INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO - CÂMPUS RIO VERDE DIRETORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS – AGRONOMIA

TOLERÂNCIA A SECA EM PLANTAS DE Raphanus sativus L. E Crambe abyssinica Hochst SUBMETIDAS À RESTRIÇÃO HÍDRICA

Autora: Luciana Minervina de Freitas Moura

Orientador: Prof. DSc. Alan Carlos Costa

Rio Verde - GO Agosto - 2015

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO - CÂMPUS RIO VERDE DIRETORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS - AGRONOMIA

TOLERÂNCIA A SECA EM PLANTAS DE Raphanus sativus L. E Crambe abyssinica Hochst SUBMETIDAS À RESTRIÇÃO HÍDRICA

Autora: Luciana Minervina de Freitas Moura

Orientador: Prof. DSc. Alan Carlos Costa

Dissertação apresentada, como parte das exigências para a obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS - AGRONOMIA, no Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias – Agronomia do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Câmpus Rio Verde, Área de concentração em Produção Vegetal Sustentável no Cerrado.

Rio Verde - GO Agosto - 2015

Moura, Luciana Minervina de Freitas

M929t Tolerância a seca em plantas de *Raphanus sativus* L. e *Crambe abyssinica* Hochst submetidas à restrição hídrica / Luciana Minervina de Freitas Moura. -- Rio Verde.- 2015. 53 f. : il.

> Dissertação (Mestrado) – Instituto Federal Goiano – Câmpus Rio Verde, 2015. Orientador: Dr. Alan Carlos Costa.

Bibliografia

 Déficit hídrico. 2. *Brassicaceae*. 3. Estratégias de adaptação. 4. Sistema radicular. I. Título. II. Instituto Federal Goiano – Câmpus Rio Verde.

CDD: 633.8

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO – CÂMPUS RIO VERDE DIRETORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS-AGRONOMIA

TOLERÂNCIA A SECA EM PLANTAS DE Raphanus sativus L. e Crambe abyssinica Hochst SUBMETIDAS À RESTRIÇÃO HÍDRICA

Autora: Luciana Minervina de Freitas Moura Orientador: Alan Carlos Costa

TITULAÇÃO: Mestre em Ciências Agrárias-Agronomia - Área de Concentração em Produção Vegetal Sustentável no Cerrado

APROVADA em 24 de agosto de 2015.

Prof. Dr. Fábio Santos Matos Avaliador externo UEG – Câmpus Ipameri - GO

Dra. Caroline Müller Avaliadora Interna IF Goiano – Câmpus Rio Verde Prof. Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva Avaliador interno IF Goiano – Câmpus Rio Verde

> Prof. Dr. Alan Carlos Costa Presidente da banca IF Goiano – Câmpus Rio Verde

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, pelas graças concedidas e pela força para superar todas as dificuldades.

A minha família, meus pais Vera Lúcia e Adenício e meus irmãos Luciano e Ana Paula, pela convivência, pelo apoio em todos os momentos, pelo incentivo e por serem exemplos de determinação e dignidade. Em especial a minha irmã, pelo apoio incondicional, conselhos, companheirismo e amizade.

Ao Instituto Federal Goiano – Câmpus Rio Verde e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - Agronomia, pela oportunidade de qualificação profissional e crescimento pessoal.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa, e as demais agências de fomento, pelo apoio financeiro para a execução dos projetos de pesquisa.

Ao meu orientador professor Alan Carlos Costa, pela oportunidade, confiança, paciência, ensinamentos e contribuições desde meu ingresso na iniciação científica e no mestrado.

As minhas coorientadoras, na etapa inicial do mestrado, professoras Clarice Aparecida Megguer e Júlien da Silva Lima, pelo apoio, incentivo, ensinamentos e contribuições para o meu futuro profissional e pessoal.

As minhas coorientadoras, nesta etapa final do mestrado, Kelly Juliane Telles Nascimento e Caroline Müller, pelos conselhos, incentivo, ajuda e oportunidade de aprendizagem. Ao meu coorientador professor Marconi Batista Teixeira, pela confiança, apoio, amizade e incentivo desde a graduação, inclusive para o meu ingresso no programa de Iniciação Científica pelo LECO.

Aos professores Doutores, membros da banca de defesa, Fábio Santos Matos, Paulo Eduardo de Menezes Silva e Caroline Müller, pelas contribuições, sugestões e questionamentos de extremo valor para o aperfeiçoamento deste trabalho.

A Vanilda Maria Campos, secretaria do PPGCA-Agronomia, pela dedicação, paciência, competência, profissionalismo e disponibilidade em nos atender e pelos valiosos conselhos.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Ecofisiologia e Produtividade Vegetal (LECO), Sueisla Lopes Rezende-Silva, Priscila Ferreira Batista, Fábia Barbosa da Silva, Dêmily Andrômeda de Lima, Yasmin Alves Barros, Verônica Barbosa Junqueira, Marília Assis dos Santos, Robson de Oliveira Silva Filho, Gabriel Martins Almeida, Ailton José Crispim Filho, Erick Johnny Santos Dutra, Márcio Rosa, Jônatas Neves de Castro, Camila Vilela Vasconcelos e Thales, pelo apoio, amizade, conselhos, troca de conhecimentos, pelos momentos de descontração e pela ajuda que foi essencial para a conclusão deste trabalho.

Em especial, aos estudantes de iniciação científica, Robson Filho, Gabriel Martins, Ailton Crispim e ao estagiário Erick Johnny. Especialmente ao "meu filho" Robson, pela valorosa contribuição para a execução deste trabalho.

Ao meu colega de pós-graduação e amigo Roberto Gomes Vital, pela ajuda, apoio e incentivo.

A todos os integrantes do Laboratório de Hidráulica e Irrigação, coordenado pelos professores Marconi Batista Teixeira e Frederico Antonio Loureiro Soares, pelo suporte e parceria na execução desta pesquisa. Em especial, ao estudante de iniciação científica Cláudio Carvalho dos Santos e aos meus colegas e amigos desde a graduação, Fabiano José de Campos Bastos, Fernando Nobre Cunha e Nelmício Furtado da Silva pelo apoio incondicional e conselhos. Ao meu amigo Fernando Nobre, em especial, pelo apoio, dedicação, ajuda, parceria, troca de conhecimentos e convivência.

A todos os professores do PPGCA – Agronomia, pelas valiosas contribuições e ensinamentos que fortaleceram minha formação acadêmica e pessoal.

E a todos que de alguma forma contribuíram, direta ou indiretamente, para a conclusão deste trabalho.

BIOGRAFIA DA AUTORA

LUCIANA MINERVINA DE FREITAS MOURA, filha de Vera Lúcia Lima de Freitas Moura e Adenício Alves Moura, nasceu dia 21 de agosto de 1981, na cidade de Rio Verde, Goiás.

Em junho de 2008, ingressou no curso de Bacharelado em Agronomia pelo Instituto Federal Goiano - Câmpus Rio Verde - Goiás, graduando-se em maio de 2013.

Em agosto de 2013, iniciou no curso de Mestrado no Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - Agronomia, no Instituto Federal Goiano – Câmpus Rio Verde, sob a orientação do Professor Alan Carlos Costa.

ÍNDICE

Página

ÍNDICE DE FIGURAS	IX
LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS, ABREVIAÇÕES E UNIDADES	XI
RESUMO	XIII
ABSTRACT	XV
1. INTRODUCÃO	1
2. OBJETIVO	5
3. MATERIAL E MÉTODOS	6
3.1. LOCAL DE ESTUDO	6
3.2. MONITORAMENTO CLIMÁTICO DO AMBIENTE	7
3.3. MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES DE CULTIVO	7
3.4. Manejo da irrigação	8
3.5. DETALHAMENTO DOS PROCEDIMENTOS PARA A AVALIAÇÃO DAS PLANTAS	9
3.5.1. Relações hídricas	9
3.5.2. Trocas gasosas	10
3.5.3. Fluorescência da clorofila a	10
3.5.4. Concentração de pigmentos cloroplastídicos	11
3.5.5. Biometria	11
3.5.6. Avaliação do sistema radicular	12
3.5.7. Delineamento experimental e análise estatística	12
4. RESULTADOS	13
5. DISCUSSÃO	29
6. CONCLUSÕES	33
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	34

ÍNDICE DE FIGURAS

Página

Figura 3. Temperaturas média, máxima e mínima (°C), déficit de pressão de vapor do ar (kPa) [A], precipitação (mm) e umidade relativa do ar (%) [B] da área experimental no período de maio a julho. Rio Verde, Goiás, Brasil, 2015......16

Figura 6. Rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_{ν}/F_m) [A; B], rendimento quântico efetivo do fotossistema II $(\Delta F/F_m')$ [C; D], taxa de transporte de elétrons *(ETR)* [E; F] e coeficiente de extinção não fotoquímico *(NPQ)* [G; H] em folhas de *R. sativus* e *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33%

Figura 8. Altura de planta (AP) [A], diâmetro de caule (DC) [B], número de nós (NN) [C], número de entrenós (NEN) [D], número de folhas (NF) [E], massa seca de folhas (MSF) [F], massa seca de caule (MSC) [G] e massa seca de estrutura reprodutiva (MSER) [G] em plantas de *R. sativus* e *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC aos 42 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT). Barras representam média \pm DP (n = 8). Médias seguidas de mesma letra maiúscula entre as reposições hídricas não diferem entre si pelo teste Tukey (P < 0,05)......26

Figura 10. Sistema radicular das plantas de *R. sativus* nas reposições hídricas de 100% CC (A), 66 % CC (B) e 33% CC (C) aos 40 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT).

Figura 11. Sistema radicular das plantas de *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (A), 66% CC (B) e 33% CC (C) aos 41 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT).

LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS, ABREVIAÇÕES E UNIDADES

Α	Taxa fotossintética	$(\mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1})$
AP	Altura da planta	(cm)
CC	Capacidade de campo	
C_i/C_a	Relação entre concentração interna e externa de	
	CO_2	
CRA	Conteúdo relativo de água	%
$CRA_{\rm f}$	Conteúdo relativo de água foliar	%
CRAr	Conteúdo relativo de água da raiz	%
DAAT	Dias após aplicação dos tratamentos	
DAP	Dias após plantio	
DC	Diâmetro do caule	(mm)
DPV	Déficit de pressão de vapor do ar	(kPa)
Ε	Taxa transpiratória	$(\text{mmol } H_2 O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1})$
ETR	Taxa relativa de transporte de elétrons	$(\mu mol m^{-2} s^{-1})$
EUA	Eficiência instantânea do uso da água	$(\mu mol CO_2 mmol^{-1} H_2O)$
FSII	Fotossistema II	
F_{v}/F_{m}	Rendimento quântico potencial do fotossistema II	
g_s	Condutância estomática	$(mol H_2O m^{-2} s^{-1})$
MF	Massa fresca	(g planta ⁻¹)
MS	Massa seca	(g planta ⁻¹)
MSC	Massa seca do caule	(g planta ⁻¹)
MSER	Massa seca da estrutura reprodutiva	(g planta ⁻¹)
MSF	Massa seca da folha	(g planta ⁻¹)
MSR	Massa seca da raiz	(g planta ⁻¹)
MT	Massa túrgida	(g planta ⁻¹)
MU	Massa úmida	
NEN	Número de entrenós	
NF	Número de folhas	
NN	Número de nós	
NPQ	Coeficiente de extinção não fotoquímica	
$\Delta F/F_m$ '	Rendimento quântico efetivo do fotossistema II	
U	Umidade do solo	g g ⁻¹
Ψ_{m}	Potencial matricial do solo	(MPa)

Ψ_{s}	Potencial osmótico	(MPa)
Ψ_{sf}	Potencial osmótico foliar	(MPa)
Ψ_{sr}	Potencial osmótico da raiz	(MPa)
Ψ_{w}	Potencial hídrico	(MPa)
Ψ_{wf}	Potencial hídrico foliar antemanhã	(MPa)

RESUMO

MOURA, LUCIANA MINERVINA DE FREITAS. Instituto Federal Goiano – Câmpus Rio Verde – GO, agosto de 2015. **Tolerância a seca em plantas de** *Raphanus sativus* **L. e** *Crambe abyssinica* **Hochst submetidas à restrição hídrica. Orientador: DSc. Alan Carlos Costa. Coorientadores: DSc. Marconi Batista Teixeira, DSc^a. Kelly Juliane Telles Nascimento e DSc^a Caroline Müller.**

O Raphanus sativus L. e o Crambe abyssinica Hochst possuem atributos como tolerância à seca, precocidade, boa produtividade e alto teor de óleo, que potencializam o cultivo de safrinha destas culturas na região Centro-Oeste do Brasil. Entretanto, durante o período de safrinha, caracterizado pela baixa pluviosidade, a ocorrência do déficit hídrico pode reduzir o crescimento e o desempenho fotossintético das culturas, comprometendo a produtividade. Deste modo, objetivou-se avaliar as respostas morfofisiológicas de R. sativus e de C. abyssinica submetido à restrição hídrica, visando identificar as possíveis estratégias utilizadas por estas espécies para tolerar os efeitos do déficit hídrico. Os experimentos foram conduzidos em campo em área experimental no Campus Rio Verde do IF Goiano, sob delineamento de blocos ao acaso, em esquema de parcelas subdivididas, com quatro repetições. Os tratamentos consistiram nas reposições hídricas de 100%, 66% e 33% da capacidade de campo e três tempos de avaliação, sendo mensurados o potencial hídrico foliar de antemanhã, potencial osmótico foliar, conteúdo relativo de água foliar, trocas gasosas, fluorescência da clorofila a e concentração de pigmentos cloroplastídicos. Aos 40 dias após aplicação dos tratamentos foram escavadas trincheiras para avaliação do sistema radicular. Aos 42 e 43 dias após

aplicação dos tratamentos foram realizadas as avaliações de biometria e do conteúdo relativo de água e potencial osmótico das raízes. De modo geral, as características de relações hídricas, trocas gasosas e de crescimento não foram alteradas de modo expressivo pelo déficit hídrico. Os valores de conteúdo relativo de água nas folhas e nas raízes permaneceram elevados, mesmo nas plantas sob déficit hídrico. O déficit hídrico, no entanto, diminuiu o potencial osmótico foliar no R. sativus aos 10, 15 e 21 dias após aplicação dos tratamentos. No R. sativus o número de folhas e a massa seca de folhas diminuíram na reposição hídrica de 66% da capacidade de campo. Enquanto, no C. abyssinica, o diâmetro de caule e massa seca de folhas e de caule foram reduzidos apenas na reposição hídrica de 33% da capacidade de campo. Nas espécies estudadas, a manutenção do status hídrico foi atribuída, principalmente, as modificações adaptativas do sistema radicular em resposta ao déficit hídrico. O ajuste osmótico e o aprofundamento radicular, no R. sativus, e a maior distribuição de raízes no C. abyssinica contribuíram para a proteção das plantas contra a perda de água, minimizando os efeitos deletérios do déficit hídrico na fotossíntese e no crescimento. O aprofundamento da raiz e a maior distribuição do sistema radicular no solo conferem ao R. sativus e ao C. abyssinica tolerância ao déficit hídrico.

PALAVRAS-CHAVE: déficit hídrico, *Brassicaceae*, estratégias de adaptação, sistema radicular.

ABSTRACT

MOURA, LUCIANA MINERVINA DE FREITAS. Instituto Federal Goiano - Câmpus Rio Verde - GO, August 2015. **Drought tolerance in** *Raphanus sativus* **L. and** *Crambe abyssinica* **Hochst plants submitted to water restriction.** Advisor: DSc. Alan Carlos Costa. Co-Advisors: DSc. Marconi Batista Teixeira, DSc^a. Kelly Juliane Telles Nascimento and DSc^a Caroline Müller.

Raphanus sativus L. and Crambe abyssinica Hochst have attributes such as drought tolerance, precocity, good productivity and high oil content, which enhance the offseason cultivation of these crops in the Center-West of Brazil. However, during the offseason period, characterized by low rainfall, the drought occurrence of drought may reduce the growth and photosynthetic performance of crops, compromising productivity. Thus, it was aimed to evaluate the morphophysiological responses of R. sativus and C. abyssinica submitted to water restriction, in order to identify possible strategies used by these species to tolerate the effects of drought. The experiments were carried out in the field in the experimental area of the IF Goiano Câmpus Rio Verde under the design of randomized blocks design in a split plot cheme with four replications. Treatments consisted in water replacements of 100%, 66% and 33% of field capacity and three times of evaluation, and measured the predawn water potential, leaf osmotic potential, leaf relative water content, gas exchange, fluorescence of chlorophyll a and chloroplast pigments concentration. At 40 days after treatments application of trenches were dug trenches to evaluate the root system. At 42 and 43 days after treatments application were evaluated of biometrics and the relative water content

and osmotic potential of the roots. In general, the characteristics of water relations, gas exchange and growth are unchanged expressively by water deficit. The values of relative water content in leaves and roots remained high even in plants under drought. The water deficit, however, decreases the leaf osmotic potential in *R. sativus* at 10, 15 and 21 days after treatment application. *R. sativus* the number and dry mass of leaves decreased in hydric reposition of 66% of field capacity. While in the *C. abyssinica*, the stem diameter and dry weight of leaves and stem were reduced only in hydric reposition of 33% of field capacity. In the species studied, the maintenance of water status was attributed mainly to adaptive modifications of the root system in response to drought. The osmotic adjustment and root depth in *R. sativus*, and most root distribution in *C. abyssinica* contributed to the protection of plants against water loss, minimizing the deleterious effects of drought on photosynthesis and growth. The deepening of the root and the largest distribution of the root system in the soil give the *R. sativus* and *C. abyssinica* tolerance to drought.

KEY WORDS: water deficit, Brassicaceae, adaptation strategies, root system.

TOLERÂNCIA A SECA EM PLANTAS DE *Raphanus sativus* L. E *Crambe abyssinica* Hochst SUBMETIDAS À RESTRIÇÃO HÍDRICA

(Normas de acordo com a revista Industrial Crops and Products)

1. INTRODUÇÃO

O cultivo de *Raphanus sativus* L. e de *Crambe abyssinica* Hochst, no período de entressafra na região Centro-Oeste do Brasil, torna-se bastante promissor em razão dos atributos de alta tolerância à seca, precocidade, boa produtividade e alto teor de óleo destas culturas (Crusciol et al., 2005; Cremonez et al., 2013). O óleo extraído dos grãos de *R. sativus* e de *C. abyssinica* é uma opção viável de matéria-prima para a indústria química, apresentando características físico-químicas desejáveis para a produção de biodiesel (Chammoun et al., 2013). Além disso, a baixa incidência de pragas e de doenças e o cultivo totalmente mecanizado diminuem o custo de produção destas culturas (Pitol et al., 2010).

Com a previsão do esgotamento dos combustíveis fósseis, a busca por fontes alternativas de energia renovável, como o biodiesel, tem se intensificado no mercado mundial (Issariyakul e Dalai, 2014). No Brasil, o óleo vegetal é a principal matériaprima empregada para a produção de biodiesel (Issariyakul e Dalai, 2014; Zonin et al., 2014). Com dimensões continentais e condições edafoclimáticas propícias para a atividade agrícola, o Brasil se destaca na produção de biodiesel pela existência de diversidade de opções de matérias-primas oleaginosas (Padula et al., 2012). No entanto, a viabilidade econômica da produção de biodiesel, a partir de óleos vegetais, está diretamente vinculada a produção agrícola do país (Zonin et al., 2014). Neste caso, a sazonalidade da produção agrícola e o aumento dos problemas ambientais constituem fatores de risco para a cadeia produtiva dessas matérias-primas. Daí a necessidade da seleção de espécies mais viáveis para cada região do país (Zonin et al., 2014).

A inserção de culturas oleaginosas, da família Brassicaceae, como o *C. abyssinica* e o *R. sativus*, tem se mostrado bastante promissora para o fornecimento de óleo destinado a produção de biocombustíveis (Jasper et al., 2010). Principalmente por serem culturas consideradas impróprias ao consumo humano e animal, pelos altos teores de ácidos graxos livres, diferenças no perfil de ácidos graxos e a presença de substâncias tóxicas (Devappa et al., 2010). O óleo do *C. abyssinica* e do *R. sativus* possui quantidades significativas de ácido erúcico. Esta característica faz com que este óleo seja impróprio para o mercado de alimentos e qualifica estas culturas como apropriadas à produção de matéria-prima para biocombustíveis (Chammoun et al., 2013; Phoo et al., 2014).

