

UNIVERSIDADE DE PASSO FUNDO
FACULDADE DE AGRONOMIA E MEDICINA VETERINÁRIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**Caracterização fisiológica e agronômica de híbridos de canola
resistentes a herbicidas triazinas ou imidazolinonas**

Miria Rosa Durigon

Passo Fundo

2016

Miria Rosa Durigon

Caracterização fisiológica e agronômica de híbridos de canola resistentes a herbicidas triazinas ou imidazolinonas

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária da Universidade de Passo Fundo, como requisito parcial para obtenção de título de Doutora em Agronomia.

Orientador:

Prof. Dr. Geraldo Luiz Chavarria Lamas Junior

Coorientador:

Prof. Dr. Leandro Vargas

Passo Fundo

2016



A Comissão Examinadora, abaixo assinada, aprova a tese

"Caracterização fisiológica e agronômica de híbridos de canola resistentes a herbicidas triazinas ou imidazolinonas"

Elaborada por

Miria Rosa Durigon

Como requisito parcial para a obtenção do grau de
"Doutora em Agronomia – Área de Produção Vegetal"

Aprovada em: 28/11/2016
Pela Comissão Examinadora

Dr. Geraldo Luiz Chavarria Lamas Junior
Presidente da Comissão Examinadora
Orientador

Dr. Gilberto Omar Tomm
Embrapa Trigo

Dr. Jorge Gouvea
Embrapa Trigo

Dr. Mauro Antônio Rizzardi
UPF

Dra. Hilda Hildebrand Soriani
UFSM

Dra. Eunice Oliveira Calvete
Coordenadora PPGAgro

Dr. Hélio Carlos Rocha
Diretor FAMV

CIP – Catalogação na Publicação

D962c Durigon, Miria Rosa

Caracterização fisiológica e agronômica de híbridos de canola resistentes a herbicidas triazinas ou imidazolinonas / Miria Rosa Durigon. – 2016.

138 f. : il. ; 25 cm.

Orientador: Prof. Dr. Geraldo Luiz Chavarria Lamas Junior.

Coorientador: Prof. Dr. Leandro Vargas.

Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade de Passo Fundo, 2016.

1. Canola. 2. Herbicidas. 3. Plantas – Análise. I. Lamas Junior, Geraldo Luiz Chavarria, orientador. II. Vargas, Leandro, coorientador. III. Título.

CDU: 633.853.49

Catalogação: Bibliotecário Luís Diego Dias de S. da Silva – CRB 10/2241

DEDICATÓRIA

Dedico aos meus pais Mario Celino e Maria Lucia
pelo amor, compreensão, auxílio e incentivo
incondicionais durante toda minha vida.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela vida.

À minha família, pelo carinho, incentivo e compreensão durante essa trajetória.

Ao meu namorado Sérgio Rizzi Júnior, pelo amor, companheirismo, apoio e compreensão, imprescindíveis para que eu conseguisse finalizar essa etapa.

À Universidade de Passo Fundo e ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia pela oportunidade oferecida de realização do doutorado.

À Capes, pela concessão de bolsa de estudos durante o curso.

À Embrapa Trigo, pela disponibilização das instalações para a realização dos experimentos.

Ao professor Dr. Geraldo Chavarria, pela orientação, ensinamentos e oportunidades concedidas para meu crescimento pessoal e profissional.

Ao professor Dr. Leandro Vargas, pela coorientação do meu trabalho, pela confiança depositada em mim e por todos os ensinamentos.

Ao professor Dr. Gilberto Omar Tomm, pelas contribuições e apoio no decorrer das pesquisas.

À Aline Scolaro Camera pela amizade, pelo auxílio na condução dos experimentos e pelos bons momentos passados juntas. Você foi essencial para o desenvolvimento deste trabalho! Muito obrigada!

Aos demais estagiários e amigos do Laboratório de Fisiologia Vegetal, em especial a Willian Pelisser da Rosa, Saimom Sozo e Felipe Moss, pela amizade, disponibilidade e auxílio na condução dos experimentos.

À Franciene Mariani e Joanei Cechin, pela disponibilidade em me auxiliar na condução e análise de experimentos.

A Everton Nunes, Everson Flores, Odirlei Dala Costa e Egídio Sbrissa pela disponibilidade e ajuda na instalação e condução dos experimentos.

Às colegas e amigas Cláudia Klein, Crislaine Sartori Suzana, Flávia Levinski e Valdéria Biazus pelo apoio, amizade e incentivo.

