demanda evaporativa do ar e deficiência hídrica no solo, e a redução da área foliar da planta com a abscisão das folhas mais velhas e emissão de folhas menores. A capacidade de fixar CO_2 foi reduzida em 20% e a condutância estomática foi reduzida em 43% nas plantas com deficiência hídrica em comparação com as plantas sem deficiência hídrica. nas plantas submetidas ao déficit hídrico, devido ao mecanismo de fechamento parcial dos estômatos mantendo o potencial hídrico das folhas até o meio dia. O fechamento parcial dos estômatos e uma redução de 31% na área foliar estão associados com o aumento na eficiência de uso da água, pois reduz a transpiração da planta em deficiência hídrica.

2.6 A fração da água transpirável do solo (FATS)

Ritchie (1981) considerou que a taxa de transpiração em plantas submetidas a estresse hídrico e plantas bem hidratadas foi similar até o primeiro terço da água disponível do solo se esgotar e que, a partir deste ponto, a transpiração passou a decrescer linearmente com a redução da água disponível no solo. Já, Sinclair e Ludlow (1986) denominaram a água contida no solo que as plantas utilizam para a transpiração, como Fração da Água Transpirável do Solo (FATS). Onde a capacidade de campo (CC) é a umidade do solo no limite superior e a quantidade de água no solo no momento em que a transpiração das plantas com deficiência hídrica é 10% da transpiração das plantas bem hidratadas é a umidade do solo no limite inferior (SINCLAIR; LUDLOW, 1986). Segundo Santos e Carlesso (1998), dentre os índices para quantificar o teor de água no solo, o conceito da FATS é o que mais se aproxima de um

indicador da quantidade real de água no solo que pode ser extraída pelas plantas via transpiração.

A resposta da planta ao conteúdo da FATS é subdividida em três estágios: O estágio I refere-se ao solo com água livre em sua porosidade, ou seja, quando a transpiração da planta é comandada apenas pela demanda evaporativa do ar. O estágio II inicia quando o teor de água no solo começa a ser limitante para a transpiração da planta, diminuindo a condutância estomática e transpiração na tentativa de manter a turgescência celular. O estágio III inicia quando a transpiração da planta atinge 10% da transpiração máxima (plantas em CC), havendo apenas perda de água via epiderme a partir deste momento (SINCLAIR; LUDLOW, 1986).

A FATS crítica (FATSc) em que inicia-se o processo de fechamento estomático é um importante indicador de resposta da planta ao processo de secamento do solo. A FATSc para a transpiração relativa (TR) foi determinada para várias espécies agrícolas anuais, como feijão caupi (*Vigna unguiculata* L, Walp), feijão mungo (*Vigna mungo* L,) e guandu (*Cajanus cajan* L, Millsp,) (SINCLAIR; LUDLOW, 1986), soja (*Glycine max* L, Merrill) (SINCLAIR, 1986), trigo (*Triticum aestivum* L,) (AMIR; SINCLAIR, 1991), milho (*Zea mays* L,) (MUCHOW; SINCLAIR, 1991; RAY et al., 2002), batata (*Solanum tuberosum* L,) (WEISZ et al.,1994; LAGO et al., 2012; SOUZA, 2012); frutíferas como a videira (*Vitis vinifera* L,) (BINDI et al., 2005), espécies florestais como o eucalípto, *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) e *Eucalyptus saligna* (Smith) (MARTINS et al., 2008) e arroz (*Oryza sativa*) (BIMPONG et al., 2011).

Recentemente, Souza (2012) aplicou a metodologia da FATS em três clones avançados (SMINIA 00017-6, SMINIA 02106-11 e SMINIA 793101- 3) do Programa de Genética e Melhoramento de Batata da Universidade Federal de Santa Maria e a cultivar Asterix. A FATSc para a TR variou de 0,21 e 0,41 entre os genótipos. Já, a FATSc para o crescimento foliar relativo (CFR) variou de 0,26 a 0,47. Assim, apresentando as médias da FATSc para CFR maiores que as médias para TR. Cultivares de *Oryza sativa*, sensíveis (IR64) e tolerantes (IR55423-01) à deficiência hídrica, foram submetidas a metodologia da FATS por Bimpong et al. (2011). O início do fechamento estomático foi encontrado nas faixas de FATS de 0,32-0,38 e 0,43-0,48 para a cultivar suscetível e tolerante, respectivamente. Os autores concluíram que, por prevenção, é importante manter a FATS acima de 0,53 para que não haja perda na produção. Gholipoor et al (2012) aplicaram a metodologia da FATS para dezesseis genótipos de sorgo, encontrando o ponto de declínio, para TR, variando entre 0,32 e 0,48 entre os genótipos. O único trabalho encontrado que

utilizou a metodologia da FATS com a cultura da mandioca foi de Lago et al. (2011), em que as plantas de mandioca foram submetidas a um único ciclo de secamento do solo, encontrando, para a TR, FATSc de 0,50 para a cultivar Fepagro RS 13 e 0,45 para a cultivar Fécula Branca. Já, a FATSc para o CFR foi de 0,49 e 0,51 para a Fepagro RS 13 e Fécula Branca, respectivamente.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Dois experimentos com a cultura da mandioca foram realizados no Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Santa Maria, RS (29°43'S; 53°43'W; 95m). O experimento foi conduzido no interior de uma estrutura denominada "abrigo telado" com área de 150 m^2, piso cimentado, coberta com polietileno de baixa densidade de 200 µm de espessura e laterais com tela antiafídeos (Figura 1). Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é Subtropical úmido com verões quentes e sem estação seca definida (Cfa) (MORENO, 1961). A cultivar de mandioca utilizada foi a Fepagro RS 13, que possui hábito de crescimento simpodial, apresentando geralmente três ramificações simpodiais tricotômicas (três hastes) durante a estação de cultivo no Rio Grande do Sul (SCHONS et al., 2007). Esta cultivar é bastante utilizada no Rio Grande do Sul para produção de raízes e uso forrageiro animal, devido ao grande crescimento da parte aérea (AZEVEDO et al., 2006). Os experimentos foram conduzidos na primavera e verão do ano agrícola 2011/2012, períodos em que comumentemente a mandioca é cultivada no Rio Grande do Sul. Na tabela 1 estão as datas dos principais eventos nos dois experimentos.

Figura 1 – Vistas do abrigo-telado onde os experimentos foram conduzidos no Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Tabela 1 – Data de plantio, emergência, saturação de vasos e início e fim do primeiro (P1) e segundo (P2) período, para os dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Santa Maria, RS, 2011/2012.

		EXP 1	EXP 2
Plantio		29/09/2011	24/11/2011
Emergência		16/10/2011	4/12/2011
Saturação dos vasos		16/11/2011	16/01/2012
P1	Início	17/11/2011	17/01/2012
	Fim	30/11/2011	1/02/2012
Saturação dos vasos		1/12/2011	2/02/2012
P2	Início	2/12/2011	3/02/2012
	Fim	15/12/2011	20/02/2012

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado. A unidade experimental foi um vaso de 8 L com uma planta de mandioca. Os vasos foram pintados com tinta PVA branca e preenchidos com solo pertencente à unidade de mapeamento de Santa Maria (Figura 2A). A análise química e a adubação do solo foram feitas de acordo com as recomendações técnicas da cultura da mandioca (SBSC/CQFS, 2004). Os vasos ficaram sobre bancadas de tábuas brancas distando 70 cm do piso no interior do abrigo telado (Figura 2B). As manivas de mandioca tinham 15 a 20 cm de comprimento e 1 a 2 cm de diâmetro e foram extraídas da porção mediana do caule para uniformizar a idade fisiológica dos propágulos. A emergência das plantas foi considerada quando 50% do total dos vasos apresentaram a primeira brotação acima do nível do solo (Figura 2C). Após a emergência, foi realizado o raleio das brotações, com a finalidade de ter-se uma única planta por vaso. Os vasos foram conduzidos com bom suprimento hídrico até as plantas atingirem o NAF de 15 a 17 folhas para o início dos experimentos (Figura 2D).

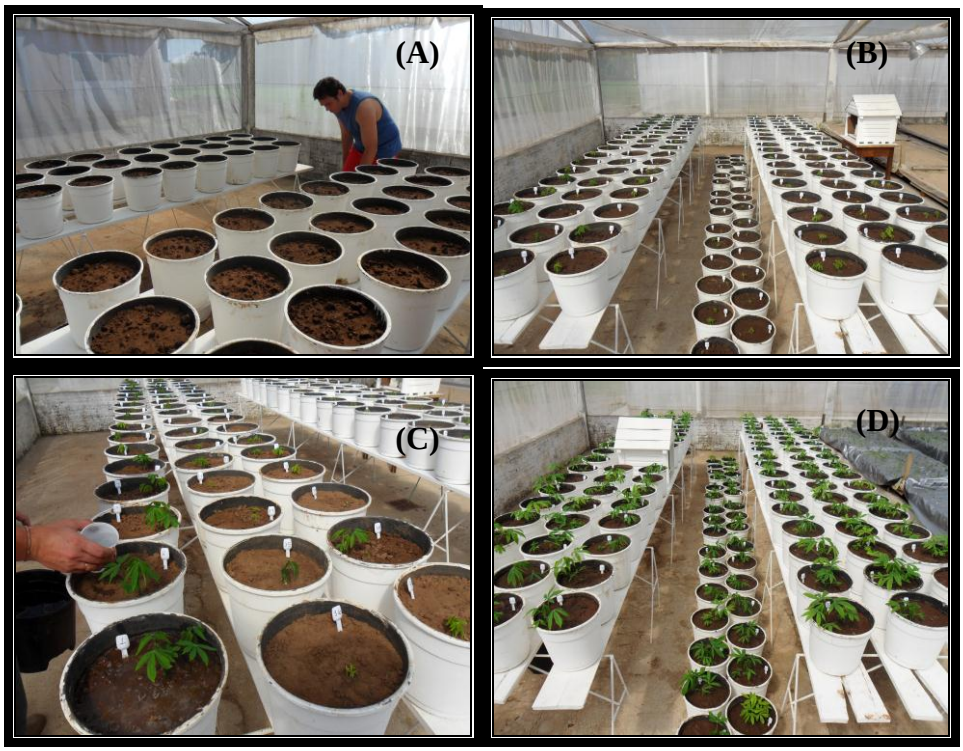

Figura 2 – Vista do plantio (A), da identificação (B), da emergência das plantas (C) e do estabelecimento das plantas nos vasos (D), antes da seleção de plantas, para o primeiro experimento. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Os tratamentos foram constituídos por um esquema Bifatorial com parcelas subdivididas no tempo, sendo quatro regimes hídricos subdivididos em dois períodos cada (P1 e P2), cujo início ocorreu em duas idades fisiológicas diferentes da planta de mandioca. Os regimes hídricos do solo, para os dois experimentos, foram: RH1, sem deficiência hídrica nos dois períodos (testemunha); RH2, com deficiência hídrica nos dois períodos (dois ciclos de secamento do solo); RH3, com um ciclo de secamento no P1, coincidindo com o primeiro ciclo de secamento do RH2; e RH4, com um ciclo de secamento no P2, coincidindo com o segundo ciclo de secamento do RH2. Os períodos com deficiência hídrica tiveram início, quando cessou a irrigação nos vasos, e final, quando a última planta (repetição do mesmo regime hídrico) atingiu TR ≤ 10%. Os períodos sem deficiência hídrica foram conduzidos em capacidade de campo (CC), com irrigação diária da quantidade de água transpirada pela planta, até quando a última planta com deficiência hídrica do experimento (no mesmo período) encerrou o seu ciclo de secamento (TR ≤ 10%). Os períodos iniciaram ao mesmo tempo para os quatro regimes hídricos do solo e o P2 teve início um dia após o encerramento do P1. A representação esquemática e a descrição dos quatro regimes hídricos do solo estão na figura 3 e tabela 2, respectivamente.