O *R. sativus* é uma planta anual, herbácea, ereta, muito ramificada, alógama, com altura de 100 a 180 cm e ciclo variando entre 150 e 180 dias. Com período de floração com mais de 30 dias, possui crescimento inicial rápido, promovendo a cobertura de 70% do solo em aproximadamente 60 dias e elevada capacidade de reciclar nutrientes (Derpsch e Calegari, 1992). Desenvolve-se bem em solos relativamente pobres e ácidos, com capacidade de descompactar e oxigenar o solo (Santos, 2002). Tradicionalmente é utilizada como adubo verde e como planta de cobertura, para proteger o solo contra erosões (Crusciol et al., 2005). A produtividade do *R. sativus* pode chegar a até 1500 kg ha⁻¹, com rendimento de 280 L ha⁻¹ e percentual de óleo nos grãos variando entre 30% a 43% (Pereira, 2012).

O *C. abyssinica*, originário da região do Mediterrâneo, é uma planta também anual, de porte ereto, herbácea, altura média variando de 60 a 100 cm, hábito de florescimento indeterminado e ciclo de 90 dias (Desai, 2004; Toebe et al., 2010; Pitol et al., 2010). Produtividade de até 1.500 kg ha⁻¹, com rendimento de óleo superior a 500 L ha⁻¹ e o teor de óleo dos grãos variando de 36 a 38%, sendo 55-60% de ácido erúcico, dependendo da região e das condições de cultivo (Pitol, 2008; Falasca et al., 2010; Jasper et al., 2010).

No Centro-Oeste do Brasil, o cultivo de safrinha pode ser limitado pelo déficit hídrico, ocasionado pelos longos períodos de estiagem, típicos da estação seca (Barros e Balero, 2012). A estação seca (outono/inverno) é caracterizada pelos baixos índices pluviométricos e umidade relativa do ar, altas irradiâncias e elevadas temperaturas (Penariol et al., 2003; Bucci et al., 2008). A combinação destas condições do ambiente com o déficit hídrico eleva o risco para o cultivo de safrinha, uma vez que podem comprometer a produtividade. Em função da baixa exigência hídrica e do ciclo curto (Crusciol et al., 2005), o plantio do *R. sativus* e do *C. abyssinica* podem ocorrer mais tardiamente, quando as chuvas escassas elevam o risco climático para outras culturas de safrinha, tornando estas espécies uma opção mais rentável para o produtor (Muriana et al., 2013). Vale ressaltar que o *R. sativus* e o *C. abyssinica* são plantas herbáceas, de ciclo curto e sistema radicular pivotante. Estas características podem atenuar o impacto do déficit hídrico na planta durante curtos períodos de seca (Pitol, 2008; Cremonez et al., 2013).

O déficit hídrico está entre as principais causas de reduções na produtividade das culturas em todo o mundo (Deeba et al., 2012). Em condições de campo os efeitos do déficit hídrico no crescimento e desenvolvimento das plantas podem ser intensificados pela combinação com outros fatores de estresse, como alta temperatura e irradiância, baixa umidade relativa do ar, precipitação e déficit de pressão de vapor do ar (Carmo-Silva et al., 2012; Ocheltree et al., 2013). A frequência de exposição aos períodos de déficit hídrico no solo e na atmosfera podem desencadear alterações no processo fotossintético e no crescimento das plantas afetando negativamente o rendimento das culturas (Sapeta et al., 2013). Existem várias repostas de plantas sensíveis ao déficit hídrico envolvendo a perda de turgor celular, que inibe os processos de expansão e divisão celular (Claeys e Inzé, 2013), reduções na taxa de assimilação de CO₂, condutância estomática e transpiração, promovendo alterações no metabolismo fotossintético (Deeba et al., 2012; Asharaf e Harris, 2013), degradação de pigmentos fotossintéticos e declínio na eficiência fotoquímica do fotossistema II (Din et al., 2011; Batra et al., 2014). Geralmente, o crescimento das plantas, com a queda no conteúdo hídrico do solo, tende a ser limitado pela redução no suprimento de CO₂ atmosférico, por causa do fechamento dos estômatos, que restringe a fotossíntese (Claeys e Inzé, 2013). Com o aumento da resistência a difusão do CO₂ para os cloroplastos, a atividade enzimática da Rusbisco é limitada pela queda na concentração do CO₂ interno (Campos et al., 2014).

A capacidade de sobrevivência e manutenção da produtividade das plantas em resposta a redução do conteúdo de água no solo depende da presença de mecanismos

adaptativos de resposta à seca (Tardieu, 2012). As estratégias de adaptação fisiológicas, morfológicas e bioquímicas utilizadas pela planta podem favorecer a manutenção da absorção de água e do turgor celular sob condições de baixa disponibilidade de água no solo (Fini et al., 2013). Algumas estratégias de defesa contra a seca em plantas envolvem o controle estomático (Pinheiro e Chaves, 2011; Campos et al., 2014), o acúmulo de solutos osmoticamente ativos (Silva et al., 2010) e alterações na arquitetura do sistema radicular (Gowda et al., 2011; Königshofer E Löppert, 2015; Vadez, 2015). Tais modificações favorecem a manutenção do conteúdo relativo de água e da área foliar em plantas sob condições de estresse (Fioreze et al., 2011). Estas adaptações morfofisiológicas possibilitam o cultivo de plantas em regiões sujeitas a ocorrência de prolongados períodos de estiagem, como é o caso da região Centro-Oeste do Brasil (Bucci et al., 2008; Barros e Balero, 2012).

Em função do crescente interesse dos produtores rurais desta região pelo cultivo do *R. sativus* e do *C. abyssinica* na safrinha, a busca por informações sobre a produção destas culturas tem aumentado expressivamente (Mauad et al., 2013). No entanto, a escassez de informações disponíveis na literatura sobre o comportamento morfofisiológico destas espécies em condições de déficit hídrico torna essencial a execução de estudos neste sentido.

Diante do exposto, trabalhou-se neste estudo com a hipótese que a capacidade de ajuste morfofisiológico do *R. sativus* e do *C. abyssinica* confere a estas espécies tolerância à restrição hídrica, de ocorrência comum na época da safrinha no Centro-Oeste brasileiro.

2. OBJETIVO

Objetivou-se com este estudo avaliar as respostas morfofisiológicas de *R*. *sativus* e de *C. abyssinica* submetidos à restrição hídrica, visando identificar as estratégias utilizadas por estas espécies para tolerar os efeitos do déficit hídrico.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Local de estudo

O experimento foi conduzido em campo, na área experimental do Instituto Federal Goiano - Câmpus Rio Verde, Goiás, Brasil, durante o período de maio a julho de 2015. O clima da região é do tipo Aw (tropical), conforme a classificação de Köppen, com uma estação chuvosa, de outubro a maio, e uma estação seca, de junho a setembro. A precipitação varia de 1500 a 1800 mm e a temperatura de 20 a 35°C, médias anuais.

O solo da área experimental foi classificado como Latossolo Vermelho distroférrico (LVdf), de textura média, e relevo suave ondulado com 6% de declividade (Embrapa, 2006). De acordo com análise química o solo possui as seguintes características nas faixas de profundidade de 00-20 cm: pH da solução do solo em CaCl₂ de 5,0; 2,05 mg dm⁻³ de P; 3,7 mmol_c dm⁻³ de K; 15,5 mmol_c dm⁻³ de Ca; 13,1 mmol_c dm⁻³ de Mg; 0,04 mmol_c dm⁻³ de Al; 31,4 mmol_c dm⁻³ de H+Al; 49,5 g dm⁻³ de matéria orgânica; 32,3 mmol_c dm⁻³ de soma das bases; 63,7 mmol_c dm⁻³ de capacidade de troca de cátions e 50,7% de saturação por bases do solo (relação SB/CTC) e de 20-40 cm: pH da solução do solo em CaCl₂ de 5,0; 1,43 mg dm⁻³ de P; 3,2 mmol_c dm⁻³ de K; 12,1 mmol_c dm⁻³ de Ca; 10,1 mmol_c dm⁻³ de Mg; 0,04 mmol_c dm⁻³ de Al; 29,5 mmol_c dm⁻³ de H+Al; 44,3 g dm⁻³ de matéria orgânica; 25,4 mmol_c dm⁻³ de soma das bases; 54,9 mmol_c dm⁻³ de capacidade de troca de cátions e 46,3% de saturação por bases do solo (relação SB/CTC). A correção e a adubação do solo foram baseadas na análise química do solo e nas exigências nutricionais da cultura segundo as recomendações de Souza e Lobato (2004), Pitol (2010) e Morais et al. (2014).

3.2. Monitoramento climático do ambiente

Os dados climáticos de temperatura máxima e mínima (T, °C) e umidade relativa do ar (UR, %) foram coletados durante o período de maio a julho de 2015 e são originados da estação meteorológica da Universidade de Rio Verde – UniRV, localizada na cidade de Rio Verde - GO. Os dados de precipitação foram obtidos a partir da leitura de pluviômetros instalados na área em que o experimento foi conduzido.

O déficit de pressão de vapor do ar (DPV) foi calculado a partir dos valores de temperatura média do ar (°C) e umidade relativa do ar (UR, %) segundo a equação proposta por Jones (1992).

DPV (kPa) =
$$0.61137e^{t} * (1-UR/100)$$
 (1)

Em que t é calculado pela equação:

$$t = 17,052 * (T_{ar}) / (240,97 + T_{ar})$$
(2)

3.3. Material vegetal e condições de cultivo

As cultivares de nabo forrageiro (*Raphanus sativus* L. var. *oleiferus* Mertzg) e de crambe (*Crambe abyssinica* Hochst) utilizadas foram a CATI AL 1000 (safra 2013/2014) e FMS Brilhante (safra 2013/2014), respectivamente. A semeadura foi manual, distribuindo-se 20 sementes por metro linear de sulco de plantio na profundidade de 0,02 m. As parcelas, com área de 19,5 m² (3,0 x 6,5 m), foram compostas por seis linhas de semeadura, com espaçamento de 0,50 m entre linhas e 6,5 m de comprimento o sulco de plantio. A área total do experimento foi de 243 m² e a área útil de 132 m². As avaliações fisiológicas e biométricas foram realizadas utilizando plantas aleatórias dentro da área útil de cada unidade experimental (parcela). A área útil foi composta pelas quatro linhas de semeadura centrais, desprezando 0,50 m nas extremidades de cada parcela.