À Emater/RS-Ascar, por ter concedido licença para estudos, assim como aos colegas do Escritório Municipal de Ibirubá, Aline Deutsch, Daniela Zdanski, Elisa Tres, Lourival Gonçalves Filho, Maria Mattielo, Oneide Kumm e Reni dos Santos pelo apoio, compreensão e incentivo.

A todos que de alguma forma contribuíram para meu crescimento pessoal e profissional durante esta jornada.

EPÍGRAFE

“Sem sonhos, a vida não tem brilho. Sem metas, os sonhos não têm alicerces. Sem prioridades, os sonhos não se tornam reais. Sonhe, trace metas, estabeleça prioridades e corra riscos para executar seus sonhos. ”

Augusto Cury

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi caracterizar, sob os aspectos fisiológico e agronômico, híbridos de canola resistentes a herbicidas triazinas ou imidazolinonas. Os experimentos foram conduzidos no município de Passo Fundo, RS, em laboratório, casa-de-vegetação e campo, utilizando os híbridos Hyola 555TT (resistente a triazinas), Hyola 571CL (resistente a imidazolinonas) e Hyola 61 (convencional, sem resistência a herbicidas). Avaliou-se a funcionalidade da enzima acetolactato sintase (ALS); adaptabilidade dos híbridos; habilidade competitiva com o nabo (*Raphanus sativus*); efeitos da aplicação de herbicidas inibidores do fotossistema II e da enzima ALS em plantas resistentes, sob os aspectos visual, fisiológico e produtivo; etapa fotoquímica e bioquímica da fotossíntese em plantas resistentes a triazinas, em função da aplicação ou não do herbicida; potencial fotossintético, crescimento vegetativo e rendimento de grãos em condições de campo. Não há alteração na funcionalidade da enzima ALS, em decorrência da mutação genética que ocasiona resistência a imidazolinonas, no híbrido Hyola 571CL. Ocorre maior alocação de fotoassimilados para o caule no híbrido Hyola 571CL e, para as folhas, no híbrido Hyola 61. O híbrido Hyola 555TT apresenta crescimento inicial mais lento que os demais. A habilidade em competir com o nabo é semelhante entre os três híbridos, havendo prejuízo à cultura e benefício à planta daninha, quando em competição. Herbicidas triazinas e imidazolinonas não reduzem a produção de matéria seca de parte aérea de plantas de canola resistentes. A aplicação da atrazina não inibe de forma permanente as trocas gasosas em plantas resistentes, mas reduz temporariamente a taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas, e aumenta os índices de clorofila, incrementando a taxa assimilatória líquida aos oito dias após a aplicação. Apesar de haver diferenças entre os híbridos quanto ao potencial fotossintético e crescimento vegetativo, esses não diferem quanto ao rendimento de grãos.

Palavras-chave: 1. Enzima acetolactato sintase. 2. Habilidade competitiva. 3. Fitotoxicidade de herbicidas. 4. Potencial fotossintético. 5. Rendimento de grãos.

ABSTRACT

The aim of this study was to characterize, under physiological and agronomic aspects, canola hybrids resistant to triazines or imidazolinones herbicides. The experiments were conducted in the city of Passo Fundo, RS, in laboratory, greenhouse and field, using the hybrids Hyola 555TT (triazines resistant), Hyola 571CL (imidazolinones resistant), and Hyola 61 (conventional, without resistance to herbicides). It was evaluated the functionality of acetolactate synthase (ALS) enzime; adaptability of hybrids; competitive ability with turnip (*Raphanus sativus*); effects of application of herbicides inhibitors of photosystem II and of ALS enzime in resistant plants, under visual, physiological and productive aspects; photochemical and biochemical steps of photosynthesis in triazine resistant plants, depending on application or not of the herbicide; photosynthetic potential, vegetative growth and grain yield in field conditions. There is no change in functionality of the ALS enzime, as a result of genetic mutation that causes imidazolinones resistance, in hybrid Hyola 571CL. Occurs higher photoassimilates allocation to the stem in hybrid Hyola 571CL and, to the leaves, in hybrid Hyola 61. The hybrid Hyola 555TT has lower initial growth than the others. The ability to compete with turnip is similar among the three hybrids, with damage to crop and benefit to weed, when in competition. Triazines and imidazolinones herbicides do not reduce the production of shoot dry matter in resistant canola plants. The application of atrazine does not inhibit permanently the gases exchange in resistant plants, but temporarily reduces the eletron transport rate between the photosystems, and increases the chlorophyll content, increasing the net assimilation rate at eight days after application. Although there are differences between hybrids for the photosynthetic potential and vegetative growth, they do not differ in grain yield.