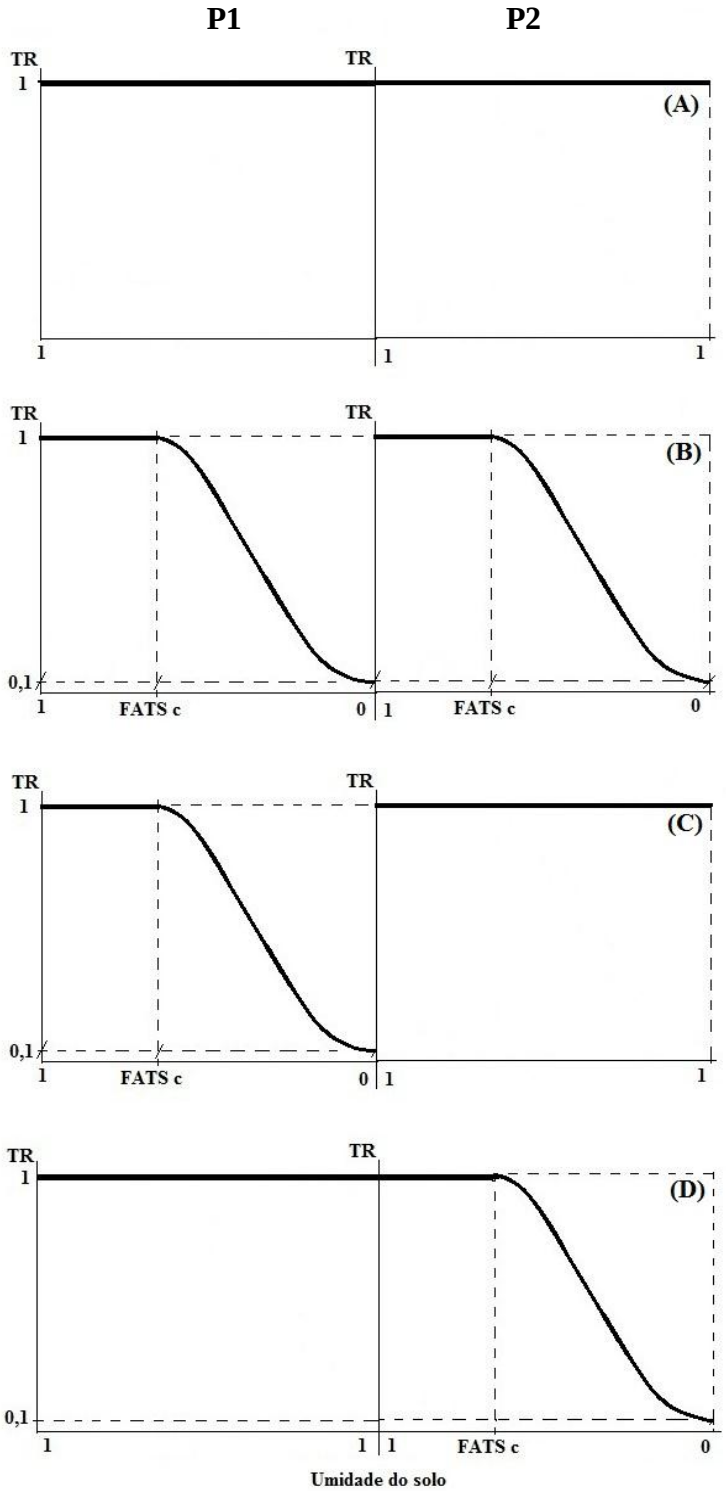

Figura 3 – Representação esquemática da evolução da transpiração relativa (TR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) no primeiro (P1) e segundo (P2) período para cada regime hídrico do solo nos experimentos: (A) RH1, sem deficiência hídrica no P1 e P2; (B) RH2, com deficiência hídrica no P1 e P2; (C) RH3, com deficiência hídrica no P1 e sem deficiência hídrica no P2; (D) RH4, sem deficiência hídrica no P1 e com deficiência hídrica no P2. Os períodos sem deficiência hídrica tiveram irrigação de 100% da transpiração diária e os períodos com deficiência hídrica não tiveram irrigação até a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Tabela 2 – Descrição dos tratamentos usados nos dois experimentos, considerando-se dois fatores: Regime hídrico (quatro níveis) e período (dois níveis). Santa Maria, RS, 2011/2012.

Regime hídrico	P1	P2
RH1	Com irrigação de 100% da TD	Com irrigação de 100% da TD
RH2	Sem irrigação até a TR ≤ 10%	Sem irrigação até a TR ≤ 10%
RH3	Sem irrigação até a TR ≤ 10%	Com irrigação de 100% da TD
RH4	Com irrigação de 100% da TD	Sem irrigação até a TR ≤ 10%

TD: Transpiração diária. TR: Transpiração relativa. Os períodos P1 e P2 foram determinados pelos momentos de início e fim dos ciclos de secamento do solo nos vasos sem irrigação até a TR ≤ 10%. O P2 tem início um dia após o término do P1.

No segundo experimento (EXP 2), as plantas do RH4 tiveram a reposição parcial das transpirações diárias (TD) acima de 250 ml durante o ciclo de secamento no P2, devido as altas transpirações resultantes da elevada demanda atmosférica e elevada área foliar das plantas. Com isso, buscou-se evitar o secamento muito rápido do solo nos vasos deste tratamento, conforme metodologia utilizada por Devi et al. (2009), em experimento com amendoim.

No primeiro experimento (EXP 1), foram plantados 136 vasos (Figura 2A), dos quais foram selecionados 70 vasos para o início do experimento, visando a seleção de plantas com número de folhas o mais uniforme possível. Destes 70 vasos, dividiu-se 10 plantas para determinação da massa seca inicial dos diferentes órgãos da planta (raízes, caule e folhas), 10 vasos (repetições) para cada regime hídrico (quatro) e, dos outros 20 vasos, 10 foram mantidos sem deficiência hídrica e 10 foram mantidos com deficiência hídrica para a obtenção da matéria seca dos diferentes órgãos após o término do P1.

No EXP 2, foram plantados 69 vasos e selecionados 51 vasos. Neste experimento, os regimes hídricos RH1 e RH3 tiveram 7 vasos e os regimes hídricos RH2 e RH4 tiveram 10 vasos. Três vasos foram usados para massa seca inicial do experimento e 14 vasos foram usados para determinação da massa seca no final do P1 (7 com deficiência hídrica e 7 sem deficiência hídrica). Nos dois experimentos, manteve-se 8 vasos selados e sem plantas com a finalidade de quantificar a perda de água por evaporação e assim reduzir o erro experimental, sendo que, em 4 vasos houve irrigação diária da perda por evaporação e, nos outros 4 vasos, não houve irrigação.

Um dia antes de iniciar os experimentos, foi realizada a saturação dos vasos com água e deixados para drenagem da água gravitacional até o próximo dia. Logo após a saturação, os vasos foram cobertos com filme plástico branco, para que a perda de água ocorresse via transpiração das plantas e que a perda por evaporação fosse minimizada. O tempo de drenagem dos vasos foi determinado anteriormente em quatro vasos preenchidos com solo da Unidade de Mapeamento de Santa Maria. A drenagem da água gravitacional cessou 26 horas depois da última saturação (Figura 4).

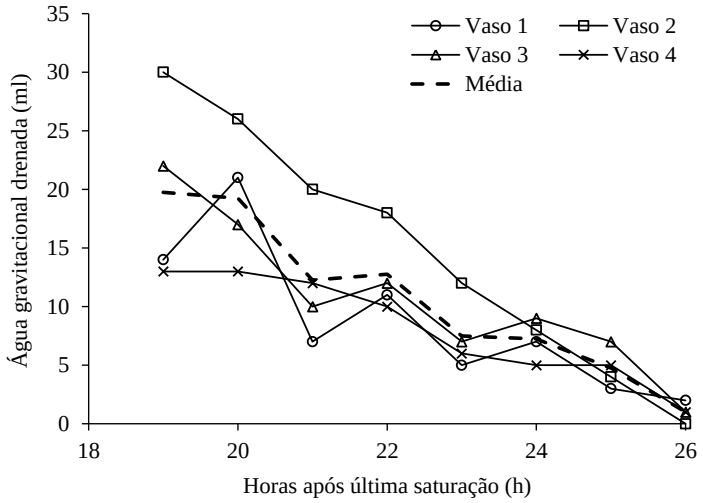

Figura 4 – Drenagem da água gravitacional de vasos selados e sem plantas com solo pertencente à Unidade de Mapeamento de Santa Maria, em função do tempo após a última saturação. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Baseado neste resultado, as saturações para os dois experimentos foram efetuadas de manhã (9 horas até 13 horas) e as pesagens iniciais dos vasos foram efetuadas às 17 horas do dia seguinte. Após o tempo de drenagem, foi determinada a massa inicial de todos os vasos, conforme preconizado pelo método (SINCLAIR; LUDLOW, 1986; LAGO et al., 2011; 2012), com balança de precisão de 5 g. Após o término do P1, que foi determinado pelos ciclos de secamento dos regimes hídricos RH2 e RH3 (Figura 5A), todos os vasos foram saturados e drenados por 26 horas, novamente. Após, obteve-se novas massas iniciais de cada vaso, dando início ao P2 (Figura 5B, 5C), que foi determinado pelos ciclos de secamento dos regimes hídricos RH2 e RH4 (Figura 5C).

Figura 5 – Vista das plantas sem deficiência hídrica dos regimes hídricos RH1 e RH4 e com deficiência hídrica dos regimes hídricos RH2 e RH3, em um momento do primeiro período (P1) (A), de duas plantas sem deficiência hídrica, em um momento do segundo período (P2) do RH1 e do RH3 (B) e de duas plantas com deficiência hídrica do RH4 e do RH2 em um momento do P2 (C). As duas vistas do P2 foram capturadas no mesmo dia. Santa Maria, RS, 2011/2012.

As medidas e observações dos experimentos foram efetuadas logo após a pesagem dos vasos (depois das 17 horas), onde as plantas se encontravam sob o efeito do estresse hídrico

causado pelas variáveis meteorológicas do dia e condições hídricas do solo. Durante os experimentos, foi observada diariamente a temperatura mínima (Tmin) e máxima (Tmax) do ar com termômetro de mínima de álcool e termômetro de máxima de mercúrio (Figura 6A), respectivamente.

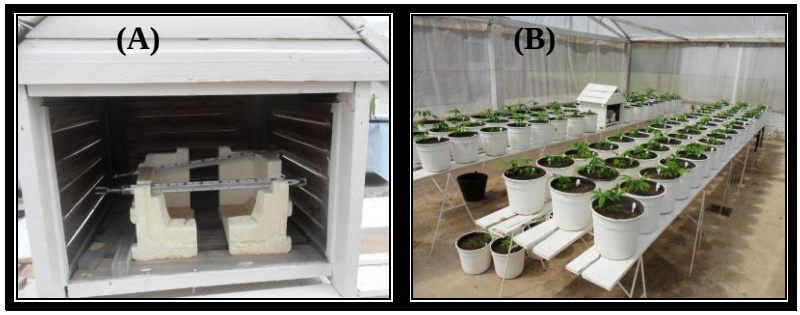

Figura 6 – Vista dos termômetros de máxima e de mínima no interior do mini-abrigo meteorológico (A) e do mini-abrigo meteorológico junto aos vasos nas bancadas antes da seleção de plantas (B). Santa Maria, RS, 2011/2012.

Os termômetros foram instalados no interior de um mini-abrigo meteorológico localizado sobre a bancada onde ficavam os vasos no centro do abrigo telado (Figura 6B). Também foram utilizados dados de temperatura do bulbo seco e do bulbo úmido, às 15 horas, e a insolação diária provenientes da estação convencional do 8º DISME/INMET, localizada a aproximadamente 300 m do local do experimento. Com estes dados foram calculadas as variáveis déficit de pressão de vapor do ar (DPV) às 15 horas e a densidade de fluxo de radiação solar global incidente diária (Rg). Optou-se pelo DPV às 15 horas, por ser próximo ao momento com maior demanda evaporativa do ar ao longo do dia. Como os experimentos foram realizados sob cobertura plástica, multiplicou-se os valores diários de Rg por 0,8, ou seja, considerou-se 80% de transmissividade da radiação solar global pelo polietileno (BURIOL et al., 1995).

O conteúdo de água no solo foi representado pela Fração de Água Transpirável do Solo (FATS), metodologia proposta por Sinclair e Ludlow (1986). A FATS foi determinada no final de cada experimento para cada vaso, através da equação (1):

$$FATS = \frac{MCD_d - MCD_f}{MCD_i - MCD_f} \qquad (1)$$

em que “MCD” é a massa do vaso com deficiência hídrica, “d” é o dia no qual a MCD se refere, “i” é o dia da primeira pesagem após a saturação do vaso e “f” é o dia em que a planta atingiu TR menor ou igual a 10%. A FATS foi calculada diariamente para todos os vasos dos regimes hídricos RH2, RH3 e RH4 nos períodos com deficiência hídrica.

A transpiração relativa (TR), que representa a TD das plantas com deficiência hídrica em relação à das plantas sem deficiência hídrica (transpiração máxima), foi calculada segundo a metodologia de Sinclair e Ludlow (1986), pela equação (2):

$$TR = \frac{MCD_d - MCD_{d-1}}{\left[\sum(MSD_d - MSD_i)\right] / n} \qquad (2)$$

em que “MCD” é a massa do vaso com deficiência hídrica, “MSD” é a massa do vaso sem deficiência hídrica (RH1), “d” é o dia no qual as massas dos vasos (MCD e MSD) se referem, “i” é o dia da primeira pesagem após a saturação dos vasos e “n” é o número de vasos do RH1. A TR foi calculada diariamente para todos os vasos dos regimes hídricos RH2, RH3 e RH4, nos períodos com deficiência hídrica. Conforme a metodologia de Sinclair e Ludlow (1986), os ciclos de secamento do solo foram finalizados quando a TR das plantas com deficiência hídrica atingiu o limite de 10% da TR das plantas sem deficiência hídrica, ou seja, $TR \leq 0{,}1$. Para o segundo ciclo de secamento do solo do RH2, a TR também foi calculada usando como denominador a média das transpirações diárias das plantas do RH3. Segundo Silva et al. (2004), também foi calculado o coeficiente de transpiração (CT) que é um indicativo da eficiência do uso da água pela planta. O CT foi calculado pela equação (3):

$$CT = \frac{TA}{MS_f - MS_i} \qquad (3)$$

Em que “TA” é a transpiração acumulada pela planta, “MS_f” é a biomassa seca final da planta e “MS_i” é a biomassa seca inicial da planta. O CT foi calculado, em litros por kilograma ($L.kg^{-1}$), para cada planta após o final de cada período. O acúmulo de biomassa seca de plantas no P1 foi determinado pela diferença da massa seca das plantas extraídas, no final do P1, pela média das massas secas das plantas extraídas no início do experimento (dia da saturação dos vasos). Já, o acúmulo de biomassa seca de plantas no P2 foi determinado pela diferença da massa seca das plantas dos regimes hídricos, no final do P2, pela média das massas secas das plantas extraídas no final do P1. A biomassa seca de parte aérea (folhas, pecíolos e caule) e raízes foi quantificada separadamente. A variável de transpiração

acumulada (TA) das plantas foi quantificada pela soma das transpirações diárias, dentro de cada período.