Após a semeadura, as plantas foram irrigadas diariamente até o estabelecimento das culturas. Posteriormente, a irrigação foi suspensa até que a tensão de água no solo atingisse a tensão crítica de 25 kPa. As lâminas de irrigação

equivalentes as reposições hídricas de 100, 66 e 33% da capacidade de campo (CC) foram impostas durante o estádio de crescimento vegetativo (22 dias após o plantio – DAP) nas plantas de *R. sativus* e *C. abyssinica*.

As avaliações fisiológicas de potencial hídrico foliar, potencial osmótico, conteúdo relativo de água, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e concentração de pigmentos cloroplastídicos foram realizadas aos 10, 15 e 21 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT) no *R. sativus*, e aos 13, 17 e 24 DAAT no *C. abyssinica*. As medições fisiológicas foram realizadas em folhas completamente expandidas, situadas no terço médio da planta.

As avaliações biométricas, de altura de planta (AP), diâmetro de caule (DC), número de folhas (NF), de nós (NN), de entrenós (NE), massa seca de folhas (MSF), caule (MSC) e estruturas reprodutivas (MSER), conteúdo relativo de água (CRA_r) e potencial osmótico (Ψ_{sr}) das raízes foram realizadas aos 42 DAAT (*R. sativus*) e 43 DAAT (*C. abyssinica*). Para a avaliação da arquitetura e profundidade do sistema radicular foram abertas trincheiras nas três reposições hídricas aos 40 DAAT (*R. sativus*) e 41 DAAT (*C. abyssinica*).

3.4. Manejo da irrigação

As culturas foram irrigadas pelo método localizado, com sistema de gotejamento superficial. Utilizou-se um modelo de tubo gotejador com vazão nominal de 1,0 L h⁻¹, diâmetro nominal 17 mm, pressão máxima de trabalho de 0,09 MPa e espaçamento entre gotejadores de 0,50 m. A irrigação foi conduzida com base em tensiometria digital de punção com sensibilidade de 0,1 kPa. Os tensiômetros foram instalados na profundidade de 0,20 m, paralelo a linha de plantio, com leitura do potencial matricial do solo (Ψ_m) registrada em dias alternados. A necessidade de irrigação foi determinada com base na tensão crítica de 25 kPa. A profundidade efetiva do sistema radicular considerado foi de 0,20 m (Marquelli; Calbo, 2009). As características físico-hídricas do solo foram determinadas mediante a curva de retenção de água no solo segundo Van Genutchen (1980).

A umidade do solo nas três reposições hídricas foi determinada aos 36 DAAT segundo o método padrão de estufa (Embrapa, 1997). As amostras de solo foram coletadas na profundidade de 0 a 20 cm em três diferentes pontos da área experimental, utilizando um trado de rosca, e acondicionadas em sacos plásticos. Posteriormente, as amostras de solo foram alocadas em latinhas de alumínio, sendo imediatamente pesadas para obtenção da massa úmida (MU). Em seguida, secas em estufa a 105 °C por 24 horas, sendo novamente pesadas para obtenção da massa seca (MS). A umidade do solo (U) foi determinada através da equação: U (g g⁻¹) = [(MU – MS) / (MS)].

3.5. Detalhamento dos procedimentos para a avaliação das plantas

3.5.1. Relações hídricas

Para avaliação do potencial hídrico (Ψ_{wf}), potencial osmótico (Ψ_{sf}) e conteúdo relativo de água (CRA_f), as folhas foram coletadas em campo e armazenadas em sacos plásticos, para evitar a desidratação, e imediatamente transportadas em caixas de isopor com gelo para as determinações em laboratório. O potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{wf}) foi mensurado por meio de uma bomba de pressão do tipo Scholander (Modelo 3005-1412, Soilmoisture Equipment Corp., Goleta, CA, USA). Para a avaliação do CRA_f foram retirados 15 discos com diâmetro de 5 mm das folhas frescas, evitando-se as nervuras, e imediatamente pesados. Para as raízes, obteve-se uma massa fresca de aproximadamente 4,0 g (R. sativus) e 1,0 g (C. abyssinica). Em seguida, as amostras foram submersas por 24 horas em placas de Petri cobertas com papel filtro contendo 10 mL de água desionizada para reidratação. Após esse período, retirando-se o excesso de água com papel toalha, obteve-se a massa túrgida das amostras, e logo após, secas em estufa a 65 °C até peso constante, obteve-se a massa seca. O conteúdo relativo de água nas folhas (CRA_f) e raízes (CRA_r) foram avaliados segundo a metodologia descrita por Barrs e Weatherley (1962), mediante a obtenção da massa fresca (MF), massa túrgida (MT) e massa seca (MS) de discos foliares, usando a fórmula: CRA (%) = (MF-MS) / (MT-MS) x 100. As amostras foram pesadas em balança digital com precisão 0,0001 g. As medições de Ψ_{wf} e CRA_f foram realizadas entre 04h e 6 horas.

O potencial osmótico foliar (Ψ_{sf}) e radicular (Ψ_{sr}) foram avaliados segundo a metodologia proposta por Pask et al. (2012) utilizando um osmômetro de pressão de vapor (Modelo 5600, VAPRO). Para a obtenção do suco celular, amostras de tecido foliar e das raízes congeladas foram colocadas em seringas esterilizadas com filtro, sendo o volume extraído armazenado em microtubo e mantido em freezer até o momento da medição do Ψ_s . Posteriormente, a amostra foi centrifugada e uma alíquota de 10 µL do suco celular foi utilizada para determinação da osmolalidade do tecido. Os valores de potencial osmótico foram obtidos mediante o uso da equação de Van't Hoff: $\Psi_s = -R \times T \times Cs$, em que R é a constante universal dos gases (0,08205 L atm mol⁻¹ K⁻¹), T é a temperatura em °K (T °K = T °C + 273) e Cs a concentração do soluto (M), normalmente expressos em atmosferas, e convertidos em MPa (0,987 \approx 1 atm = 0,1 MPa). As folhas para avaliação do Ψ_s foram coletadas no horário entre 09h e 10 horas. As amostras para análise do Ψ_{sr} e CRA_r foram obtidos entre 8h e 12 horas.

3.5.2. Trocas gasosas

As trocas gasosas das plantas de *R. sativus* e de *C. abyssinica* foram mensuradas para estimar as variáveis de taxa fotossintética (A, µmol CO₂ m⁻² s⁻¹), taxa transpiratória (E, mmol H₂O m⁻² s⁻¹), condutância estomática (g_s , mol H₂O m⁻² s⁻¹), a relação entre a concentração interna e externa de CO₂ (C_i/C_a) e a eficiência instantânea do uso da água (*EUA*). As medições foram realizadas com um analisador de gases no infravermelho portátil (IRGA, modelo LI-6400XTR, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA), em folhas completamente expandidas. As medições foram realizadas entre 8h e 11 horas, em campo, utilizando radiação fotossinteticamente ativa (*PAR*) (1000 µmol fótons m⁻² s⁻¹ constante), concentração atmosférica de CO₂ (C_a) (~430 µmol mol⁻¹), temperatura (~25 °C) e umidade (48 – 65% ambientes).

3.5.3. Fluorescência da clorofila a

A fluorescência da clorofila *a* foi avaliada, na mesma região de análise das trocas gasosas, utilizando um fluorômetro portátil modulado (MINI-PAM modelo 2030-B, Walz, Effeltrich, Alemanha) equipado com uma pinça especial para suporte da folha. O rendimento quântico potencial do fotossistema II (Van Kooten e Snel, 1990) foi calculado após 30 minutos de adaptação ao escuro, como $F_v/F_m = (Fm-Fo) / Fm$, em que *Fo* é a fluorescência mínima, excitada por uma luz vermelha modulada de baixa intensidade (0,03 µmol m⁻² s⁻¹) e *Fm* é a fluorescência máxima obtida pela aplicação de um pulso de 0,8 segundos de luz actínica saturante (>3000 µmol m⁻² s⁻¹). O rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Genty et al., 1989) foi determinado por meio da sobreposição de um pulso de saturação em folhas previamente adaptadas à luz ambiente, sendo calculado como $\Delta F/Fm' = (Fm'-F) / Fm'$, em que *F* é o rendimento de fluorescência antes do pulso de saturação e *Fm'* a fluorescência máxima durante o pulso de saturação. O $\Delta F/Fm'$ foi utilizado para estimar a taxa aparente de transporte de elétrons (*ETR*) de acordo com Bilger et al. (1995): *ETR* = $\Delta F/Fm'$ x DFF x 0,5 x 0,84, em que DFF é a densidade de fluxo de fótons (µmol m⁻² s ⁻¹) incidente sobre a folha, 0,5 o valor correspondente a fração da energia de excitação distribuída para o fotossistema II (FSII) (Laisk e Loreto, 1996), e 0,84 o valor correspondente a fração de luz incidente que é absorvida pelas folhas (Ehleringer, 1981). O coeficiente de extinção não fotoquímica foi calculado como NPQ = (Fm-Fm') / Fm' (Bilger e Björkman, 1990). As medições foram realizadas entre 7h e 11 horas.

3.5.4. Concentração de pigmentos cloroplastídicos

A concentração de pigmentos cloroplastídicos foi determinado por meio da extração com dimetilsulfóxido (DMSO), saturado com carbonato de cálcio (CaCO₃), mediante ajustes da metodologia descrita por Kuki et al. (2005). Três discos foliares com diâmetro de 5 mm foram incubados em frascos, envolvidos com papel alumínio e vedados, contendo 5 mL da solução de DMSO, por um período de 24 horas a 65 °C em banho-maria. Posteriormente a absorbância da solução de extração foi determinada nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665 nm por meio de um espectrofotômetro UV-VIS (Modelo Evolution 60S, Thermo Scientific, Madison – USA). As concentrações de clorofila *a* (665 nm), *b* (649 nm) e carotenoides totais (480 nm) foram calculadas de acordo com Wellburn (1994) e expressos por área. A clorofila total foi calculada pelo somatório das concentrações das clorofilas *a* e *b*.