Key words: 1. Acetolactate synthase enzime. 2. Competitive ability. 3. Herbicides phytotoxicity. 4. Photosynthetic potential. 5. Grain yield.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	5
2 REVISÃO DE LITERATURA	11
<i>2.1 Descrição e importância da cultura da canola.....</i>	<i>11</i>
<i>2.2 Cenário econômico mundial e nacional.....</i>	<i>12</i>
<i>2.3 Exigências da cultura.....</i>	<i>13</i>
<i>2.4 Cultivares de polinização aberta e híbridos</i>	<i>14</i>
<i>2.5 Semeadura.....</i>	<i>14</i>
<i>2.6 Manejo de plantas daninhas</i>	<i>15</i>
<i>2.7 Resistência de híbridos de canola a herbicidas</i>	<i>16</i>
<i>2.7.1 Resistência a herbicidas triazinas</i>	<i>16</i>
<i>2.7.2 Resistência a herbicidas imidazolinonas</i>	<i>17</i>
3 CAPÍTULO I	19
<i>3.1 Resumo</i>	<i>19</i>
<i>3.2 Introdução</i>	<i>19</i>
<i>3.3 Material e Métodos</i>	<i>22</i>
<i>3.3.1 Material vegetal e extração da enzima</i>	<i>22</i>
<i>3.3.2 Bioensaio <i>in vitro</i> com a enzima ALS</i>	<i>22</i>
<i>3.3.2.1 Atividade da enzima ALS em função de concentrações de piruvato</i>	<i>25</i>
<i>3.3.2.2 Atividade da enzima ALS em função de concentrações de herbicidas</i>	<i>25</i>
<i>3.4 Resultados e Discussão</i>	<i>26</i>
<i>3.4.1 Atividade da enzima ALS em função de concentrações de piruvato</i>	<i>26</i>
<i>3.4.2 Atividade da enzima ALS em função de concentrações de herbicidas</i>	<i>28</i>
<i>3.5 Conclusões</i>	<i>31</i>
4 CAPÍTULO II	32
<i>4.1 Resumo</i>	<i>32</i>
<i>4.2 Introdução</i>	<i>32</i>
<i>4.3 Material e Métodos</i>	<i>34</i>
<i>4.3.1 Valor adaptativo dos híbridos de canola</i>	<i>35</i>
<i>4.3.2 Habilidade competitiva dos híbridos de canola com o nabo</i>	<i>37</i>
<i>4.4 Resultados e Discussão</i>	<i>39</i>

4.4.1 Valor adaptativo dos híbridos de canola	39
4.4.2 Habilidade competitiva dos híbridos de canola com o nabo	49
4.5 Conclusões	58
5 CAPÍTULO III	59
5.1 Resumo	59
5.2 Introdução	59
5.3 Material e Métodos	61
5.4 Resultados e Discussão	64
5.5 Conclusões	75
6 CAPÍTULO IV	76
6.1 Resumo	76
6.2 Introdução	76
6.3 Material e Métodos	78
6.4 Resultados e Discussão	80
6.5 Conclusões	91
7 CAPÍTULO V	92
7.1 Resumo	92
7.2 Introdução	92
7.3 Material e Métodos	94
7.4 Resultados e Discussão	98
7.5 Conclusões	110
8 CONSIDERAÇÕES FINAIS	112
9 CONCLUSÃO GERAL	115
REFERÊNCIAS	117
ANEXOS	135
<i>Anexo I Análise química do solo utilizado nos experimentos realizados em casa-de-vegetação. Passo Fundo, RS, 2014.</i>	136

1 INTRODUÇÃO

A canola (*Brassica napus* L. var. *oleifera*) tem sua origem na oleaginosa denominada colza (*Brassica napus* L.), a qual foi submetida à seleção de genótipos com menores teores de ácido erúcico e glucosinolatos (SANTOS et al., 2001). Existem cultivares de canola de inverno, as quais são cultivadas na Europa, Ucrânia, Rússia e partes da China, semeadas antes do começo do inverno, sofrendo congelamento e posterior retomada do crescimento, e cultivares de canola de primavera, indicadas para os locais de menor latitude, as quais são utilizadas no Brasil, Índia, Canadá, Estados Unidos e partes da China (MORI; TOMM; FERREIRA, 2014).