As variáveis de crescimento medidas foram a estatura das plantas no início e final de cada período e o comprimento do maior lóbulo diário de todas as folhas verdes visíveis das plantas. A estatura foi medida a partir do nível do solo no vaso até o meristema apical da planta. O comprimento do maior lóbulo foi medido do ponto de inserção do pecíolo no limbo foliar até a ponta verde do maior lóbulo da folha. As variáveis de desenvolvimento observadas nas plantas dos regimes hídricos foram o número acumulado de folhas (NAF) e senescência foliar de cada planta no início e final de cada período. Uma folha foi considerada visível quando um dos lóbulos da folha estivesse totalmente aberto (SCHONS et al., 2007).

Através destes dados coletados durante os experimentos, foram calculados os resultados de crescimento em estatura (CE), número de folhas emitidas (NFE) e número de folhas senescidas (NFS) pela diferença das variáveis no início e final de cada período em cada regime hídrico. A área de cada folha foi calculada pela equação (4):

$$Y = 0{,}1774\,(X)^{2{,}4539} \qquad (4)$$

em que, “Y” é a área de cada folha (cm^2) e “X” é o comprimento do maior lóbulo de cada folha (cm). Os coeficientes 0,1774 e 2,4539 da equação (4) foram previamente determinados, para a variedade Fepagro RS 13, usando-se 40 folhas de diferentes extratos de plantas cultivadas a campo, as quais foram escaneadas e medido o comprimento do maior lóbulo. A área de cada folha foi estimada com o software Quant v102. O ajuste dos dados de área (Y) versus comprimento do lóbulo (X) à função potência foi com $R^2 = 0{,}9644$. A AF diária de cada planta foi obtida pelo somatório das áreas de todas as folhas verdes da planta.

De forma similar à estimativa da TR, calculou-se o crescimento foliar relativo (CFR), que representa o crescimento foliar diário das plantas com deficiência hídrica em relação ao das plantas sem deficiência hídrica (Lecour; Sinclair, 1996), pela equação (5):

$$CFR = \frac{AFCD_d - AFCD_{d-1}}{\sum(AFSD_d - AFSD_i) / n} \qquad (5)$$

Em que “AFCD” é a área foliar da planta com deficiência hídrica, “AFSD” é a área foliar da planta sem deficiência hídrica (RH1), “d” é o dia no qual as áreas foliares das plantas (AFCD e AFSD) se referem, “i” é o dia da primeira medida após a saturação dos vasos e “n” é o

número de vasos do RH1. O CFR foi calculado diariamente para todos os vasos dos regimes hídricos RH2, RH3 e RH4, nos períodos com deficiência hídrica. Para o segundo ciclo de secamento do solo do RH2, o CFR também foi calculado usando como denominador a média dos acréscimos foliares diários das plantas do RH3.

Também, calculou-se o crescimento foliar acumulado (CFA) pelo somatório dos acréscimos foliares diários das plantas durante em cada período de cada regime hídrico do solo. Os dados de TR e CFR em função da FATS foram ajustados pela equação logística (6) (SINCLAIR; LUDLOW, 1986; LECOEUR; SINCLAIR, 1996; BINDI et al., 2005):

$$Y = 1 / \{1 + EXP [- a (X - b)]\} \qquad (6)$$

Em que, “Y” é a TR ou o CFR, “X” é a FATS e “a” e “b” são parâmetros, que foram estimados pelo programa estatístico SAS (Statistical Analysis System) usando o procedimento PROC NLIN e o método de Marquhard. A FATS crítica (FATSc), que implica no início do fechamento estomático na relação TR x FATS e no início da penalização do crescimento foliar na relação CFR x FATS, foi calculada para uma TR ou CFR de 0,95 (LAGO et al., 2011; 2012). A resolução da equação logística (6) encontra-se na equação (7):

$$FATS_c = b – \ln (0,0526) / a \qquad (7)$$

A variabilidade nas variáveis TR e CFR normalizadas pelas equações (1) e (2), resultante da diferença do NAF nas plantas do mesmo regime hídrico, foi minimizada pela utilização de uma segunda normalização também preconizada por Sinclair & Ludlow (1986). Segundo os autores, a TR e o CFR das plantas se aproximam de 1 ao dividi-los pela média das TR e dos CFR com FATS maior ou igual a 0,50 (SINCLAIR; LUDLOW, 1986; LECOUR; SINCLAIR, 1996; RAY; SINCLAIR, 1997; LAGO et al., 2011; 2012).

Portanto, a análise estatística das variáveis foi realizada por um esquema Bifatorial com parcelas subdivididas no tempo, sendo quatro parcelas principais (RH1, RH2, RH3 e RH4) e duas subparcelas (P1 e P2), para NFE, NFS, CE, CFA, TD, TA, CT e acúmulo de biomassa seca da parte aérea, raízes e total da planta de mandioca. A análise estatística para as variáveis de FATSc, para TR e para CFR, foi realizada por um esquema Unifatorial, comparando apenas os ciclos de secamento do solo. Todas as médias foram testadas por Tukey à 5% de probabilidade de erro, através do programa estatístico SAS.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As plantas do EXP 2 iniciaram os períodos com maior NAF médio do que no EXP1, além de também apresentarem maior variação de NAF dentro de um mesmo regime hídrico (Tabela 3). Como o plantio do EXP 2 foi mais tardio do que o EXP 1, saindo do período indicado para a cultura da mandioca no Rio Grande do Sul (setembro à outubro), houve problemas com a deterioração e brotações de ramas que vinham sendo armazenadas desde a colheita da safra 2010/2011.

A indução da brotação das gemas nas ramas é um fator que impede o plantio mais tardio no Estado, devido à elevação da temperatura média do ar após o início da primavera. Segundo Keating e Evenson (1979), as ramas manifestam brotações com temperaturas médias do ar entre 17 ^{o}C e 37 ^{o}C, sendo a faixa ótima para brotação entre 28,5 ^{o}C e 30 ^{o}C. Portanto, como os períodos experimentais seriam de curta duração, com uma rotina intensiva de medições e observações diárias, optou-se por conduzir os dois experimentos na mesma estação de crescimento, a fim de evitar maior variabilidade do DPV, que é a principal variável meteorológica que comanda a transpiração das plantas.

Tabela 3 – Número acumulado de folhas na haste principal (média e faixa de variação) no início do primeiro (P1) e segundo (P2) período para cada regime hídrico do solo, em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Santa Maria, RS, 2011/2012.

Experimento	Regime hídrico	Períodos	
		P1	P2
EXP 1	RH1	15 (13 – 16)	21 (19 – 23)
	RH2	14 (12 – 17)	17 (16 – 19)
	RH3	15 (13 – 15)	17 (16 – 18)
	RH4	15 (13 – 16)	21 (18 – 22)
EXP 2	RH1	17 (15 – 19)	24 (23 – 26)
	RH2	17 (13 – 20)	19 (17 – 22)
	RH3	17 (15 – 19)	20 (18 – 22)
	RH4	17 (13 – 21)	23 (20 – 28)

A temperatura média diária do ar foi de 27,8 ^{o}C e 31,8 ^{o}C no P1 e de 28,3 ^{o}C e 32,3 ^{o}C no P2, para o EXP 1 e o EXP 2, respectivamente (Figura 7A). A Rg foi de 15,9 $MJ.m^{-2}.dia^{-1}$ e 16,7 $MJ.m^{-2}.dia^{-1}$ no P1 e de 17,0 $MJ.m^{-2}.dia^{-1}$ e 14,5 $MJ.m^{-2}.dia^{-1}$ no P2, para o EXP 1 e o EXP 2, respectivamente (Figura 7B). O DPV foi de 2,4 kPa e 2,8 kPa no P1 e de 2,4 kPa e 2,3 kPa no P2, para o EXP 1 e EXP 2, respectivamente (Figura 7C).

Dentre as variáveis meteorológicas, a temperatura do ar foi aquela que apresentou maior variação entre os dois experimentos, com maiores valores no EXP 2 (Figura 7A). Segundo Irikura et al. (1979), a senescência é acelerada a partir de 28 ^{o}C. Com isso, o CFA pode ter sido influenciado pelas elevadas temperaturas do ar dentro do abrigo-telado no EXP 2, devido ao maior NFS verificado em plantas bem hidratadas durante o P1 do RH1 e do RH4 (Tabela 4). Caso específico deste trabalho, o RH4 teve maior NFS no P2 do EXP 2 (Tabela 4), também devido ao maior tempo de exposição das plantas ao estresse hídrico em relação ao P2 do EXP 1, que é resultado da reposição parcial das transpirações diárias neste regime hídrico.

A taxa de transpiração e a difusão de CO_2 nos estômatos das plantas de mandioca podem decair com DPV entre 1,5 kPa e 2,0 kPa, devido ao eficiente controle do fechamento estomático que reduz a condutância estomática (EL-SHARKAWY; COCK, 1990; EL-SHARKAWY, 1993). Durante os experimentos, 86% (25/29) e 83% (29/35) dos dias ficaram acima de 1,5 kPa no EXP 1 e EXP 2, respectivamente, sendo 14 % dos dias no EXP 1 e 20% dos dias no EXP 2, com DPV acima de 3,5 kPa (Figura 7C). Limite no qual, as plantas de mandioca podem reduzir em 85% e 86% as taxas de fotossíntese e condutância foliar de vapor da água, respectivamente (EL-SHARKAWY et al., 1985).

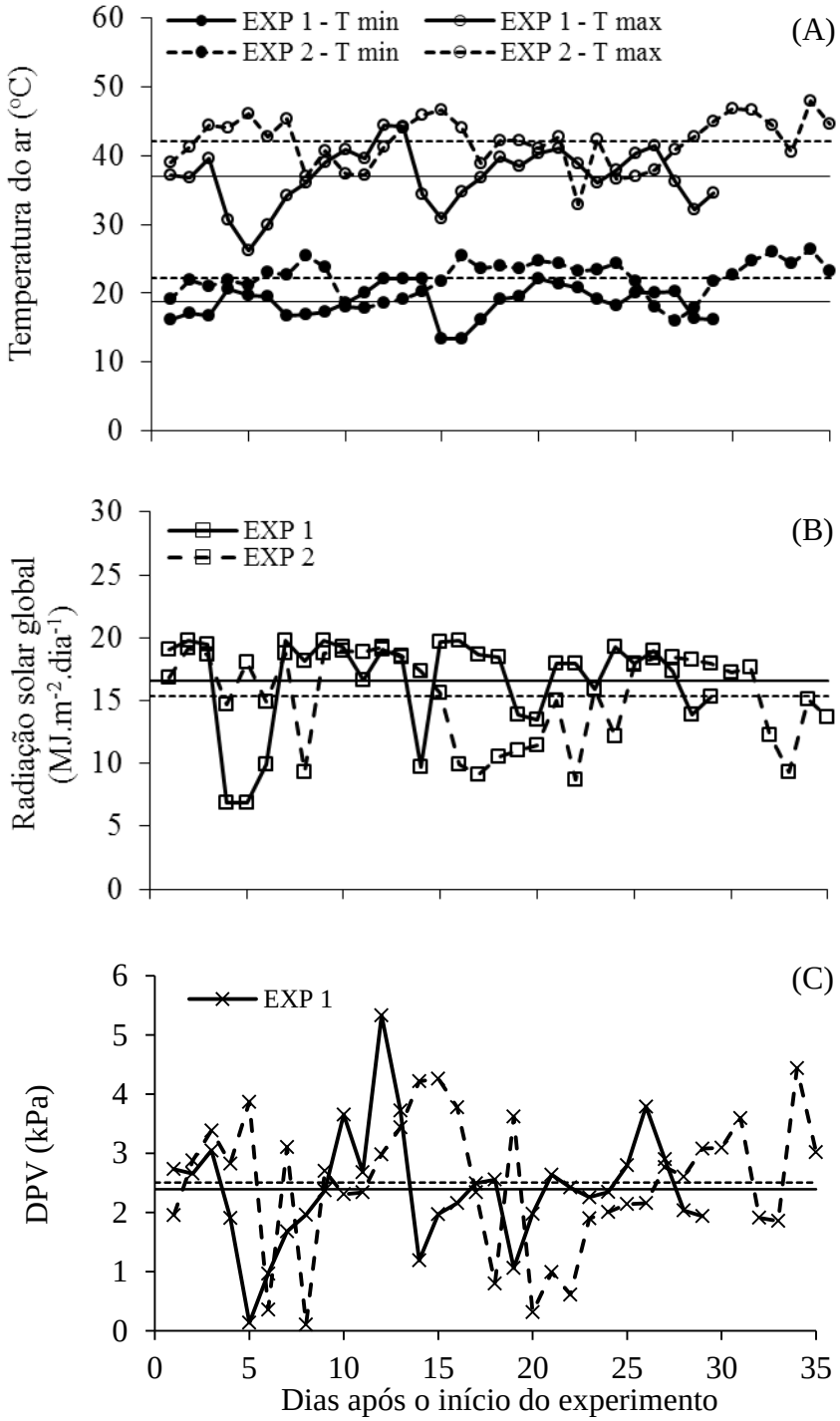

Figura 7 – Temperatura mínima (Tmin) e máxima (Tmax) diária do ar (A), densidade de fluxo de radiação solar global diária incidente (B) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV) diário às 15h (C), durante os dois experimentos. O Experimento 1 (EXP 1) foi conduzido de 17/11/2011 a 15/12/2011, com os primeiros 14 dias sendo o primeiro período, e o Experimento 2 (EXP 2) foi conduzido de 17/01/2012 a 20/02/2012, com os primeiros 16 dias sendo o primeiro período. As linhas horizontais em cada painel representam as médias das variáveis meteorológicas em cada experimento (linha contínua = EXP 1 e linha tracejada = EXP 2). Santa Maria, RS, 2011/2012.