3.5.5. Biometria

Para a avaliação do crescimento das plantas de *R. sativus* e de *C. abyssinica* foram obtidos os dados biométricos de altura de planta (AP), diâmetro de caule (DC), número de folhas (NF), de nós (NN), de entrenós (NE), massa seca de folhas (MSF), caule (MSC) e estruturas reprodutivas (MSER). As medidas de altura de planta (cm) foram realizadas com trena métrica, considerando o comprimento da haste principal do colo até o ápice do caule; o diâmetro de caule (mm) foi mensurado com paquímetro digital cinco centímetros acima do coleto; o número de folhas através da contagem de todas as folhas da planta e o número de nós e entrenós através da contagem na haste principal. A massa seca de folhas, caule e estruturas reprodutivas, expressa em g planta⁻

¹, foi obtida após secagem em estufa de circulação de ar a 65 °C até peso constante e pesagem em balança de precisão 0,0001g.

3.5.6. Avaliação do sistema radicular

Para a avaliação da arquitetura do sistema radicular das plantas de *R. sativus* e de *C. abyssinica* foi aberta uma trincheira em cada reposição hídrica no mesmo período das avaliações biométricas. As trincheiras ficaram perpendiculares ao sulco de plantio, sendo abertas no espaçamento de 0,50 m, equivalente a distância da entrelinha de plantio, com comprimento de 0,50 m e profundidade de 0,60 m, totalizando 150 dm³. Para a abertura das trincheiras foram utilizados enxadão e cavadeira e para a exposição das raízes foi feita a escarificação manual, com o auxílio de pregos e pincéis. Posteriormente, foram obtidas as imagens com câmera digital.

3.5.7. Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos ao acaso, em esquema de parcelas subdivididas, com doze parcelas, três subparcelas e quatro repetições. As parcelas foram constituídas pelas reposições hídricas: 100% da capacidade de campo (CC) – controle; 66% da CC e 33% da CC; e as subparcelas pelos três tempos de avaliação das características fisiológicas: 10 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT), 15 DAAT e 21 DAAT para o *R. sativus* e 13 DAAT, 17 DAAT e 24 DAAT para o *C. abyssinica*.

Para a análise dos dados biométricos, utilizou-se o delineamento de blocos ao acaso, sendo as três reposições hídricas (100%, 66% e 33% CC) e um tempo de avaliação (42 DAAT - *R. sativus* e 43 DAAT- *C. abyssinica*) e oito repetições.

Os dados fisiológicos e biométricos foram submetidos a análises de variância pelo teste F (P < 0,05; P < 0,01) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (P < 0,05) utilizando o programa Sistema de Análise de Variância (SISVAR, versão 5.3, Ferreira, 2010). Para a arquitetura do sistema radicular foi realizada a análise qualitativa dos dados obtidos.

4. RESULTADOS

4.1. Manejo da irrigação (Tensiometria e umidade do solo)

As lâminas de irrigação foram aplicadas sempre que os valores de tensão de água no solo estavam acima de 25 kPa. Durante o período de condução deste estudo, a tensão de água do solo máxima obtida foi de 32 kPa (01/07) e a mínima de 20 kPa (15/06), para o *R. sativus* (Figura 1A). Já o *C. abyssinica* apresentou tensão de água no solo máxima de 34 kPa (15/06) e a mínima de 20 kPa (25/06) (Figura 1B). A tensão de água no solo é um importante indicador da disponibilidade de água para as plantas, além de possibilitar a estimativa da quantidade de água a ser aplicada na irrigação (Medici et al., 2014).



Figura 1. Tensão de água no solo (kPa) na área de cultivo de *R. sativus* (A) e *C. abyssinica* (B) durante o período experimental. Rio Verde, GO, Brasil, 2015.

A umidade de solo (U) diferiu entre as reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC, sendo obtidos os valores médios de 0,31 g g⁻¹, 0,23 g g⁻¹ e 0,14 g g⁻¹, respectivamente, no estudo com *R. sativus* (Figura 2A). No estudo com *C. abyssinica*, os valores médios obtidos foram de 0,35 g g⁻¹ (controle), 0,25 g g⁻¹ (66% CC) e 0,13 g g⁻¹ (33% CC) (Figura 2B).



Figura 2. Umidade do solo (U, g g⁻¹) na profundidade de 0 a 20 cm nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC da área de cultivo de *R. sativus* (A) e *C. abyssinica* (B). Barras representam média \pm DP (n = 3). Rio Verde, GO, Brasil, 2015.

4.2. Monitoramento climático do ambiente

As variáveis climáticas de temperatura, umidade relativa do ar e precipitação foram, em média, de 20,8 °C, 67,7 % e 51,9 mm, respectivamente (Fig.3). Houve pouca variação da temperatura média mensal durante o período experimental. Os valores de déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) foram maiores em julho, no período final do experimento, com aumento de aproximadamente 45% em relação ao mês de maio (Fig. 3A). A precipitação total foi de aproximadamente 165,7 mm, com o menor índice

pluviométrico registrado no mês de junho. A média mensal de umidade relativa do ar se manteve abaixo dos 80% durante todo o período deste estudo, com queda acentuada no mês de julho (Fig. 3B).



Figura 3. Temperaturas média, máxima e mínima (°C), déficit de pressão de vapor do ar (kPa) [A], precipitação (mm) e umidade relativa do ar (%) [B] da área experimental no período de maio a julho. Rio Verde, Goiás, Brasil, 2015.

4.3. Relações hídricas

O potencial hídrico antemanhã (Ψ_{wf}) e o conteúdo relativo de água (CRA_f) nas folhas foram alterados apenas pelos dias após tratamento no *R. sativus* (Figura 4). Para esta espécie os menores valores de Ψ_{wf} foram obtidos aos 10 e 21 DAAT (Figura 4A), sendo observado neste período reduções no CRA_f. Entretanto, os valores se mantiveram acima de 80% de CRA_f durante o período do experimento (Figura 4E). O déficit hídrico induziu reduções no Ψ_{sf} aos 15 e 21 DAAT. No entanto, com 21 DAAT o Ψ_{sf} aumentou em relação aos 10 e 15 DAAT nas plantas controle e com reposições hídricas de 66% CC e 33% CC (Figura 4C).

No *C. abyssinica* o Ψ_{wf} aumentou na reposição hídrica de 66% CC aos 13 DAAT (Figura 4B). Em média, os valores de Ψ_{wf} nas plantas controle permaneceram em -0,20 MPa durante todo o período do experimento. O déficit hídrico não afetou o Ψ_{sf} e o CRA_f. Os menores valores de Ψ_{sf} e os maiores valores de CRA_f foram observados aos 13 e 24 DAAT (Figura 4D). O CRA_f do *C. abyssinica* se manteve acima dos 80% durante todo o experimento em todos os tratamentos (Figura 4F).



Figura 4. Potencial hídrico antemanhã (Ψ_{wf}) [A; B], potencial osmótico (Ψ_{sf}) [C; D], e conteúdo relativo de água (CRA_f) [E; F] em folhas de *R. sativus* e *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC em função dos dias após aplicação dos tratamentos (DAAT). Barras representam média \pm DP (n = 4). Médias seguidas de mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúsculas entre os dias após aplicação dos tratamentos, não diferem entre si pelo teste Tukey (P < 0.05).

4.4. Trocas gasosas

O déficit hídrico alterou as trocas gasosas do *R. sativus* (Figura 5). Com 21 DAAT a *A* e g_s aumentaram nas plantas cultivadas sob reposição hídrica de 66% CC em relação as plantas controle (Figura 5A e C). Os menores valores de *E* foram obtidos com 10 DAAT (Figura 5E). A relação C_i/C_a não foi afetada pelos tratamentos (Figura 5G). O déficit hídrico diminuiu a *EUA* aos 15 DAAT. Com 15 e 21 DAAT foram obtidos os menores valores de *EUA* nas reposições hídricas de 66% CC e 33% CC em relação aos 10 DAAT (Figura 5I), decorrentes dos maiores valores de *E* (Figura 5E).

Para o *C. abyssinica*, as trocas gasosas, *A*, g_s e relação C_i/ C_a não foram afetadas pelos tratamentos (Figura 5B, D e H). Para *E* e *EUA* instantânea houve efeito apenas DAAT (Figura 5F e J). A maior *E* e a menor *EUA* instantânea foi obtida aos 24 DAAT. Neste período a *E* aumentou em até 22 %, enquanto *EUA* instantânea diminuiu cerca de 23 % em relação aos 13 e 17 DAAT.



Figura 5. Taxa fotossintética (A) [A; B], condutância estomática (g_s) [C; D], taxa transpiratória (E) [E; F], relação entre concentração interna e externa de CO₂ (C_i/C_a) [G; H] e eficiência instantânea do uso da água (EUA) [I; J] em folhas de R. sativus e C. abyssinica nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC em função dos dias após aplicação dos tratamentos (DAAT). Barras representam média \pm DP (n = 4). Médias seguidas de mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúsculas entre os dias após aplicação dos tratamentos, não diferem entre si pelo teste Tukey (P<0,05).

4.5. Fluorescência da clorofila a

As características de fluorescência da clorofila *a*, de modo geral, não foram afetadas pelo déficit hídrico no *R. sativus* e no *C. abyssinica*, em relação aos respectivos controles (Figura 6). Para o *R. sativus*, a razão F_v/F_m foi menor aos 10 DAAT (Figura 6A), porém, os valores permaneceram em torno de 0,80. Com 15 DAAT e 21 DAAT foram obtidos os maiores valores de $\Delta F/F_m$ ' (Figura 6C) e os menores valores de *ETR* (Figura 6E) e *NPQ* (Figura 6G). O aumento foi de 33% no $\Delta F/F_m$ ', com reduções de até 41% na *ETR* e 53% no *NPQ* em relação aos 10 DAAT.

Para o *C. abyssinica*, as alterações nas variáveis de F_v/F_m , $\Delta F/F_m$ ', *ETR* e *NPQ* foram apenas em função dos DAAT. Embora a razão F_v/F_m tenha diferido aos 13, 17 e 24 DAAT, os valores permaneceram próximos a 0,80, semelhante a *R. sativus* (Figura 6B). O $\Delta F/F_m$ ' aumentou em até 28% com 24 DAAT em relação aos 13 DAAT (Figura 6D). Os maiores valores de *ETR* foram obtidos aos 17 DAAT (Figura 6F). O *NPQ* diminui acentuadamente aos 24 DAT. Em média, a redução foi de 58% em comparação aos 13 DAAT (Figura 6H).