A produção mundial de canola obteve incremento em área, de 2003/04 a 2015/16, de 31,7% (de 25,5 para 33,6 milhões de hectares) e, em produção, de 72,8% (de 39,5 para 68,2 milhões toneladas), evidenciando também o aumento de produtividade, que passou de 1548 para 2031 kg.ha⁻¹ nesse período (USDA, 2016). No Brasil, houve incremento expressivo na área cultivada com essa cultura a partir do ano de 1998, passando de uma área de 11400 hectares em 1980-1997 para 32000 hectares no período de 2002-2007 (FAO, 2008; TOMM et al., 2009a).

O cultivo de canola é uma excelente alternativa econômica, por utilizar máquinas e equipamentos disponíveis nas propriedades, para uso em esquemas de rotação de culturas com o trigo, reduzindo inóculo de fungos necrotróficos no solo, como *Fusarium graminearum* Schwabe, e trazendo benefícios para as leguminosas como a soja, pois não hospeda o nematoide de cisto, e gramíneas, reduzindo manchas foliares causadas por *Stenocarpella macrospora* (Earle) Sutton e *Cercospora zeae-maydis* Tehon & Daniels e *C. sorghi* Ellis & Everh f. sp. *maydis* Ellis & Everh (TOMM et al., 2009a).

Dentre os principais usos dos grãos de canola, destaca-se a extração de óleo, que pode ser empregado para alimentação humana (óleo comestível, margarina e maionese), uso industrial (sabões) e para a produção de biocombustível, gerando o farelo, um

coproducto, utilizado como suplemento na formulação de rações para animais (MORI; TOMM; FERREIRA, 2014).

O óleo de canola é considerado um alimento saudável em função da elevada quantidade de ômega-3, vitamina E, gorduras monoinsaturadas e menor teor de gordura saturada em relação aos demais óleos vegetais, reduzindo teores de triglicerídeos no sangue, controle do colesterol ‘ruim’ (LDL – *low density lipoproteins*), prevenção de doenças cardiovasculares, além de possuir ação antioxidante (TOMM et al., 2009a).

Na União Européia, o óleo de canola é a principal matéria-prima na produção de biodiesel, pois somente torna-se gel (com menor fluidez) em temperatura atmosférica mais baixa que o biodiesel produzido a partir de outras matérias primas, sendo adequado para as regiões mais frias; além disso, atende à normativa européia (EM 14214) para o biodiesel em relação ao índice de iodo e a estabilidade (FLACH et al., 2011; MORI; TOMM; FERREIRA, 2014). No Brasil, todo óleo de canola é destinado ao consumo humano, no entanto, em 2012, representou apenas 0,90% (0,064 kg.habitante⁻¹.ano⁻¹) do consumo per capita total de óleo, que foi de 7,1 kg.habitante⁻¹.ano⁻¹ (IBGE, 2012; MORI; TOMM; FERREIRA, 2014).

Dentre as dificuldades enfrentadas pelos produtores de canola, destaca-se o processo de semeadura, pois as sementes apresentam 2,0 mm de diâmetro e massa de mil grãos de 3,0 a 6,0 g (TOMM, 2006), dificultando a distribuição uniforme dessas no solo, em relação à quantidade e a profundidade de deposição; a colheita mecanizada, em virtude do amadurecimento desuniforme (que ocorre de forma acrópeta – de baixo para cima na haste principal e ramos secundários) e deiscência das siliquas, ocasionando perda acentuada de grãos (PIZOLOTTO, 2015); e o manejo de plantas daninhas dicotiledôneas, por não existirem herbicidas com seletividade à cultura no Brasil, antes do registro dos híbridos Hyola 571CL e Hyola 575CL (VARGAS et al., 2011).

O desenvolvimento de híbridos de canola com resistência a herbicidas é considerado um grande avanço para o manejo de plantas daninhas em canola, em especial de espécies dicotiledôneas, como o nabo (*Raphanus sativus* L. var. *oleiferus* Metzg) e a nabiça (*R. raphanistrum* L.), tornando-se imprescindível em áreas com histórico de ocorrência de tais invasoras. Materiais resistentes a herbicidas têm sido

gerados através de melhoramento genético na Austrália, que incluem a resistência a glifosato, a herbicidas triazinas e a herbicidas imidazolinonas (PACIFIC SEEDS, 2013). Dentre tais materiais, estão os híbridos Hyola 555TT, em experimentação no Brasil (TOMM, 2015¹), e Hyola 571CL, registrada no MAPA para uso no Brasil (MAPA, 2016), resistente a herbicidas triazinas e a herbicidas imidazolinonas, respectivamente.