Tabela 4 – Número médio de folhas emitidas, número médio de folhas senescidas, crescimento médio em estatura e crescimento foliar acumulado médio durante o primeiro (P1) e segundo (P2) período para cada regime hídrico, em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2): RH1, sem deficiência hídrica no P1 e P2; RH2, com deficiência hídrica no P1 e P2; RH3, com deficiência hídrica no P1 e sem deficiência hídrica no P2; RH4, sem deficiência hídrica no P1 e com deficiência hídrica no P2. Os períodos sem deficiência hídrica tiveram irrigação de 100% da transpiração diária e os períodos com deficiência hídrica não tiveram irrigação até a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Regime hídrico	EXP 1				EXP 2			
	Período		MÉDIA	CV (%)	Período		MÉDIA	CV (%)
	P1	P2			P1	P2		
	NFE – Número médio de folhas emitidas							
RH1	5,8 a[1]A[2]	5,7 aA	5,8	9,79	6,6 aA	4,9 bB	5,7	14,79
RH2	3,1 aB	3,5 aB	3,3	24,11	3,0 aB	3,4 aC	3,2	33,26
RH3	3,0 bB	5,1 aA	3,3	15,29	3,0 bB	6,0 aA	4,5	14,05
RH4	6,2 aA	1,8 bC	4,0	22,97	6,3 aA	2,4 bC	4,4	24,02
MÉDIA	4,5	3,7			4,7	4,2		
CV (%)	15,67	19,02			22,74	17,78		
	NFS – Número médio de folhas senescidas							
RH1	0,0 aB	0,0 aB	0,0	0,00	1,3 aB	0,0 bB	0,6	58,15
RH2	3,1 aA	0,0 bB	0,0	54,09	4,6 aA	0,9 bB	2,7	50,98
RH3	4,5 aA	0,0 bB	2,3	56,86	4,5 aA	0,2 bB	2,3	26,15
RH4	0,3 aB	0,9 aA	0,5	49,24	1,6 aB	3,9 aA	2,7	59,80
MÉDIA	1,6	0,2			3,0	1,2		
CV (%)	51,91	39,03			43,81	52,39		
	CE – Crescimento médio em estatura (cm)							
RH1	8,3 aA	7,1 aA	7,7	20,29	5,4 aA	6,7 aA	5,8	28,13
RH2	3,9 aB	2,3 bB	3,1	48,51	3,1 aB	3,1 aB	3,1	29,35
RH3	4,4 aB	5,5 aA	3,3	24,05	3,3 bB	6,0 aA	5,0	24,46
RH4	8,3 aA	1,7 bB	5,0	43,25	5,6 aA	2,1 bB	3,8	23,80
MÉDIA	6,2	3,3			4,3	4,6		
CV (%)	29,57	35,91			30,66	23,64		
	CFA – Crescimento foliar acumulado médio (cm^2)							
RH1	367 aA	431 aA	398	23,21	182 aA	231 aA	207	30,01
RH2	133 aB	140 aC	137	19,46	66 bB	114 aB	90	28,29
RH3	141 bB	237 aB	141	29,51	69 bB	223 aA	146	44,55
RH4	367 aA	107 bC	237	41,50	230 aA	85 bB	158	30,55
MÉDIA	252	205			137	164		
CV (%)	36,39	21,76			39,26	31,36		

[1]Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, dentro da mesma variável de um experimento, não diferem entre si. [2]Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, dentro de cada variável, não diferem entre si. Todas as médias foram testadas por Tukey, a 5 % de probabilidade de erro.

Para as variáveis morfológicas de crescimento e desenvolvimento e as variáveis fisiológicas da planta (Tabelas 4, 5, 6), a análise estatística indicou interação significativa entre regimes hídricos e períodos, com a exceção do acúmulo de biomassa seca nas raízes no EXP 1 (Tabela 5) e do CT no EXP 2 (Tabela 6). No P1, as variáveis das tabelas 4, 5 e 6 foram maiores nas plantas sem deficiência hídrica (RH1 e RH4) e menores nas plantas com deficiência hídrica (RH2 e RH3), com a exceção do NFS, que foi maior nas plantas com deficiência hídrica (Tabela 4).

Os regimes hídricos com mesma condição hídrica não apresentaram diferença significativa e os regimes hídricos com condições hídricas distintas apresentaram diferença significativa, para as variáveis NFE, NFS, CE, CFA (Tabela 4); acúmulo de biomassa seca na parte aérea e total da planta de mandioca (Tabela 5); TD, TA e CT (Tabela 6) no P1 dos dois experimentos. O acúmulo de biomassa seca nas raízes (Tabela 5) nos dois experimentos e o CT no EXP 2 não apresentaram diferença significativa entre plantas com condições hídricas distintas (Tabela 6), apesar das plantas manifestarem a mesma tendência das outras variáveis. Em trabalho realizado por Lago et al. (2011), foi encontrado diferença significativa para número de folhas, estatura, área foliar e biomassa seca aérea, radicular e total finais, entre tratamentos com e sem deficiência hídrica no solo, em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, o que está de acordo com os resultados encontrados no P1 das tabelas 4, 5 e 6.

Durante o P2, os CT dos quatro regimes hídricos não apresentaram diferença significativa em ambos os experimentos (Tabela 6), o que indica que a eficiência do uso da água não se diferenciou significativamente. Porém, é necessário destacar os altos coeficientes de variação (CV) para as variáveis de acúmulo de biomassa seca e CT, que foram estimadas a partir de médias de plantas com tamanhos heterogêneos, principalmente no EXP 2. Os acúmulos de biomassa seca e TA do RH1 e RH3 foram maiores no P2 do EXP 2, por ter quatro dias a mais com as plantas submetidas a ótimas condições hídricas do solo, do que o P2 do EXP 1. Também, no EXP 2, duas plantas do RH1 apresentaram início de acumulação de amido em algumas raízes, o que elevou a média da biomassa seca de raízes em relação aos demais regimes hídricos.

Tabela 5 – Acúmulo de biomassa seca média na parte aérea, raízes e total da planta de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, durante o primeiro (P1) e segundo (P2) período de cada regime hídrico, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2): RH1, sem deficiência hídrica no P1 e P2; RH2, com deficiência hídrica no P1 e P2; RH3, com deficiência hídrica no P1 e sem deficiência hídrica no P2; RH4, sem deficiência hídrica no P1 e com deficiência hídrica no P2. Os períodos sem deficiência hídrica tiveram irrigação de 100% da transpiração diária e os períodos com deficiência hídrica não tiveram irrigação até a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Regime hídrico	EXP 1				EXP 2			
	Período		MÉDIA	CV (%)	Período		MÉDIA	CV (%)
	P1	P2			P1	P2		
	Acúmulo médio de biomassa seca na parte aérea: caule, pecíolo e folhas (g)							
RH1	3,47 b[1]A[2]	5,99 aA	4,73	22,57	3,45 bA	7,64 aA	5,50	41,93
RH2	1,53 aB	1,51 aB	1,53	29,68	1,84 aB	0,62 bC	1,24	33,76
RH3	1,53 aB	1,98 aB	1,76	52,68	1,84 bB	4,22 aB	3,04	26,56
RH4	3,47 aA	0,87 bB	2,17	51,55	3,45 aA	0,48 bC	1,98	26,04
MÉDIA	2,51	2,59			2,67	3,24		
CV (%)	40,78	35,76			27,58	56,35		
	Acúmulo médio de biomassa seca nas raízes (g)							
RH1	0,74	0,90	0,84 A		1,10 bA	5,00 aA	3,05	51,96
RH2	0,35	0,50	0,37 B		0,50 aA	0,92 aB	0,77	55,27
RH3	0,35	0,43	0,40 B		0,50 bA	2,30 aB	1,40	18,25
RH4	0,74	0,28	0,47 B		1,10 aA	0,93 aB	1,00	53,9
MÉDIA	0,54 a	0,50 a			0,83	2,25		
CV (%)				52,38	52,56	48,85		
	Acúmulo médio de biomassa seca total da planta (g)							
RH1	4,21 bA	6,89 aA	5,55	22,32	4,57 bA	12,63 aA	8,60	47,70
RH2	1,89 aB	1,89 aB	1,89	29,46	2,34 aB	1,54 aC	1,95	47,47
RH3	1,89 aB	2,41 aB	2,15	51,42	2,34 bB	6,51 aB	4,43	21,88
RH4	4,21 aA	1,15 bB	2,68	52,13	4,57 aA	1,42 bC	2,99	30,40
MÉDIA	3,05	3,08			3,47	5,55		
CV (%)	40,58	35,63			27,50	45,71		

[1]Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, dentro da mesma variável de um experimento, não diferem entre si. [2]Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, dentro de cada variável, não diferem entre si. Todas as médias foram testadas por Tukey, a 5 % de probabilidade de erro.

Tabela 6 – Transpiração média diária e acumulada e coeficiente de transpiração médio de plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, durante o primeiro (P1) e segundo (P2) período de cada regime hídrico, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2): RH1, sem deficiência hídrica no P1 e P2; RH2, com deficiência hídrica no P1 e P2; RH3, com deficiência hídrica no P1 e sem deficiência hídrica no P2; RH4, sem deficiência hídrica no P1 e com deficiência hídrica no P2. Os períodos sem deficiência hídrica tiveram irrigação de 100% da transpiração diária e os períodos com deficiência hídrica não tiveram irrigação até a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012.

TRAT	EXP 1				EXP 2			
	Período		MÉDIA	CV (%)	Período		MÉDIA	CV (%)
	P1	P2			P1	P2		
	TD – Transpiração diária média (ml.dia^{-1}.planta^{-1})							
RH1	249 b[1]A[2]	433 aA	341	17,74	273 aA	320 aA	295	33,82
RH2	114 aB	136 aB	125	22,14	109 aB	110 aB	110	15,41
RH3	115 aB	132 aB	124	45,36	124 bB	192 aB	163	14,97
RH4	231 aA	179 bB	205	19,51	271 aA	142 bB	207	31,21
MÉDIA	177	221			194	190		
CV (%)	19,94	26,23			36,44	31,83		
	TA – Transpiração acumulada média (ml.planta^{-1})							
RH1	3236 bA	5629 aA	4432	17,73	4091 aA	5759 aA	4487	32,38
RH2	1275 aB	1301 aB	1288	5,48	1321 aB	1367 aC	1344	11,96
RH3	1219 aB	1717 aB	1260	49,61	1338 bB	3427 aB	2383	9,19
RH4	3003 aA	1188 bB	2095	24,67	4067 aA	1423 bC	2745	34,52
MÉDIA	2183	2355			2704	2995		
CV (%)	20,84	28,73			38,31	27,30		
	CT – Coeficiente de transpiração médio (L.kg^{-1})							
RH1	989 aA	878 aA	939	22,26	894	801	858 A	
RH2	642 aB	884 aA	763	40,81	759	770	764 A	
RH3	612 aB	683 aA	748	19,76	769	529	662 A	
RH4	864 aA	657 aA	760	22,34	922	782	852 A	
MÉDIA	782	826			833 a	727 a		
CV (%)	19,82	35,13						36,87

[1]Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha, dentro de uma mesma variável de um experimento, não diferem entre si. [2]Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, dentro de cada variável, não diferem entre si. Todas as médias foram testadas por Tukey, a 5 % de probabilidade de erro.

Ao comparar o P2 do RH3 com o do RH1, as variáveis morfológicas NFE, NFS e CE no EXP 1 e NFS, CE e CFA no EXP 2 (Tabela 4) não diferiram significativamente. No entanto, o RH3 apresentou maior NFE do que o RH1 (Tabela 4) no P2 do EXP 2. O acúmulo de biomassa seca nos diferentes compartimentos da planta (Tabela 5), a TD e a TA (Tabela

6) foram menores no P2 do RH3 em relação ao RH1, com diferença significativa nos dois experimentos.