Figura 6. Rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m) [A; B], rendimento quântico efetivo do fotossistema II $(\Delta F/F_m')$ [C; D], taxa de transporte de elétrons (ETR) [E; F] e coeficiente de extinção não fotoquímico (NPQ) [G; H] em folhas de *R. sativus* e *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC em função dos dias após aplicação dos tratamentos (DAAT). Barras representam média \pm DP (n = 4). Médias seguidas de mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúsculas entre os dias após aplicação dos tratamentos, não diferem entre si pelo teste Tukey (*P*<0,05).

4.6. Concentração de pigmentos cloroplastídicos

De modo geral, não houve efeito do déficit hídrico na concentração de pigmentos fotossintéticos do *R. sativus* (Figura 7). As concentrações de clorofila *a* e total foram maiores aos 21 DAAT (Figura 7A e G). Os pigmentos, clorofila *b* e carotenoides não foram afetados pelos tratamentos (Figura 7C e E).

No *C. abyssinica,* a concentração dos pigmentos fotossintéticos, clorofila *b*, carotenoides e clorofila total foram menores na reposição hídrica de 66% CC aos 13, 17 e 24 DAAT (Figura 7D, F e H). A maior concentração de clorofila *b* e de clorofila total foram obtidas na condição de 33% CC e com 17 e 24 DAAT. A menor concentração de carotenoides foi obtida nas plantas cultivadas sob 66% CC. A concentração de carotenoides aumentou progressivamente com 17 DAAT (23%) e 24 DAAT (40%), em relação aos 13 DAAT. A concentração de clorofila *a* diferiu apenas nos DAAT, com os maiores valores obtidos aos 24 DAAT (Figura 7B). O acréscimo foi de 31% em relação aos 13 DAAT (Figura 7B).



Figura 7. Concentração de clorofila *a* [A; B], clorofila *b* [C; D], carotenoides [E; F] e clorofila total [G; H] em folhas de *R. sativus* e de *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC em função dos dias após aplicação dos tratamentos (DAAT). Barras representam média \pm DP (n = 4). Médias seguidas de mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúsculas entre os dias após aplicação dos tratamentos, não diferem entre si pelo teste Tukey (P<0,05).

De modo geral, o déficit hídrico promoveu poucas alterações expressivas no crescimento das plantas de *R. sativus* e de *C. abyssinica* (Figura 8). No *R. sativus* apenas o número de folhas (NF) e a massa seca de folhas (MSF) diminuíram na condição de 66% CC (Figura 8E e F). Enquanto, no *C. abyssinica*, as reduções foram mais proeminentes no diâmetro de caule (DC), na massa seca de folhas (MSF) e na massa seca de caule (MSC) na reposição hídrica de 33% CC (Figura 8B, F e G).



Figura 8. Altura de planta (AP) [A], diâmetro de caule (DC) [B], número de nós (NN) [C], número de entrenós (NEN) [D], número de folhas (NF) [E], massa seca de folhas (MSF) [F], massa seca de caule (MSC) [G] e massa seca de estrutura reprodutiva (MSER) [G] em plantas de *R. sativus* e *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC aos 42 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT). Barras representam média \pm DP (n = 8). Médias seguidas de mesma letra maiúscula entre as reposições hídricas não diferem entre si pelo teste Tukey (P < 0,05).

O potencial osmótico (Ψ_{sr}) e o conteúdo relativo de água (CRA_r) das raízes de *R. sativus* e de *C. abyssinica* não foram afetados pelos tratamentos (Figura 9). Em média, os valores de Ψ_{sr} ficaram próximos de -0,90 MPa e os de CRA_r em 90% nas duas espécies.



Figura 9. Potencial osmótico (Ψ_{sr}) [A; B] e conteúdo relativo de água da raiz (CRA_r) [C; D] em plantas de *R. sativus* e *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (controle), 66% CC e 33% CC aos 42 e 43 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT). Barras representam média \pm DP (n = 8). Médias seguidas de mesma letra maiúscula entre as reposições hídricas não diferem entre si pelo teste Tukey (P < 0,05).

Os dados visuais demonstram o comportamento do sistema radicular das plantas de *R. sativus* (Figura 10) e *C. abyssinica* (Figura 11) nas três reposições hídricas, em condições de campo. De modo geral, em ambas as espécies, houve menor concentração e aprofundamento das raízes nas plantas controle (Figura 10A e 11A). Nas plantas de *R. sativus* sob condição de 66% CC (Figura 10B) e 33% CC (Figura 10C) verifica-se um sistema radicular mais profundo, em função do aumento no comprimento das raízes, e a formação de um órgão subterrâneo mais proeminente na camada

superficial, ampliando a capacidade de armazenamento de água desta espécie (Figura 12).

Nas reposições hídricas de 66% CC (Figura 11B) e 33% CC (Figura 11C), as plantas de *C. abyssinica* aumentaram a concentração de raízes na superfície e investiram numa maior distribuição de raízes nas camadas mais profundas do solo.



Figura 10. Sistema radicular das plantas de *R. sativus* nas reposições hídricas de 100% CC (A), 66 % CC (B) e 33% CC (C) aos 40 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT).



Figura 11. Sistema radicular das plantas de *C. abyssinica* nas reposições hídricas de 100% CC (A), 66% CC (B) e 33% CC (C) aos 41 dias após aplicação dos tratamentos (DAAT).

5. DISCUSSÃO

O monitoramento do conteúdo de água no solo e das condições climáticas, durante o período experimental, evidenciam que as plantas de *Raphanus sativus* L e *Crambe abyssinica* Hochst foram cultivadas em um ambiente sob condições de estresse. O decréscimo na umidade relativa do ar, o baixo índice pluviométrico e o aumento de DPV, observados neste estudo, são características de um ambiente estressante para plantas em geral. Em condições de campo, o efeito do déficit hídrico tende a ser intensificado pela combinação com outros fatores de estresse, como temperatura, umidade relativa do ar e irradiância (Carmo-Silva et al., 2012).

Em geral, o déficit hídrico promove alterações nas respostas fisiológicas e morfológicas das plantas, que podem exercer efeito deletério ou mudanças adaptativas no crescimento e fotossíntese (Claeys e Inzé, 2013; Asharaf e Harris, 2013). Neste estudo, a maioria das repostas morfofisiológicas obtidas para o *R. sativus* e *C. abyssinica* cultivados sob déficit hídrico foram contrárias aos resultados observados na literatura, para outras espécies. Normalmente, em plantas responsivas ao déficit hídrico, espera-se reduções na taxa de assimilação de CO₂, condutância estomática e transpiração devido ao fechamento dos estômatos (Campos et al., 2014; Deeba et al., 2012). Esta é uma das primeiras repostas das plantas ao déficit hídrico, visando limitar as perdas de água por transpiração (Pinheiro e Chaves, 2011). Alterações nas relações hídricas, envolvendo reduções no conteúdo relativo de água, potencial hídrico e potencial osmótico também são esperadas com a diminuição do conteúdo de água no solo (Rahbarian et al., 2011; Fini et al., 2013).

Nas espécies estudadas, entretanto, a manutenção da hidratação dos tecidos foliares foi suficiente para que as trocas gasosas fossem semelhantes a das plantas

irrigadas, pois não houve reduções de A, E e C_i/C_a . As repostas de trocas gasosas do R. sativus e do C. abyssinica apontam para a ausência de limitações estomáticas na regulação da fotossíntese. Portanto, a manutenção do status hídrico nestas espécies pode ser efeito da presença de outros mecanismos adaptativos para controle do uso da água. Neste estudo, atribuiu-se ao ajuste osmótico, no caso do R. sativus, e a capacidade de adaptação do sistema radicular, nas duas espécies, o alto conteúdo hídrico das folhas. O declínio do potencial osmótico a valores mais negativos no R. sativus indicam a capacidade desta espécie de atenuar os efeitos deletérios do déficit hídrico por meio de ajuste osmótico (Babita et al., 2010). O ajustamento osmótico assume função osmoprotetora para a manutenção da turgescência e, consequentemente, do metabolismo fotossintético (Silva et al., 2010; Deeba et al., 2012; Askari e Ehsanzadeh, 2015). Esperava-se também maior acúmulo de solutos nas folhas do C. abyssinica cultivado sob déficit hídrico. No entanto, os valores de Ψ_{sf} foram semelhantes aos das plantas bem irrigadas, caracterizando a ausência de ajuste osmótico. Contudo, ainda assim, o C. abyssinica manteve alto conteúdo hídrico celular, provavelmente em razão da maior capacidade de absorção de água do sistema radicular. A manutenção do status hídrico em níveis adequados permite a continuidade das atividades metabólicas durante longos períodos de déficit hídrico (Babita et al., 2010; Pinheiro e Chaves, 2011; Fioreze et al., 2011). O acúmulo de solutos mostra uma importante estratégia de adaptação fisiológica para o aumento da tolerância à seca em plantas (Silva et al., 2010; Babita et al., 2010). Assim como o aprofundamento do sistema radicular e a distribuição de raízes no solo (Vadez, 2014), como observado em R. sativus e C. abyssinica.

O efeito do déficit hídrico sobre a eficiência fotoquímica depende da intensidade do estresse (Batra et al., 2014). Normalmente, a diminuição da razão F_{v}/F_{m} , do $\Delta F/F_{m}$ ' e da *ETR* em plantas sob estresse indicam a ocorrência de distúrbios na etapa fotoquímica da fotossíntese (Rahbarian et al., 2011). No caso do *R. sativus* e do *C. abyssinica*, as respostas obtidas para a fluorescência da clorofila *a* evidenciam a ausência de danos fotoinibitórios na etapa fotoquímica da fotossíntese. Os resultados de trocas gasosas corroboram com esta resposta, pois os valores da taxa fotossintética não diminuíram com o déficit hídrico. Devido a robustez das raízes, o *R. sativus* e o *C. abyssinica*, mantiveram a *A*, *E* e g_s nas plantas sob déficit hídrico. Além disso, o bom desempenho fotossintético destas espécies, mesmo sob estresse, também pode ser explicado pelos resultados de concentração de pigmentos fotossintéticos. A eficiência fotossintética e a capacidade de adaptação das plantas às condições do ambiente estão ligadas a concentração dos pigmentos fotossintéticos, clorofila a, clorofila b e carotenoides (Jaleel et al., 2009; Din et al., 2011). Alterações no conteúdo destes pigmentos podem estar associadas a mecanismos de proteção, para evitar os efeitos danosos do déficit hídrico sobre a maquinaria fotossintética (Din et al., 2011; Asharaf e Harris, 2013). Já que a eficiência da captação de luz nos fotossistemas I e II resultam da concentração de pigmentos fotossintéticos durante o período de estresse (Asharaf e Harris, 2013; Batra et al., 2014).