As triazinas correspondem a um grupo de herbicidas inibidores do fotossistema II, cuja ação se dá pela ligação com a proteína D1, interrompendo o fluxo de elétrons entre os fotossistemas (RIZZARDI et al., 2008). Mutações específicas no gene que codifica a proteína D1 acarretam em incapacidade dos herbicidas triazinas em ligarem-se a essa, levando as plantas a apresentarem resistência a tais herbicidas (GRESSEL, 2002; FRIESEN; POWLES, 2007).

Herbicidas do grupo das imidazolinonas agem inibindo a enzima acetolactato sintase (ALS), na rota de síntese dos aminoácidos de cadeia ramificada (valina, leucina e isoleucina), de forma que a resistência a tais herbicidas se deve a mutações no DNA e no metabolismo da molécula herbicida (VARGAS; ROMAN, 2006a).

Quando se utilizam tais híbridos de canola, com resistência a herbicidas, é necessário o conhecimento quanto à seletividade dos herbicidas às plantas. A seletividade é a base para o sucesso do controle químico de plantas daninhas na produção agrícola (OLIVEIRA JUNIOR, 2011). É importante determinar se a resistência refere-se somente ao uso de determinado ingrediente ativo, de um grupo químico de herbicidas ou de um mecanismo de ação de herbicidas, visando gerar recomendações adequadas no manejo de plantas daninhas na cultura.

Da mesma forma em que ocorre com plantas daninhas, plantas cultivadas com resistência a herbicidas podem apresentar um custo adaptativo associado. A adaptabilidade ecológica é a capacidade que um biótipo possui, dentro de uma população, de manter ou aumentar sua proporção ao longo do tempo, sendo que biótipos mais adaptados são normalmente mais competitivos, eliminando os indivíduos menos adaptados ou competitivos (CHRISTOFFOLETI, 1997; LOPEZ-OVEJERO; CHRISTOFFOLETI; VARGAS, 2008). Havendo um custo adaptativo associado à

¹Tomm, G. O. Embrapa/CNPT, Comunicação pessoal, 2015.

resistência, as plantas podem apresentar redução no potencial fotossintético, na habilidade em competir com as plantas daninhas e, consequentemente, no potencial produtivo.

O potencial fotossintético das plantas depende de uma série de fatores, dentre os quais os relacionados à absorção, transferência e utilização da energia luminosa, que se referem aos teores de clorofila, responsáveis pela absorção e transferência de energia luminosa (REGO; POSSAMAI, 2006); a fluorescência da clorofila *a* e o rendimento quântico do fotossistema II, que possuem relação inversa, sendo que a primeira representa a dissipação de energia por emissão de luz fluorescente (KERBAUY, 2013) e, o segundo, o quanto da energia está sendo utilizada para a etapa fotoquímica da fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Também exercem influência sobre o potencial fotossintético as variáveis relacionadas à troca de gases, como a condutância estomática, assimilação líquida de carbono e transpiração que, quando avaliadas com uma curva de densidade fotônica, geram outras variáveis como a respiração, pontos de compensação e de saturação luminosa e assimilação líquida máxima. A respiração celular fornece energia e substratos para a planta e determina sua produtividade (KERBAUY, 2013). Os pontos de compensação e de saturação luminosa variam conforme a espécie/cultivar e condições de crescimento (TAIZ; ZEIGER, 2013). Mais diretamente relacionada à produção, tem-se a assimilação líquida máxima, que corresponde à maior taxa de assimilação de carbono pela planta, que pode variar entre as espécies e cultivares, dependendo também da resposta dessas à intensidade luminosa existente no ambiente de cultivo.