O RH2 teve menor NFE, CE e CFA no P2 em relação ao RH3 (Tabela 4), com diferença estatística em ambos os experimentos. A restrição no CFA do RH2 foi devido ao menor NFE e crescimento foliar diário das plantas, durante o P2. No EXP 1, não houve diferença entre o RH2 e o RH3 no P2 para nenhum compartimento da biomassa seca acumulada. Porém, no EXP 2, o acúmulo de biomassa seca da parte aérea e total da planta foi menor, com diferença significativa, e o acumulo de biomassa seca nas raízes foi menor, sem diferença significativa no P2 do RH2, em relação ao RH3 (Tabela 5). Na tabela 6, as variáveis também não apresentaram diferença na análise estatística entre o RH2 e o RH3 no P2, com a exceção da TA que foi menor no RH2 do EXP 2.

O RH2 teve o NFE e o CFA pouco maiores no P2 em relação ao seu P1, apresentando diferença significativa no CFA do EXP 2. Já, o CE foi significativamente menor no P2 do RH2 no EXP 1 (Tabela 4), em relação ao seu P1. O NFS apresentou uma drástica redução no P2 do RH2 em comparação com o P1 (Tabela 4), com diferença significativa nos dois experimentos. Com este resultado, é possível destacar que a senescência foliar não atuou como mecanismo fisiológico no segundo ciclo de secamento do solo. Os compartimentos do acúmulo de biomassa seca (Tabela 5), a TD e a TA (Tabela 6) não diferiram significativamente entre os dois períodos do RH2, com a exceção da biomassa seca acumulada na parte aérea do EXP 2, que teve maior acúmulo durante o P1.

As variáveis NFE, CE e CFA do RH2 foram pouco maiores do que as do RH4 no P2, havendo diferença significativa apenas no NFE do EXP 1, e o NFS foi menor no RH2 em relação ao RH4 nos dois experimentos, com diferença significativa (Tabela 4). Os acúmulos de biomassa seca nos diferentes compartimentos da planta (Tabela 5), a TD, a TA e o CT (Tabela 6) não apresentaram diferença significativa durante o P2 do RH2 e do RH4.

Durante o P1, o ponto de declínio do CFR e da TR do RH2 está indicado pela FATSc de 0,38 e 0,34 para CFR no EXP 1 e EXP 2, respectivamente (Figuras 8A, 8B), e de 0,28 para TR em ambos os experimentos (Figuras 9A, 9B) e a FATSc do RH3 foi de 0,38 para CFR em ambos os experimentos (Figura 8E, 8F), e de 0,25 e 0,27 para TR no EXP 1 e EXP 2, respectivamente (Figura 9E, 9F). Durante o P2, a FATSc do RH2 foi de 0,09 e 0,10 para o CFR e 0,13 e 0,14 para a TR no EXP 1 e EXP 2, respectivamente (Figura 8C, 8D, 9C, 9D) e a FATSc do RH4 foi de 0,31 e 0,43 para o CFR e de 0,25 e 0,31 para TR no EXP 1 e EXP 2, respectivamente (Figura 8G, 8H, 9G, 9H).

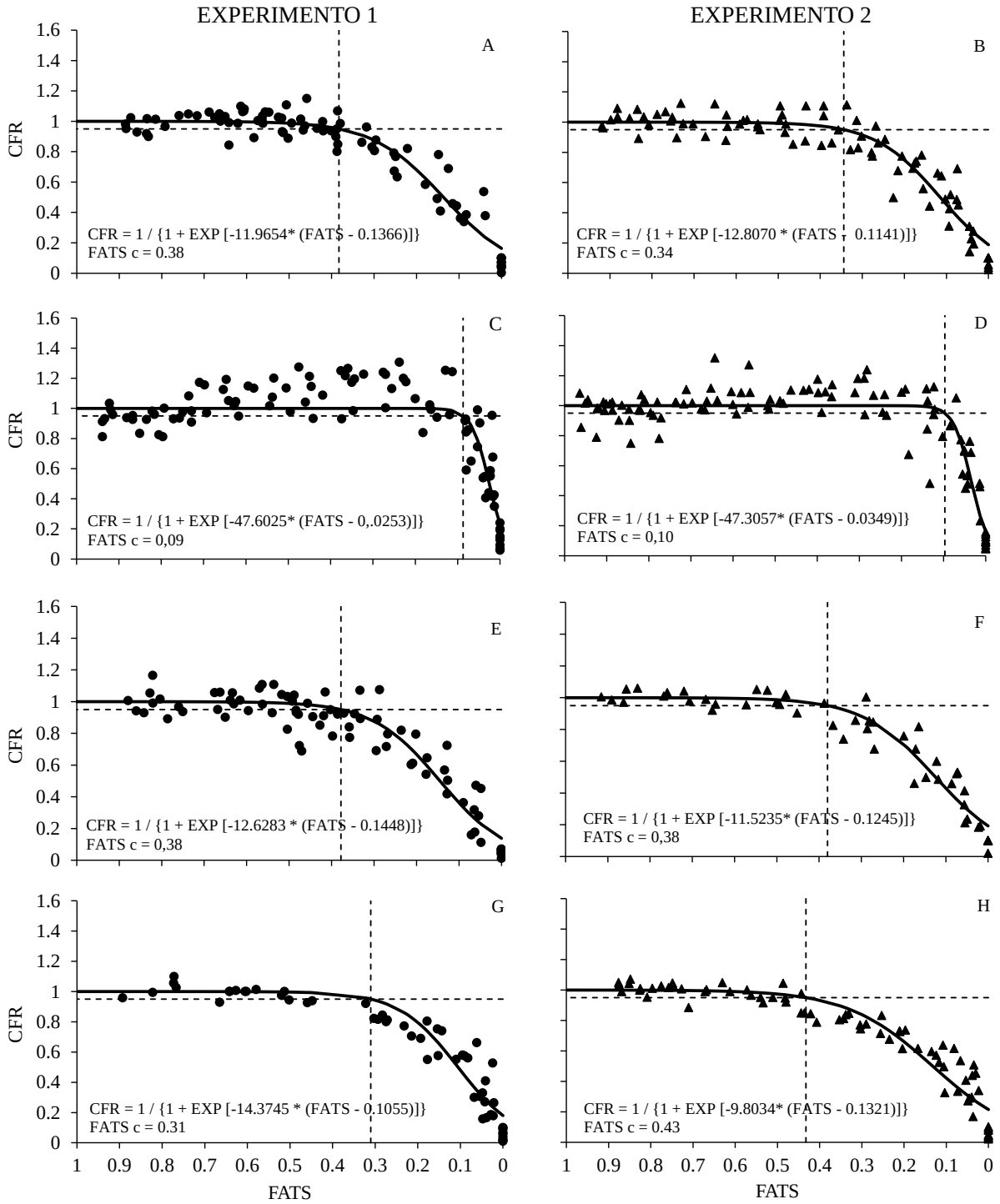

Figura 8 – Crescimento foliar relativo (CFR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, para o experimento 1 (círculo) e experimento 2 (triângulo): (A,B) primeiro ciclo de secamento do RH2, (C,D) segundo ciclo de secamento do RH2, (E,F) ciclo de secamento do RH3 e (G,H) ciclo de secamento do RH4. Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc se deu quando o CFR ≤ 10%. A curva plotada em cada painel é a equação logística e a intersecção das duas linhas tracejadas é a FATS crítica (FATSc). Santa Maria, RS, 2011/2012.

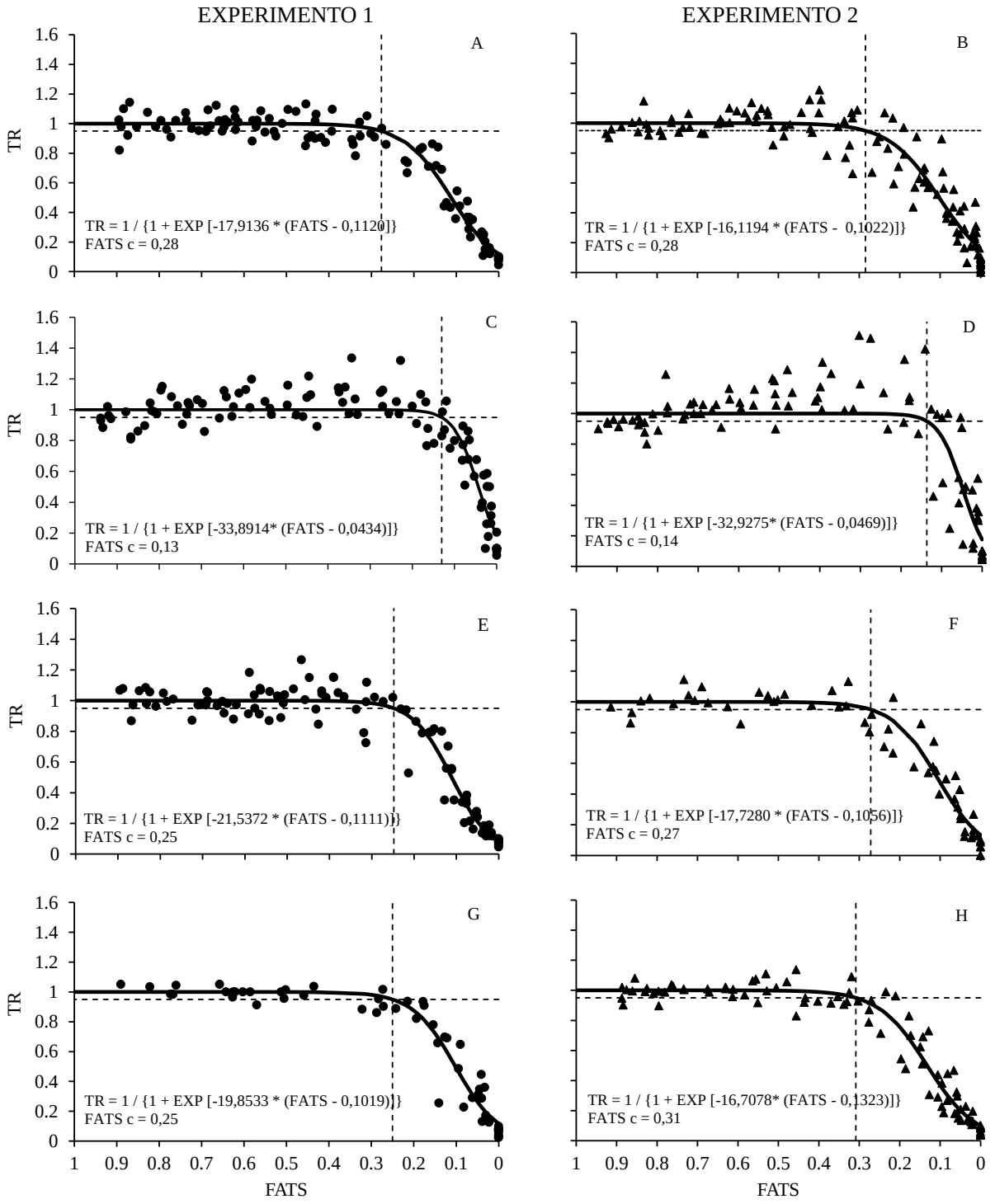

Figura 9 – Transpiração relativa (TR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, para o experimento 1 (círculo) e experimento 2 (triângulo): (A,B) primeiro ciclo de secamento do RH2, (C,D) segundo ciclo de secamento do RH2, (E,F) ciclo de secamento do RH3 e (G,H) ciclo de secamento do RH4. Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc se deu quando a TR ≤ 10%. A curva plotada em cada painel é a equação logística e a intersecção das duas linhas tracejadas é a FATS crítica (FATSc). Santa Maria, RS, 2011/2012.

De acordo com a tabela 7, a FATSc para CFR e TR no segundo ciclo de secamento do RH2 diferiu significativamente das FATSc nos ciclos de secamento do RH3 e do RH4 e os declínios do CFR e da TR destes dois regimes hídricos ocorreram antes em relação ao segundo ciclo de secamento do RH2 nos dois experimentos. As FATSc para CFR e TR do RH3 e do RH4 não diferiram significativamente entre si em ambos os experimentos. Com isso, comprova-se que as idades fisiológicas das plantas de mandioca em fase inicial de crescimento não interferiram nos resultados da FATSc para CFR e TR.

Tabela 7 – Fração de água transpirável do solo crítica média (FATSc) para o crescimento foliar relativo (CFR) e a transpiração relativa (TR), em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, no primeiro período do RH3 e no segundo período do RH2 e RH4, para os dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Regime hídrico	EXP 1		EXP 2	
	CFR	TR	CFR	TR
	FATSc média do ciclo de secamento do solo			
RH2	0,09 B[1]	0,13 B	0,13 B	0,14 B
RH3	0,38 A	0,23 A	0,38 A	0,27 A
RH4	0,32 A	0,23 A	0,40 A	0,29 A
CV%	28,24	13,58	27,95	37,26

[1]Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, dentro da mesma variável, não diferem entre si. As médias foram testadas por Tukey, a 5 % de probabilidade de erro.