As relações hídricas, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e concentração de pigmentos fotossintéticos do *R. sativus* foram afetadas pelo estádio fenológico das plantas. Demonstrando variações nas respostas fisiológicas da espécie estudada entre as fases de crescimento vegetativo (10 e 15 DAT) e reprodutivo, com a emissão de botão floral (21 DAT). Sabe-se que as respostas morfofisiológicas podem ser alteradas com a mudança de estádio fenológico da planta (Farooq et al., 2009; Nascimento et al., 2011) e que geralmente, na fase reprodutiva há maior demanda por fotoassimilados, que serão destinados a produção de estruturas reprodutivas (Tardieu, 2012). Portanto, as respostas fisiológicas observadas entre os estádios fenológicos podem estar relacionadas com o redirecionamento da energia para o florescimento e produção de grãos (Ghoulam et al., 2002).

De modo geral, as respostas morfológicas do *R. sativus* e do *C. abyssinica* indicaram que o crescimento destas plantas não foi comprometido de modo expressivo pelo déficit hídrico. A atenuação do impacto negativo do déficit hídrico no crescimento destas espécies está associada as respostas fisiológicas obtidas neste estudo, que evidenciaram a ausência de danos na maquinaria fotossintética mesmo com a limitação de água no solo. Neste caso, os decréscimos constatados no NF e MSF no *R. sativus*, e do DC, MSC e MSF no *C. abyssinica* podem ser efeito da redistribuição dos fotoassimilados para o desenvolvimento do sistema radicular nas plantas estressadas. A proliferação de raízes no *R. sativus* e no *C. abyssinica* foram significativas nas condições de 66% CC e 33% CC em comparação as plantas irrigadas.

A capacidade de reidratação dos tecidos foliares e, consequentemente, a eficiência fotossintética, do *R. sativus* e do *C. abyssinica* podem estar relacionadas, ainda, a capacitância do caule, a eficiência hidráulica e a densidade de venação (Brodribb et al., 2010). Sob déficit hídrico, a água acumulada no caule pode ser redistribuída para evitar a desidratação dos tecidos, assumindo importante papel na regulação do potencial hídrico foliar (Maes et al., 2009; Matos et al., 2014). A

condutividade hidráulica e o ajuste osmótico das raízes também são características importantes para o controle do uso da água em plantas sob estresse. O acúmulo de carboidratos no sistema radicular é outra estratégia de defesa contra o déficit hídrico em plantas que toleram à seca (Silva et al., 2010; Königshofer e Löppert, 2015). No entanto, tais parâmetros não foram avaliados neste trabalho, o que evidencia a necessidade da realização de análises adicionais que possam confirmar esta hipótese.

A ausência de efeitos expressivos do déficit hídrico nas respostas morfofisiológicas do R. sativus e do C. abyssinica foram atribuídas, em grande parte, a arquitetura do sistema radicular destas plantas. A profundidade de enraizamento e a distribuição de raízes são importantes linhas de defesa da planta contra à seca (Gowda et al., 2011; Vadez, 2014). Especialmente, por favorecer a absorção e retenção de água mesmo com a queda no conteúdo hídrico do solo, mantendo o status hídrico da planta inteira (Gowda et al., 2011). Uma vez que estas características adaptativas do sistema radicular possibilitam a exploração de um volume maior de solo (Henry et al., 2011). Além disso, os resultados de Ψ_{sr} e CRA_r do *R. sativus* e do *C. abyssinica* evidenciam alto conteúdo hídrico nas raízes destas espécies, mesmo sob condição de déficit hídrico. Um sistema radicular mais robusto constitui importante estratégia para aumentar a eficiência na absorção de água e garantir o crescimento e a sobrevivência das plantas em ambientes sujeitos a longos períodos de restrição hídrica (Henry et al., 2011; Pinheiro e Chaves, 2011). A sinalização da seca pelas raízes estimula a ativação de inúmeras respostas morfofisiológicas na planta, garantindo que processos essenciais, como a fotossíntese e o crescimento, não sejam prejudicados pelo déficit hídrico (Jensen et al., 2010).

A manutenção do *status* hídrico no *R. sativus* e no *C. abyssinica* sugere um eficiente mecanismo protetor constituído, principalmente, pela capacidade de aprofundamento e distribuição do sistema radicular no solo, que conferem a estas espécies tolerância ao déficit hídrico. No caso do *R. sativus*, apesar da discreta redução no potencial osmótico foliar, ainda assim, o ajuste osmótico contribuiu para evitar a perda do turgor celular nas plantas estressadas.

A alta eficiência do sistema radicular destas espécies foi o suficiente para atender as demandas da planta, mitigando os danos causados pelo déficit hídrico sobre a maquinaria fotossintética.

6. CONCLUSÕES

1. A manutenção da turgescência atenuou os impactos negativos do déficit hídrico sobre o crescimento e a fotossíntese nas plantas de *Raphanus sativus* L. e de *Crambe abyssinica* Hochst.

2. No *R. sativus* os principais mecanismos envolvidos nas repostas de tolerância ao déficit hídrico abrangem a capacidade de ajustamento osmótico foliar e aprofundamento do sistema radicular no solo.

3. No *C. abyssinica* a resposta de tolerância ao déficit hídrico envolve modificações na arquitetura do sistema radicular, principalmente pela maior distribuição de raízes no solo.

4. A partir dos parâmetros fisiológicos e morfológicos mensurados neste estudo pode-se afirmar que o *R. sativus* e o *C. abyssinica* possuem estratégias de tolerância à seca.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Asharaf, M., Harris, P.J.C., 2013. Photosynthesis under stressful environments: an overview. Photosynthetica 51, 163-190.

Askari, E., Ehsanzadeh, P., 2015. Osmoregulation-mediated differential responses of field-grown fennel genotypes to drought. Ind. Crops Prod. 76, 494-508.

Babita, M., Maheswari, M., Rao, L.M., Shanker, A.K., Gangadhar Rao, D., 2010. Osmotic adjustment, drought tolerance and yield in castor (*Ricinus communis* L.) hybrids. Environ. Exp. Bot. 69, 243-249.

Baker, N.R., 1993. Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress, in: Smith, J.A.C., Griffiths, H. (Eds.), Water deficit: plant responses from cell to community, Bios Scientific Publishers, Oxford, pp. 221-235.

Barros, J.R., Balero, J.C.S., 2012. A influência do clima e do tempo do Centro-Oeste do Brasil nas condições de voo na região. Élisée, Revista de Geografia 1, 25-49.

Barrs, H.D., Weatherley, P.E., 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Aust. J. Biol. Sci. 15, 413-428.

Batra, N.G., Sharma, V., Kumari, N., 2014. Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments, and thylakoid membrane proteins of *Vigna radiate*. J. Plant Interact. 9, 712-721.

Bilger, W., Björkman, O., 1990. Role of xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of Hedera canariensis. Photosynth. Res. 25, 173-185.

Bilger, W., Schreiber, U., Bock, M., 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical of chlorophyll fluorescence in the field. Oecologia 102, 425-432.

Brodribb, T.J., Field, T.S., Sack, L., 2010. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. Funct. Plant Biol. 37, 488-498.

Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Hoffmann, W.A., Meizer, F.C., Franco, A.G., Giambelluca, T., Miralles-Wilhelm, F., 2008. Control on stand transpiration and soil water utilization along tree density gradient in a Neotropical savanna. Agr. Forest Meteorol. 148, 839-849.

Bürling, K., Cerovic, Z.G., Cornic, G., Ducruet, J.M., Noga, G., Hunsche, M., 2013. Fluorescence-based sensing of drought-induced stress in the vegetative phase of four contrasting wheat genotypes. Environ. Exp. Bot. 89, 51-59.

Calegari, A., 1990. Plantas para adubação verde de inverno no Sudoeste do Paraná. Boletim Técnico: Instituto Agronômico do Paraná 35, 1-36.

Campos, H., Trejo, C., Peña-Valdivia, C., García-Nava, R., Conde-Martínez, F.V., Cruz-Ortega, M.R., 2014. Stomatal and non-stomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annum* L.) plants under water stress and re-watering: Delayed restoration of photosynthesis during recovery. Environ. Exp. Bot. 98, 56-64.

Carmo-Silva, A.E., Gore, M.A., Andrade-Sanchez, P., French, A.N., Hunsaker, D.J., Salvucci, M.E., 2012. Decreased CO_2 availability and inactivation of rubisco limit photosynthesis in cotton plants under heat and drought stress in the field. Environ. Exp. Bot. 83, 1-11.

Chammoun, N., Geller, D.P., Das, K.C., 2013. Fuel properties, performance testing and economic feasibility of *Raphanus sativus* (oilseed radish) biodiesel. Ind. Crops Prod. 45, 155-159.

Claeys, H., Inzé, D., 2013. The agony of choice: how plants balance growth and survival under water-limiting conditions. Plant Physiology 162, 1768-1779.

Cremonez, P.A., Feiden, A., Cremonez, F.E., Rossi, E., Antonelli, J., Nadaleti, W.C., Tomassoni, F., 2013. Nabo forrageiro: do cultivo a produção de biodiesel. Acta Iguazu 2, 64-72.

Crusciol, C.A.C., Cottica, R.L., Lima, E.V., Andreotti, M., Moro, E., Marcon, E., 2005. Persistência de palhada e liberação de nutrientes do nabo forrageiro no plantio direto. Pesqui. agropec. bras. 40, 161-168.

Deeba, F., Pandey, A.K., Ranjan, S., Mishra, A., Singh, R., Sharma, Y.K., Shirke, P.A., Pandey, V., 2012. Physiological and proteomic responses of cotton (*Gossypium herbaceum* L.) to drought stress. Plant Physiol. Biochem. 53, 6-18.

Derpsch, R., Calegari, A., 1992. Plantas para adubação verde de inverno. Iapar, Londrina. Circular 73. 80 p.

Desai, B.B., 2004. Seeds handbook: biology, production processing and storage. 2. ed. New York: Marcel Dekker. 787p.

Devappa, R.K., Makkar, H.P.S., Becker, K., 2010. Jatropha toxicity – a review. J. Toxicol. Environ. Health B Crit. Rev. 13, 476-507.

Din, J., Khan, S.U., Ali, I., Gurmani, A.R., 2011. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. The J. Anim. Plant Sci. 21, 78-82.

Ehleringer, J., 1981. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. Oecologia 102, 366-370.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 2006. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 412 p.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 1997. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). Manual de métodos de análise de solo/ Centro Nacional de Pesquisas de Solos. – 2. ed. ver. atual. – Rio de Janeiro. 212p.

Falasca, S.L., Lamas, M.C., Carballo, S.M., Anschau, A., 2010. Crambe abyssinica: An almost unknown crop with a promissory future to produce biodiesel in Argentina. Int. J. Hydrogen Energ. 35, 5808-5812.

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A., 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agron. Sustain. Dev. 29, 185-212.

Ferreira, D.F., 2010. SISVAR – Sistema de análise de variância. Versão 5.3. Lavras-MG: UFLA.

Fini, A., Bellasio, C., Pollastri, S., Tattini, M., Ferrini, F., 2013. Water relations, growth, and leaf gas exchange as affected by water stress in *Jatropha curcas*. J. Arid Environ. 89, 21-29.

Fioreze, S.L., Pivetta, L.G., Fano, A., Machado, F.R., Guimarães, V.F., 2011. Comportamento de genótipos de soja submetidos a déficit hídrico intenso em casa de vegetação. Rev. Ceres 58, 342-349.

Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochim. Biophys. Acta 990, 87-92.

Ghoulam, C., Foursy, A., Fares, K., 2002. Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars. Environ. Exp. Bot. 47, 39-50.

Gowda, V.R.P., Henry, A., Yamauchi, A., Shashidhar, H.E., Serraj, R., 2011. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. Field Crop. Res. 122, 1-13.

Henry, A., Gowda, V.R.P., Torres, R.O., McNally, K.L., Serraj, R., 2011. Variation in root system architecture and drought response in rice (*Oryza sativa*): Phenotyping of the OryzaSNP panel in rainfed lowland fields. Field Crop. Res. 120, 205-214.

Issariyakul, T., Dalai, A. K., 2014. Biodiesel from vegetable oils. Renew. Sust. Energ. Rev. 31, 446-471.

Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Aljuburi, H.J., Somaundaram, R., Panneerselvam, R., 2009. Drought Stressin Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. Int. J. Agr. Biol. 11, 100-105.

Jasper, S.P., Biaggioni, M.A.M., Silva, P.R.A., Seki, A.S., Bueno, O.C., 2010. Análise energética da cultura do Crambe (*Crambe abyssinica* Hochst) produzida em plantio direto. Engenharia Agrícola 30, 395-403.

Javaux, M., Schroder, T., Vanderborght, J., Vereecken, H., 2008. Use of a threedimensional detailed modeling approach for predicting root water uptake. Vadose Zone J. 7, 1079-1088.

Jensen, C.R., Battilani, A., Plauborg, F., Psarras, G., Chartzoulakis, K., Janowiak, F., Stikic, R., Jovanovic, Z., Li, G., Qi, X., Liu, F., Jacobsen, S-E., Andersen, M.N., 2010. Deficit irrigation based on drought tolerance and root signaling in potatoes and tomatoes. Agr. Water Manage. 98, 403-413.

Königshofer, H., Löppert, H-G., 2015. Regulation of invertase activity in different root zones of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings in the course of osmotic adjustment under water deficits conditions. J. Plant Physiol. 183, 130-137.

Kuki, K.N., Oliva, M.A., Gomes, F.P., Costa, A.C., 2005. Avaliação da eficiência do dimetilsulfóxido na extração de pigmentos foliares de *Schinus terebenthifolius* e *Cocos nucifera*. In: Anais do Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal. X Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal e XII Congresso Latino Americano de Fisiologia Vegetal.

Laisk, A., Loreto, F., 1996. Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. Plant Physiol. 110, 903-912.

Maes, W.H., Achten, W.M.J., Reubens, B., Raes, D., Samson, R., Muys, B., 2009. Plant-water relationships and growth strategies of *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. J. Arid Environ. 73, 877-884.

Marquelli, W.A., Calbo, A.G., 2009. Manejo de irrigação em hortaliças com sistema Irrigas®. Brasília, DF: Embrapa Hortaliças. 16p. (Circular Técnica, 69).

Matos, F.S., Torres Junior, H.D., Rosa, V.R., Santos, P.G.F.S., Borges, L.F.O., Ribeiro, R.P., Neves, T.G., Cruvinel, C.K.L., 2014. Estratégia morfofisiológica de tolerância ao déficit hídrico de mudas de pinhão manso. Magistra 26, 19-27.

Mauad, M., Garcia, R.A., Vitorino, A.C.T., Silva, R.M.M.F., Garbiate, M.V., Coelho, L.C.F., 2013. Matéria seca e acúmulo de macronutrientes na parte aérea das plantas de Crambe. Ciência Rural 43, 771-778.

Medici, L.O., Reinert, F., Carvalho, D.F., Kozak, M., Azevedo, R.A., 2014. What about keeping plants well watered? Environ. Exp. Bot. 99, 38-42.

Morais, C.S.B., Santos, L.A.S., Rossetto, C.A.V., 2014. Desempenho agronômico da cultura do nabo forrageiro influenciado pelos resíduos de plantas de girassol. Biosci. J. 30, 117-128.

Muriana, H.B., Mari, A.G., Nardi, R., Ecco, F.H., Dierings, L.S., Segala, A., 2013. Exigências agroclimáticas das culturas energéticas no Brasil. Revista Brasileira de Energias Renováveis 2, 60-72.

Nascimento, S.P.do, Bastos, E.A., Araújo, E.C.E., Freire Filho, F.R., Silva, E.M.da., 2011. Tolerância ao déficit hídrico em genótipos de feijão-caupi. Rev. bras. eng. agríc. ambient. 15, 853-860.

Ocheltree, T.W., Nippert, J.B., Prasad, P.V.V., 2013. Stomatal responses to changes in vapor pressure deficit reflect tissue-specific differences in hydraulic conductance. Plant Cell Environ. 37, 132-139.

Padula, A.D., Santos, M.S., Ferreira, L., Borenstein, D. 2012. The emergence of the biodiesel industry in Brazil: Current figures and future prospects. Energy Policy 44, 395-405.

Pask, A.J.D., Pietragalla, J., Mullan, D.M., Reynolds, M.P., 2012. Physiological Breeding II: A Field Guide to Wheat Phenotyping, in: Pierre, C.S., Arce, V.T. (Eds.), Osmotic adjustment. D.F.: CIMMYT, México, pp. 21-24.

Penariol, F.G., Fornasieri Filho, D., Coicev, L., Bordin, L., Farinelli, R., 2003. Comportamento de cultivares de milho semeadas em diferentes espaçamentos entre linhas e densidades populacionais, na safrinha. Revista Brasileira de Milho e Sorgo 2, 52-60.

Pereira, P.P. Biodiesel e agricultura familiar: estudos do nabo forrageiro. 2012. 107 f. Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento Regional). Universidade Tecnológica Federal do Paraná.

Phoo, Z.W.M.M., Razon, L.F., Knothe, G., Ilham, Z., Goembira, F., Madrazo, C.F., Roces, S.A., Saka, S., 2014. Evaluation of Indian milkweed (*Calotropis gigantea*) seed oil as alternative feedstock for biodiesel. Ind. Crop. Prod. 54, 226-232.

Pinheiro, C., Chaves, M.M., 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? J. Exp. Bot. 62, 869-882.

Pinheiro, H.A., DaMatta, F.M., Chaves, A.R.M., Loureiro, M.E., Ducatti, C., 2005. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. Ann. Bot. 96, 101-108.

Pitol, C., Brochi, D.L., Roscoe, R., 2010. Tecnologia e produção: crambe 2010. Maracajú: FUNDAÇÃO MS, p. 60.

Rahbarian, R., Khavari-Nejad, R., Ganjeali, A., Bagheri, A., Najafi, F., 2011. Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water relations in tolerant

and susceptible chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 53, 47-56.

Santos, H.P., 2002. Principais forrageiras para integração lavoura-pecuária, sob plantio direto, nas regiões Planalto e Missões do Rio Grande do Sul. Passo Fundo: Embrapa Trigo. 142p.

Sapeta, H., Costa, J.M., Lourenço, T., Maroco, J., Linde, P.V.D., Oliveira, M.M., 2013. Drought stress response in *Jatropha curcas*: growth and physiology. Environ. Exp. Bot. 85, 76-84.

Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstret, E.D., Hemmingsen, E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. Science 148, p. 339-346.

Silva, E.N., Ferreira-Silva, S.L., Viégas, R.A., Silveira, J.A.G., 2010. The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. Environ. Exp. Bot. 69, 279-85.

Souza, D.M.G., Lobato, E., 2004. Cerrado: correção do solo e adubação. 2 ed. Brasília: Embrapa Cerrados. 416p.

Tardieu, F., 2012. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. J. Exp. Bot. 63, 25-31.

Toebe, M., Lopes, S.J., Storck, L., Silveira, T.R.da., Milani, M., Casarotto, G., 2010. Estimativa de plastocrono em crambe. Ciência Rural 40, 793-799.

Vadez, V., 2014. Root hydraulics: The forgotten side of roots in drought adaptation. Field Crop. Res. 165, 15-24.

Van Genuchten, M.T., 1980. A closed form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 44, 892-898.

Van Kooten, O., Snel, J.F.H., 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. Photosynth. Res. 25, p.147-150.

Wellburn, A.R., 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. J. Plant Physiol. 144, 307-313.

Zonin, V.J., Antunes JR., J.A.V., Leis, R.P., 2014. Multicriteria analysis of agricultural raw materials: A case study of BSBIOS and PETROBRAS BIOFUELS in Brazil. Energy Policy 67, 255-263.