Nas análises conjuntas dos dois experimentos, a FATSc foi de 0,35 e 0,38 para CFR e de 0,28 e 0,26 para a TR no P1 do RH2 e do RH3, respectivamente (Figuras 10A, 10E, 10B, 10F), e a FATSc no P2 do RH2 e do RH4 foi de 0,09 e 0,37 para CFR e 0,13 e 0,28 para a TR, respectivamente (Figuras 10C, 10G, 10D, 10H). Os pontos de declínio para CFR e TR foram menores do que os encontrados por Lago et al. (2011) em dias de altos DPV (acima de 1,5 kPa), sendo 0,49 para CFR e 0,50 para TR. Durante o P1, a FATSc para CFR e TR das plantas com deficiência hídrica no solo (RH2 e RH3) não diferiram na análise estatística (Tabela 8), confirmando a similaridade do efeito do estresse hídrico em plantas com mesmas condições hídricas.

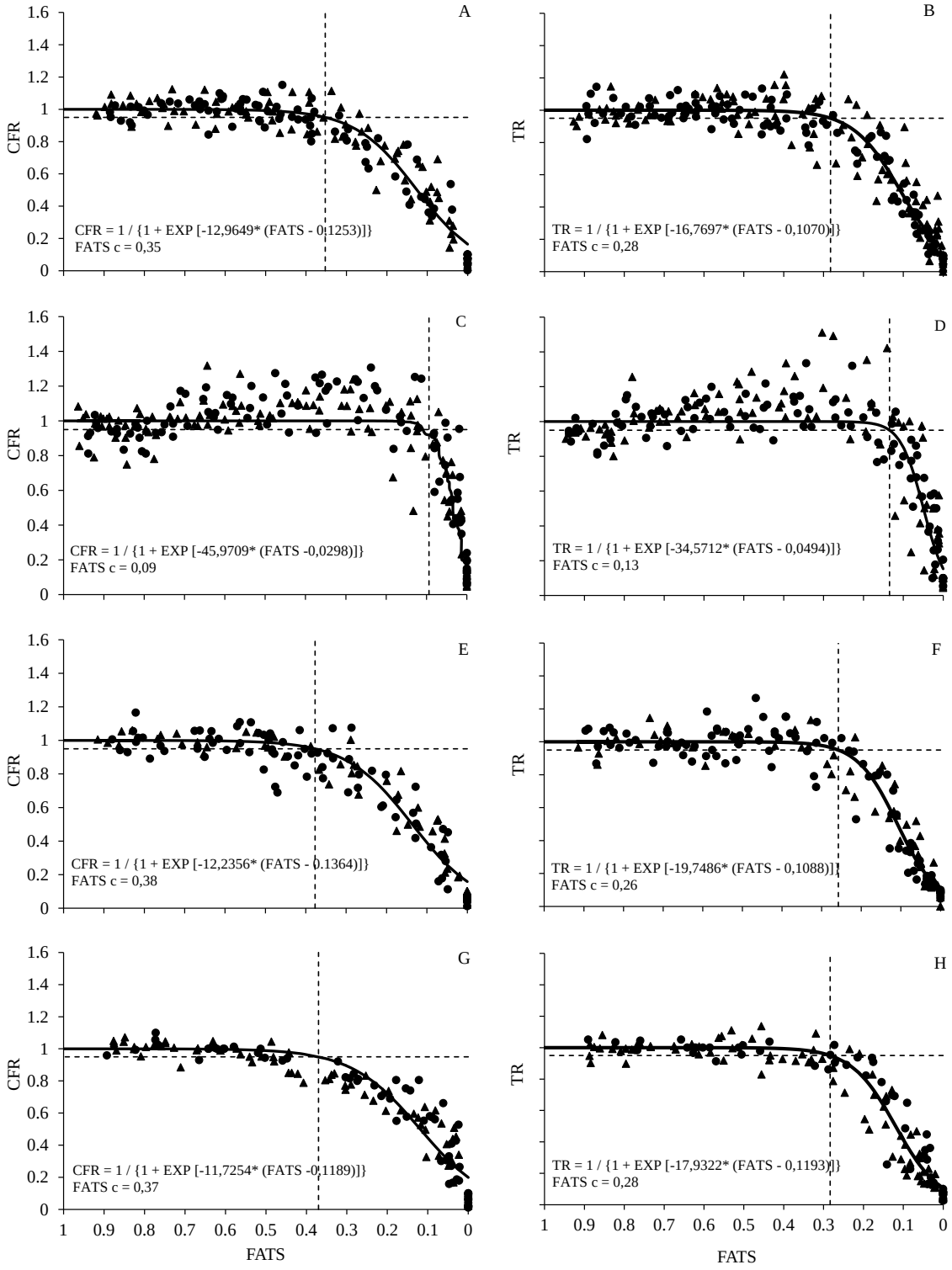

Figura 10 – Análise conjunta do crescimento foliar relativo (CFR) e transpiração relativa (TR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, para o experimento 1 (círculo) e experimento 2 (triângulo): (A,B) primeiro ciclo de secamento do RH2, (C,D) segundo ciclo de secamento do RH2, (E,F) ciclo de secamento do RH3 e (G,H) ciclo de secamento do RH4. Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. A curva plotada em cada painel é a equação logística e a intersecção das duas linhas tracejadas é a FATS crítica (FATSc). Santa Maria, RS, 2011/2012.

Tabela 8 – Fração de água transpirável do solo crítica média (FATSc) para a transpiração relativa (TR) e o crescimento foliar relativo (CFR), em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, no primeiro período (P1) do RH2 e RH3 e no segundo período (P2) do RH2, nos dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Período	Regime hídrico	EXP 1		EXP 2	
		CFR	TR	CFR	TR
		FATSc média do ciclo de secamento do solo			
P1	RH2	0,38 A[1]	0,25 A	0,33 A	0,27 A
	RH3	0,38 A	0,23 A	0,38 A	0,27 A
CV%		20,97	17,85	35,71	41,59
P2	RH2	0,09 B	0,13 A	0,13 A	0,14 A
	RH2*	0,23 A	0,17 A	0,17A	0,18 A
CV%		39,65	31,35	45,87	34,86

[1]Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, dentro do mesmo regime período na variável, não diferem entre si. As médias foram testadas por Tukey, a 5% de probabilidade de erro. RH2*: A transpiração relativa destas plantas foi calculada utilizando as médias das transpirações das plantas do RH3 como denominador.

A queda do CFR ocorreu antes da TR nas plantas dos regimes hídricos RH2 e RH3 no P1 e RH4 no P2 em decorrência da pronunciada redução da área foliar das plantas, em resposta ao tempo de exposição ao estresse hídrico. Este resultado confirma que a perda de turgor celular é o primeiro efeito do estresse hídrico (TAIZ; ZEIGER, 2009), o que causou a restrição nos processos de crescimento, antes do início do fechamento estomático das plantas. Porém, as plantas do RH2 no P2 mantiveram o turgor celular por maior período de tempo nas plantas, até momento próximo do início do fechamento estomático, onde a queda do CFR e da TR se deram praticamente juntas. Esta maior tolerância ao segundo ciclo de secamento do solo confirma a aclimatação das plantas do RH2, que conservaram a FATS dos vasos por maior período de tempo do que as mesmas plantas durante o P1 e as plantas do RH4 no P2.

Apesar de não diferirem estatisticamente, no EXP 1, o CT do RH2 no P2 foi maior em relação aos RH2 e RH3 no P1 e RH4 no P2, indicando a menor ativação do controle estomático nas folhas e menor eficiência do uso da água com os altos DPV no P2 do RH2. Já, as plantas do RH4 apresentaram baixa tolerância ao ciclo de secamento do solo no P2, devido à elevada área foliar verde emitida durante P1. Por consequência, as TD das plantas do RH4

foram maiores do que aquelas do RH2 ao iniciar o P2, acelerando a redução da FATS dos vasos no RH4.

As plantas aclimatadas do RH2* mantiveram a diferença estatística do RH3 e do RH4 (Tabela 9), com a exceção da TR no EXP 2, que teve elevado CV%, mas manteve a tendência da TR do EXP 1. No segundo ciclo de secamento do solo, a FATSc do RH2* foi de 0,26 e 0,18 para CFR e 0,19 e 0,22 para TR do EXP 1 e EXP 2, respectivamente (Figura 11A, 11C, 11B, 11D). Nas análises conjuntas, a FATSc do RH2 foi de 0,22 para CFR e 0,20 para TR (Figura 11E, 11F). Este resultado ganha importância pelo fato de, no P2, o CFR e a TR das plantas do RH2* terem sido normalizados com a média dos acréscimos foliares e transpirações diárias de plantas também submetidas à deficiência hídrica durante o P1 (RH3). Com isso, as FATSc para CFR e TR do RH2* aumentaram em relação as FATSc do RH2. Porém, não houve diferença entre o RH2* e o RH2 nas FATSc para CFR e TR, com a exceção do CFR no EXP 1, que apresentou diferença na análise estatística (Tabela 8). Observa-se que o CFR e a TR do RH2* também decaiu em momento próximo durante o segundo ciclo de secamento do solo, demonstrando que as plantas conseguiram manter o turgor celular por maior período de tempo, reforçando a evidência da aclimatação das plantas de mandioca durante o segundo ciclo de secamento do solo no P2.

Tabela 9 – Fração de água transpirável do solo crítica média (FATSc) para a transpiração relativa (TR) e o crescimento foliar relativo (CFR) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, no primeiro período do RH3 e no segundo período do RH2 e do RH4, para os dois experimentos (EXP 1 e EXP 2). Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR ≤ 10% e a TR ≤ 10%. Santa Maria, RS, 2011/2012.

Regime hídrico	EXP 1		EXP 2	
	CFR	TR	CFR	TR
	FATSc média do ciclo de secamento do solo			
RH2*	0,23 B[1]	0,17 B	0,17 B	0,18 A
RH3	0,38 A	0,23 A	0,38 A	0,27 A
RH4	0,32 A	0,23 A	0,40 A	0,29 A
CV%	27,27	14,08	26,53	32,67

[1]Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna, não diferem entre si. As médias foram testadas por Tukey, a 5% de probabilidade de erro. RH2*: A transpiração relativa destas plantas foi calculada utilizando as médias das transpirações das plantas do RH3 como denominador.

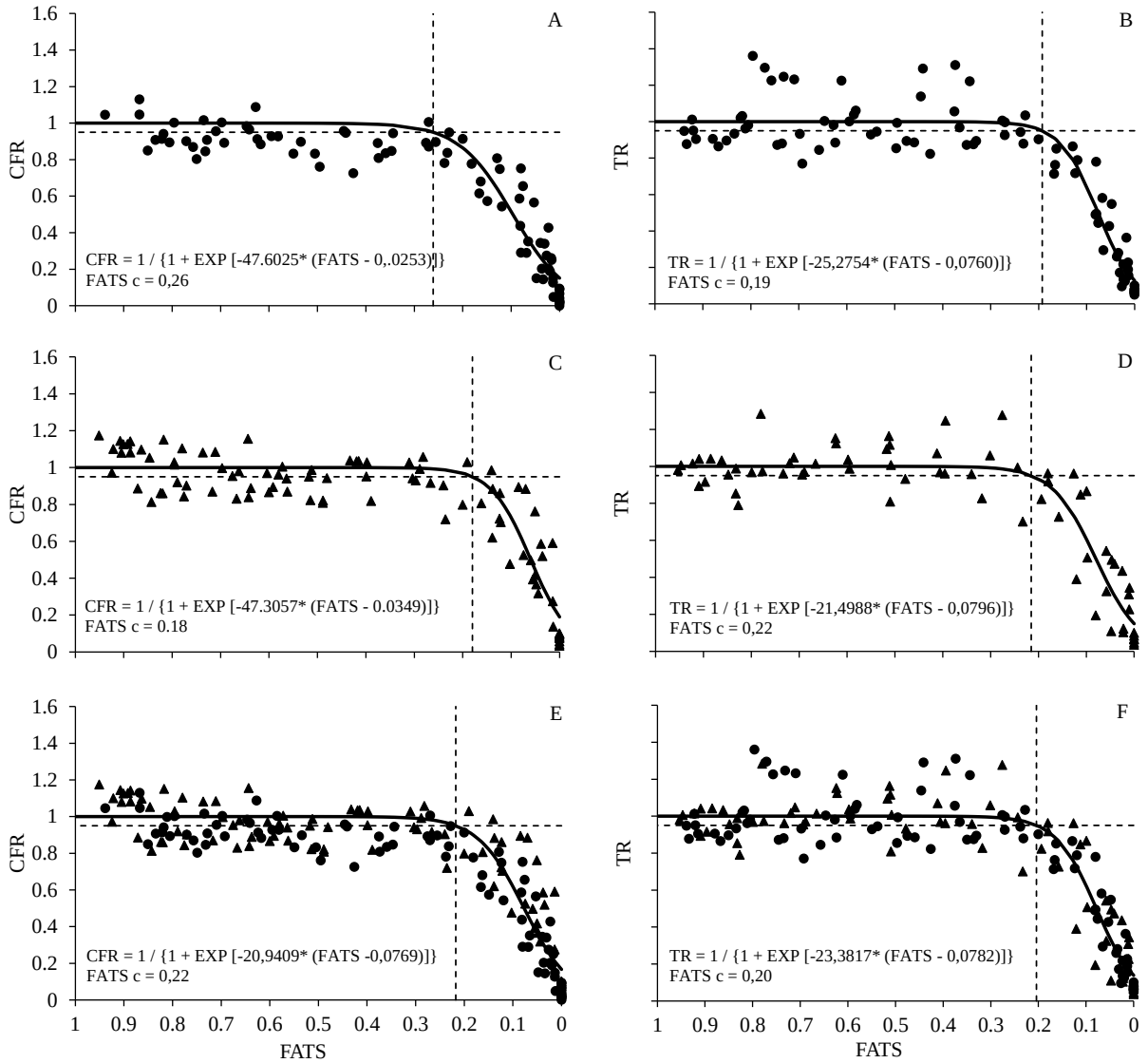

Figura 11 – Crescimento foliar relativo (CFR) e transpiração relativa (TR) em função da fração de água transpirável do solo (FATS) em plantas de mandioca, cultivar Fepagro RS 13, no segundo ciclo de secamento do solo do RH2 para o experimento 1 (círculo) (A,B) e experimento 2 (triângulo) (C,D) e experimento 1 e experimento 2 em análise conjunta (E,F). O CFR e a TR foram calculados utilizando as médias dos acréscimos foliares e transpirações diárias do RH3 como denominador. Os ciclos de secamento foram conduzidos sem irrigação e a FATSc para CFR e TR se deu quando o CFR $\leq$ 10% e a TR $\leq$ 10%. A curva plotada em cada painel é a equação logística e a intersecção das duas linhas tracejadas é a FATS crítica (FATSc). Santa Maria, RS, 2011/2012.

O principal mecanismo que permite a planta de mandioca com deficiência hídrica aumentar a eficiência do uso da água do solo, em relação às plantas bem hidratadas, é o controle do fechamento estomático quando em condições de altos DPV, que foi indicado pelas variáveis das tabelas 5 e 6. Durante a noite, os potenciais hídricos de plantas com

deficiência hídrica no solo são tão elevados quanto os potenciais de plantas bem hidratadas (SQUEO et al., 1999). Os potenciais hídricos tendem a permanecer elevados até horário próximo ao meio dia (CALATAYUD et al., 2000), começando a ser alterados devido aos DPV muito elevados no restante do dia, onde o controle do fechamento estomático se torna um eficiente mecanismo fisiológico contra a desidratação da planta de mandioca (EL-SHARKAWY, 2004).

Baseado nestes relatos, como os experimentos foram conduzidos em condições predominantes de elevados DPV, as plantas que tiveram um ciclo de secamento do solo apresentaram maior eficiência no uso da água durante o estresse hídrico, em relação às plantas bem hidratadas. Com isso, principalmente no EXP 1 (Tabela 6), os CT confirmam o eficiente uso da água do solo pela espécie que ocorre em um período com restrição hídrica. Devido ao controle estomático, o consumo da água do solo ocorre mais gradualmente pelas plantas de mandioca com deficiência hídrica (EL-SHARKAWY; COCK, 1984). As TD foram mais baixas nas plantas com deficiência hídrica no P1, concordando com os resultados de consumo de água encontrados por Lago et al (2011). As plantas com deficiência hídrica (RH2 e RH3) transpiraram no P1, em média, 40% e 33 % da TA das plantas bem hidratadas (RH1 e RH4), no EXP 1 e EXP 2, respectivamente (Tabela 6). Em compensação, as plantas bem hidratadas acumularam maior biomassa seca, em relação às plantas com estresse hídrico, devido à maior difusão de CO_2 através dos estômatos, que permaneceram abertos por maior período de tempo durante os dias, o que está de acordo com resultados de Bergantin et al. (2004) e El-Sharkawy (2007).

A redução da área foliar total nas plantas com deficiência hídrica foi evidenciada pelas variáveis de CFA, NFE e NFS (Tabela 4) e FATSc para CFR (Figuras 8, 10A, 10C, 10E, 10G, 11A, 11C, 11E). Enquanto, as plantas bem hidratadas (RH1 e RH4) praticamente não apresentaram senescência foliar, as plantas com deficiência hídrica (RH2 e RH3) perderam muitas folhas do terço inferior e médio da haste principal durante o P1, o que está de acordo com Alves (2006) e El-Sharkawy (2004), que afirmam que a senescência foliar faz parte do mecanismo fisiológico que reduz a transpiração da planta de mandioca. No entanto, as plantas do RH2 praticamente não apresentaram senescência foliar durante segundo ciclo de secamento do solo no P2.

Segundo Connor e Cock (1981) e Tafur (2002), a principal causa da redução da área foliar total da planta com deficiência hídrica é a restrição no crescimento das folhas remanescentes na planta e as folhas que são emitidas durante o período do estresse. Este efeito do estresse hídrico foi evidenciado no CFR, que tardou mais a ser afetado durante o segundo

ciclo de secamento do solo das plantas do RH2 no P2. Os resultados das variáveis de CFA, CE e NFE das plantas com deficiência hídrica (RH2 e RH3) durante o P1(Tabela 4), estão de acordo com os resultados de outros estudos com a cultura da mandioca, onde o crescimento do caule cessa logo no início do estresse hídrico e as folhas emitidas e expandidas, durante a deficiência hídrica, atingem áreas finais menores do que as folhas de plantas de mandioca bem hidratadas (CALATAYUD et al., 2000; BERGANTIN et al., 2004).

O crescimento e desenvolvimento das plantas do RH2 e RH3 foram imediatamente retomados após a reidratação no P2. Segundo El- Sharkawy (2007), as plantas voltam a emitir folhas novas e aumentar o IAF rapidamente à custa das reservas de raízes e caules, realocando menos carboidratos para as hastes (EL-SHARKAWY; CADAVID, 2002; EL-SHARKAWY; COCK, 1987). Esta tentativa em compensar a perda da área foliar, durante o período de estresse hídrico, com um aumento acelerado da área foliar do dossel (EL-SHARKAWY; COCK, 1987; EL-SHARKAWY et al., 1992b), também é devido a elevada taxa fotossintética das folhas durante a reidratação da planta de mandioca, que podem inclusive superar as taxas fotossintéticas de plantas bem hidratadas desde o início do ciclo de crescimento (EL-SHARKAWY, 2007).

Estes relatos explicam a fonte dos carboidratos que as plantas do RH2 e do RH3 podem ter utilizado na recuperação das plantas, durante a reidratação no P2, pois apesar de iniciarem o P2 com área foliar significativamente menor, as plantas do RH3 apresentaram resultados de NFE, CE e CFA equivalentes aos das plantas bem hidratadas do RH1 (Tabela 4). Já, as plantas do RH2 tiveram a fase de recuperação interrompida por uma segunda restrição hídrica no solo, o que fez as plantas reativarem os mecanismos fisiológicos perdendo novamente a turgescência celular, crescimento e desenvolvimento, causando novo declínio do CFR e da TR (Figuras 8, 9, 10 e 11).

Segundo Taiz e Zeiger (2009), a senescência foliar nas plantas com estresse hídrico decorre da elevação da concentração de etileno na região da abscisão foliar, porém, o crescimento aéreo e a fotossíntese são inibidos com o aumento da concentração do ABA, na região de crescimento, devido aos sinais enviados das pontas das raízes em contato com o solo seco (TERNES, 2002; STRECK, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2009). Alves e Setter (2004b) encontraram maior teor de ABA nas folhas em expansão e menor teor de ABA nas folhas jovens e totalmente expandidas da planta de mandioca. Portanto, a redução da TR nos ciclos de secamento das plantas com deficiência hídrica do RH2, RH3 e RH4, pode ter sido influenciada pela ação do Ácido Abscísico (ABA), causando o fechamento estomático das folhas.

As plantas com deficiência hídrica, ao perderem suas folhas e reduzirem o crescimento e desenvolvimento na parte aérea, tendem a realocar os fotossintatos para o sistema radicular (TERNES, 2002; ALVES, 2006; TAIZ; ZEIGER, 2009). No entanto, este mecanismo foi pouco evidenciado nos experimentos conduzidos, devido aos elevados CV% nos acúmulos de biomassa seca. O acúmulo de biomassa seca nas raízes das plantas com estresse hídrico não superaram o acúmulo de plantas bem hidratadas em nenhum período dos experimentos (Tabela 5). El-Sharkawy e Cadavid (2002) também encontraram menor biomassa radicular em plantas com estresse hídrico. Outra evidência de que não houve desenvolvimento radicular fibroso (de absorção) pronunciado, está na comparação da quantidade da água extraída dos vasos, pela transpiração (TA), pois não teve diferença significativa entre P1 e P2 do RH2. Sendo que, se as plantas do RH2 tivessem aumentado os sistemas radiculares de absorção durante o primeiro ciclo de secamento no P1, a água extraída na TA deveria ter sido maior durante o segundo ciclo de secamento no P2, o que não ocorreu.

5 CONCLUSÕES

1. No P1, os mecanismos fisiológicos mais evidenciados são a redução da área foliar total e o controle estomático das plantas de mandioca com deficiência hídrica no solo em altos DPV. No P2, o mecanismo fisiológico mais evidenciado é a redução da área foliar total, porém com pouca senescência foliar. O controle estomático em altos DPV é menos pronunciado no EXP 1.
2. Após um período de deficiência hídrica no solo, as plantas do RH3 mostram rápida recuperação, com crescimento e desenvolvimento equivalente aos das plantas do RH1.
3. Os ciclos de secamento em plantas de mandioca com menor e maior idade fisiológica não apresentam diferença no início da perda de turgor e crescimento e início do fechamento estomático.
4. As plantas de mandioca sofrem aclimatação com a pré-exposição ao estresse hídrico no primeiro ciclo de secamento do solo, prorrogando o momento de início da penalização do crescimento foliar e da transpiração das plantas no segundo ciclo de secamento do solo.

6 RECOMENDAÇÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

A mandioca é uma planta de crescimento indeterminado e lento, isto é, leva mais tempo para estabelecer sua área foliar e sistema radicular em comparação com outras espécies anuais. Com isso, apesar do curto tempo de duração dos ciclos de secamento do solo, os mecanismos fisiológicos das plantas de mandioca com deficiência hídrica foram evidenciados nos experimentos. Um dos motivos que levou a esta curta duração foi à alta transpiração diária, devido à alta área foliar e alto DPV (apesar de serem plantas em fase inicial de crescimento). Outro motivo foi a baixa capacidade de retenção de água do solo, devido ao tamanho do vaso (8 litros), que pode ter influenciado no pequeno desenvolvimento do sistema radicular das plantas, já que as plantas desenvolvem suas raízes no sentido da umidade do solo, ou seja, a procura de maior umidade no solo. Por isso, talvez, a variável mais adequada para averiguar este mecanismo específico (aprofundamento radicular) não fosse o acúmulo de biomassa nas raizes, mas sim o comprimento de raízes ou a densidade de comprimento de raízes (cm de raíz por cm^3 de solo), pois as plantas aumentam também suas raízes em diâmetro.

Portanto, uma avaliação futura a se fazer, seria estender os ciclos de secamento do solo por maior número de dias, com o intuito de fornecer mais tempo para a planta de mandioca manifestar seus mecanismos fisiológicos (principalmente o radicular). Para isso, poderia se utilizar da reposição parcial da transpiração diária das plantas com deficiência hídrica, assim como foi feito no P2 do RH4 no EXP 2. Também, seria interessante medir o comprimento de raízes e aumentar o tamanho de vasos, para que as raízes tenham maior espaço de exploração por água, quando em condições de deficiência hídrica no solo.

Outras avaliações interessantes a se fazer futuramente, seria testar a aclimatação da planta de mandioca em outras fases mais avançadas do seu ciclo de desenvolvimento (primeira ou segunda ramificação simpodial, por exemplo), assim como, também, detectar a duração da aclimatação à deficiência hídrica, pois se trata de uma característica não herdável pela planta. Uma forma de avaliar o tempo de aclimatação seria acrescentar um período intermediário (fase de recuperação), com boa condição hídrica no solo, entre os dois ciclos de secamento. Com o segundo ciclo de secamento sendo iniciado em etapas diferentes da fase de recuperação das plantas ao estresse hídrico, a fim de testar até onde a planta de mandioca fica aclimatada a deficiência hídrica no solo.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES, A. A. C.; SETTER, T. L. Abscisic acid accumulation and osmotic adjustment in cassava under water deficit. **Environmental and Experimental Botany**, v.51, p.259-271, 2004a.

ALVES, A. A. C.; SETTER, T. L. Response of Cassava Leaf Area Expansion to Water Deficit: Cell Proliferation, Cell Expansion and Delayed Development. **Annals of Botany**, v.94, p.605-613, 2004b.

ALVES, A. A. C. Fisiologia da mandioca. In: EMBRAPA Mandioca e Fruticultura Tropical. **Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca**, Cap.7, p.138-169, 2006.

AMIR, J.; SINCLAIR, T.R. A model of water limitation on spring wheat growth and yield. **Field Crops Research**, v. 29, p. 59-96, 1991.

ARESTA R, B.; FUKAI, S. Effects of solar radiation on growth of cassava (manihot esculenta crantz.). II. Fibrous root length. **Field crops Research**, v.9, p.361-371, 1984.

AZEVEDO, E.B. de; et al. Silagem da parte aérea de cultivares de mandioca. **Ciência Rural**, v.36, p.1902‑1908, 2006.

BERGANTIN, R. V. et al. Screening cassava genotypes for resistance to water deficit during crop establishment. **Philippine Journal of Crop Science**, v.29, p.29-39, 2004.

BINDI, M. et al. Influence of water deficit stress on leaf area development and transpiration of Sangiovese Grapevines grown in pots. **American Journal of Enology and Viticulture**, v. 56, p. 68-72, 2005.

BIMPONG, I. K. B. et al. Determination of genetic variability for physiological traits related to drought tolerance in African rice (Oryza glaberrima). **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, v.3, n.4, p.60-67, 2011.

BRUNINI, O. et al. Temperatura base para alface “White Boston”, em um sistema de unidades térmicas. **Bragantia**, v.35, p. 214-219, 1976.

BURIOL, G. A. et al. Transmissividade a radiação solar do polietileno de baixa densidade utilizado em estufas. **Ciência Rural**, v.25, n.1, p.1-4, 1995.

BURIOL, G. A. et al. Homogeneidade e estatísticas descritivas dos totais mensais e anuais de chuva de Santa Maria, estado do Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Recursos Hídricos**. v.11, p. 89-97, 2006.

CALATAYUD, P. A. et al. Photosynthesis in drought-adapted cassava. **Photosynthetica**, v.38, p.97-104, 2000.

CARVALHO, J. E.; FUKUDA, W. M. G. Estrutura da planta e morfologia. In: EMBRAPA Mandioca e Fruticultura Tropical. **Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca,** Cap.6, p.126-137, 2006.

CARVALHO, P. C. L. BIOSSISTEMÁTICA de *Manihot*. In: EMBRAPA Mandioca e Fruticultura Tropical. **Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca,** Cap.5. p.112-125, 2006.

CEBALLOS, H.; CRUZ, G. A. de la. Taxonomia y Morfologia de la Yuca. In: OSPINA, B.; CEBALLOS, H. (Ed.). **La Yuca en el tercer milenio**. Cali: CIAT, Cap.2, p.15-32, 2002.

COCK, J. H. La yuca: nuevo potencial para un cultivo tradicional. Cali: CIAT, 240 p. 1990.

COCK, J. H. et al. The ideal cassava plant for maximum yield. **Crop Science**, v.19, p.271-279, 1979.

CONCEIÇÃO, A. J. **A mandioca.** São Paulo: Nobel, p.382, 1983.

CONNOR, D. J. et al. Response of cassava to water shortage. I. Growth and yield. **Field Crops Research,** v.4, p.181-200, 1981.

CONNOR, D. J.; COCK, J. H. Response of cassava to water shortage. II. Canopy dynamics. **Field Crops Research**, v.4, p.285-296, 1981.

CONNOR, D. J.; PALTA, J. Response of cassava to water shortage. III. Stomatal control and water status. **Field Crops Research,** v.4, p.297-311, 1981.

DEVI, M. J. et al. Peanut genotypic variation in transpiration efficiency and decreased transpiration during progressive soil drying. **Field Crops Research**, v.114, p. 280-285, 2009.

EL-SHARKAWY, M. A.; TAFUR, S. M. Comparative photosynthesis, growth, productivity, and nutrient use efficiency among tall- and short-stemmed rain-fed cassava cultivars. **Photosynthetica,** v.48, p.173-188, 2010.

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.4, p.257-286, 2007.

EL-SHARKAWY, M. A. Cassava biology and physiology. **Plant Molecular Biology,** v.56, p.481–501, 2004.

EL-SHARKAWY, M. A.; CADAVID, L. F. Response of cassava to prolonged water stress imposed at different stages of growth. **Experimental Agriculture**, v.38, p.333-350, 2002.

EL-SHARKAWY, M. A. Drought-tolerant Cassava for Africa, Asia and Latin-America. Breeding projects work to stabilize productivity without increasing pressures on limited natural resources. **BioScience**, v.43, n.7, p.441-451, 1993.

EL-SHARKAWY, M. A. et al. Potential photosynthesis of cassava as affected by growth conditions. **Crop Science,** v.32, p.1336-1342, 1992a.

EL-SHARKAWY, M. A. et al. Yield stability of cassava during prolonged midseason water stress. **Experimental Agriculture,** v.28, p.165-174, 1992b.

EL-SHARKAWY, M. A.; COCK, J. H. Photosynthesis of cassava (*Manihot esculenta*). **Experimental Acriculture**, v.26, p.325-340, 1990

EL-SHARKAWY, M. A.; COCK, J. H. Response of cassava to water stress. **Plant and Soil,** v.100, p.345–360, 1987.

EL-SHARKAWY, M. A. et al. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. **Photosynthesis Research.** v.7. p.137-149. 1985.

EL-SHARKAWY, M. A.; COCK, J. H. Water use efficiency of cassava. I. Effects of humidity and water stress on stomatal conductance and gas exchange. **Crop Science,** v.24, p.497-502, 1984.

EL-SHARKAWY, M. A. et al. Water use efficiency of cassava. II. Differing sensitivity of stomatal to air humidity in cassava and other warmclimate species. **Crop Science**, v.24, p.503-507, 1984.

FAGUNDES, L. K. et al. Desenvolvimento vegetativo em diferentes hastes da planta de mandioca em função da época de plantio. **Ciência Rural**, v. 39, p. 657-663, 2009.

FUKUDA, W. M. G.; IGLESIAS, C. Desenvolvimento de germoplasma de mandioca para as condições semi-áridas. **Revista Brasileira de Mandioca**, v. 14, p.17-38, 1995.

FUKUDA, W. M. G.; IGLESIAS, C. Melhoramento genético. In: EMBRAPA Mandioca e Fruticultura Tropical. **Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca,** Cap.13. p. 324-363, 2006.

GHOLIPOOR, M. et al. Genotypic variation within sorghum for transpiration response to drying soil. **Plant and Soil**, v.357, p.35-40, 2012.

HELDWEIN, A. B. et al. O clima de Santa Maria. **Ciência & Ambiente**, v. 38, p. 43-58, 2009.

HOBMAN, F. R. et al. Effects of planting time and harvest age on cassava (Manihot esculenta) in Northern Australia II. Crop growth and yield in a seasonally-dry environment. **Experimental Agriculture**, v.23, n.4, p.415-424, 1987.

IBGE, **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Disponível em <http://www.ibge.gov.br/home/>. Acesso em 10 de dezembro de 2012.

IRIKURA, Y et al. The physiological basis of genotype-temperature interactions in cassava. **Field Crops Research,** v.2, p.227-239, 1979.

KEATING, B. A.; EVENSON, J. P. Effect of soil temperature on sprouting and sprout elongation of stem cuttings of cassava. **Field Crops Research**, v.2, p.241-252, 1979.

LAGO, I et al. Transpiração e crescimento foliar de plantas de mandioca em resposta ao deficit hídrico no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.46, n.11, p.1415-1423, 2011.

LAGO, I et al. Transpiração e Crescimento Foliar de Clones de Batata em Resposta à Fração de Água Transpirável no Solo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.36, p.745-754, 2012.

LECOEUR, J.; SINCLAIR, R. T. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. **Crop Science**, v. 36, p. 331-335, 1996.

MADUAKOR, H. O. Effect of soil compaction on leaf, stem and fibrous root growth of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Soil & Tillage Research**, v.26, p. 69-78, 1993.

MARTINS, F. B. et al. Deficiência hídrica no solo e seu efeito sobre transpiração. crescimento e desenvolvimento de mudas de duas espécies de eucalipto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 32, p. 1297-1306, 2008.

MATTHEWS, R. B.; HUNT, L. A. GUMCAS: a model describing the growth of cassava (*Manihot esculenta* L. Crantz). **Field Crops Resarch**, v.36, n.1, p.69-84, 1994.

MUCHOW, R. C.; SINCLAIR, T. R. Water deficits effects on maize yields modeled under current and “greenhouse” climates. **Agronomy Journal**, v.83, p.1052-1059, 1991.

MORENO, J. A. **Clima do Rio Grande do Sul.** Secretaria da Agricultura, v.46, 1961.

OGUNTUNDE, P. G. Whole-plant water use and canopy conductance of cassava under limited available soil water and varying evaporative demand. **Plant and Soil**, v.383, p.278-371, 2005.

OKOLI, P. S. O.; WILSON, G. F. Response of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) to shade under field conditions. **Field Crops Research**, v.14, p.349-360, 1986.

OLIVEIRA, S. L. et al. Efeito do déficit de água na produção de raízes de mandioca. **Pesquisa Agropecuária Brasileira,** v.17, n.1, p.121-124, 1982.

RAY, J. D. et al. The effect of vapor pressure deficit on maize transpiration response to a drying soil. **Plant and Soil**, v.239, p.113-121, 2002.

RAY, J.D.; SINCLAIR, T.R. Stomatal closure of maize hybrids in response to drying soil. **Crop Science**, v.37, p.803‑807, 1997.

RIBEIRO, M. N. O. et al. Anatomia foliar de mandioca em função do potencial para tolerância à diferentes condições ambientais. **Revista Ciência Agronômica**, v.43, n.2, p.354-361, 2012.

RITCHIE, J. T. Soil water during water déficit stress. **Journal of Experimental Botany,** v.49, p.1381-1386, 1981.

SAGRILO, E. et al. Effect of harvest period on foliage production and dry matter distribution in five cassava cultivars during the second plant cycle. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, n. 6, p. 1007-1018, 2006.

SANGOI, L.; KRUSE, N. D. Acúmulo e distribuição de matéria seca em diferentes frações da planta de mandioca no planalto catarinense. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.28, n.10, p.1151-1164, 1993.

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

SBSC/CQFS - SOCIEDADE BRASILEIRA DE CIÊNCIA DO SOLO / COMISSÃO DE QUÍMICA E FERTILIDADE DO SOLO. **Manual de adubação e calagem para os estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina,** 10° ed., 2004.

SCHWENGBER, D. R. et al. Mandioca: Recomendações para o plantio em Roraima. **EMBRAPA Circular técnica,** n.5, v.30, 2005.

SCHONS, A. et al. Emissão de folhas e início da acumulação de amido em raízes de uma variedade de mandioca em função da época de plantio. **Ciência Rural**, v.37, n.6, p.1586-1592, 2007.

SCHONS, A. et al. Arranjos de plantas de mandioca e de milho em cultivo solteiro e consorciado: Crescimento, desenvolvimento e produtividade. **Bragantia**, v.68, n.1, p.155-167, 2009.

SILVA, W. et al. Índice de consumo e eficiência do uso da água em eucalipto. submetido a diferentes teores de água em convivência com a braquiária. **Floresta**, v.34, p.325-335, 2004.

SINCLAIR, T. R. Water and nitrogen limitations in soybean grain production I. Model Development. **Field Crops Research**, v.15, p.125-141, 1986.

SINCLAIR, T. R.; LUDLOW, M. M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. **Australian Journal Plant Physiology**, v.13, p.319-340, 1986.

SOUZA, A. T. **Transpiração e crescimento foliar de genótipos de batata em função da fração de água transpirável no solo**. 2012. 45 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Agrícola)-Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria, 2012.

SQUEO, F. A. et al. Grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. **Gayana Bot.**, v.56, p.1-15, 1999

STRECK, N. A. et al. Incorporating a chronology response into the prediction of leaf appearance rate in winter wheat. **Annals of Botany**, v.92, n.2, p.181-190, 2003.

STRECK, N. A. Do we know how plants sense a drying soil? **Ciência Rural**, v.34, n.2, p.581-584, 2004.

STRECK, N. A. et al. Associação da variabilidade da precipitação pluvial em Santa Maria com a Oscilação Decadal do Pacífico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.1553-1561, 2009.

STRECK, N. A. et al. **Oscilação Decadal do Pacífico: mais uma causa da variabilidade climática na precipitação do Rio Grande do Sul**. Santa Maria: Universidade Federal de Santa Maria/CCR, 2010, 4p. (Informe Técnico do Centro de Ciências Rurais N° 20/2010).

TAFUR, M. S. M. Fisiologia de la yuca (Manihot esculenta Crantz). In: OSPINA, B.; CEBALLOS, H. (Ed.). **La Yuca en el tercer milenio**. Cali: CIAT, Cap.3, p.34-45, 2002.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4.ed., Artmed, 2009.

TERNES, M. Fisiologia da mandioca. In: **Agricultura: Tuberosas amiláceas latino americanas**. CEREDA. M. P. (coord.), Fundação Cargill, v.2, p.66-82, 2002.

WEISZ, R. et al. Water deficit effects on potato leaf growth and transpiration: utilizing fraction extractable soil water for comparison with other crops. **American Potato Journal**, v.71, p.829-840, 1994.

WILHELM, W. W.; McMASTER, G. S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. **Crop Science**, v. 35, n. 1, p. 1-3, 1995.