As plantas daninhas competem com a cultura por água, luz e nutrientes, causando prejuízos ao crescimento, desenvolvimento e produção das culturas (PITELLI; PITELLI, 2008). O grau de interferência das invasoras sobre a cultura é determinado por diversos fatores, dentre os quais, aqueles ligados à própria cultura, como a espécie, cultivar, espaçamento e densidade de semeadura (BRIGHENTI; OLIVEIRA, 2011). Aproximadamente 90% do acúmulo de matéria seca de parte aérea ao longo do crescimento das plantas é resultado da atividade fotossintética (BENINCASA, 2003), de modo que indivíduos com maior acúmulo de matéria seca em menor espaço de tempo

demonstram maior habilidade competitiva, quando em competição (CARVALHO et al., 2005; RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). Plantas que ocupam primeiramente uma área tendem a levar vantagem na captura de recursos do meio e a espécie/cultivar mais bem adaptada ao ambiente se tornará dominante (FLECK, 1992).

Em virtude do registro recente de híbridos de canola com resistência a herbicidas imidazolinonas e da possibilidade de registro de híbridos com resistência a herbicidas triazinas no Brasil, é imprescindível que a pesquisa gere informações referentes ao seu cultivo. Isso irá contribuir para que essas tecnologias sejam empregadas adequadamente, proporcionando a expressão do máximo potencial de rendimento e prolongando a eficiência e vida útil dos híbridos como instrumento no controle de plantas daninhas.

As hipóteses do trabalho são: a) a mutação no gene que codifica a enzima ALS e ocasiona a resistência a herbicidas imidazolinonas em canola do híbrido Hyola 571CL não altera a funcionalidade e características cinéticas da enzima; b) em canola do híbrido Hyola 571CL, resistente a herbicidas imidazolinonas, o ingrediente ativo imazapique não inibe a atividade da enzima ALS, independentemente da concentração utilizada; c) os híbridos de canola, Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61, resistentes a herbicidas triazinas, imidazolinonas e convencional (sem resistência), respectivamente, diferem quanto aos seus valores adaptativos e sua habilidade competitiva com o nabo; d) a aplicação de herbicidas do grupo das triazinas e das imidazolinonas não causa fitotoxicidade em plantas de canola dos híbridos Hyola 555TT e Hyola 571CL, respectivamente; e) a aplicação de atrazina compromete temporariamente a etapa fotoquímica da fotossíntese em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT; f) os híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61 diferem quanto ao potencial fotossintético e crescimento vegetativo, acarretando em diferenças no rendimento de grãos desses híbridos.

Dessa forma, os objetivos do presente estudo foram: a) verificar se a mutação no gene que codifica a enzima ALS, proporcionando resistência a herbicidas imidazolinonas em plantas de canola do híbrido Hyola 571CL, acarreta em modificações na funcionalidade da enzima; b) avaliar concentrações de herbicidas inibidores da ALS sobre sua atividade em plantas de canola do híbrido Hyola 571CL,

comparativamente aos demais híbridos, Hyola 555TT, com resistência a triazinas, e Hyola 61, convencional (sem resistência); c) avaliar os valores adaptativos dos híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61 e suas habilidades competitivas com o nabo; d) avaliar a fitotoxicidade de herbicidas em plantas de canola dos híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61, sob os aspectos visual, fisiológico e produtivo; e) avaliar a ação da atrazina sobre a etapa fotoquímica e bioquímica de plantas de canola do híbrido Hyola 555TT; f) comparar o potencial fotossintético, o crescimento vegetativo e o rendimento de grãos dos híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61, em condições de campo.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Descrição e importância da cultura da canola

A canola é uma espécie oleaginosa de inverno, pertencente à família Brassicaceae, obtida pelo melhoramento genético convencional da colza, que possui óleo com menos de 2% de ácido erúcico e menos de trinta micromoles de glucosinolatos por grama da fração sólida (farelo) seca ao ar (CANOLA COUNCIL OF CANADA, 2013).

Os grãos de canola produzidos no Brasil apresentam de 24 a 27% de proteína e, em média, 38% de óleo (TOMM, 2007). Devido ao grande conteúdo de óleo, aliado à qualidade dos ácidos graxos que o compõem, os grãos de canola podem ser utilizados tanto para a produção de biodiesel quanto para a produção de óleo para o consumo humano (PERBONI, 2011). O óleo de canola é um dos óleos vegetais comestíveis mais saudáveis em termos de suas funções biológicas e sua habilidade em reduzir fatores de risco relacionados a doenças (LIN et al., 2013). Além disso, o farelo de canola é um excelente suplemento protéico para a formulação de rações para bovinos, suínos, ovinos e aves, permitindo seu aproveitamento em finalidades semelhantes ao farelo de soja (BERTOL; MAZZUCO, 1998; TOMM, 2007).

Introduzida no Rio Grande do Sul em 1974, a cultura da canola vem ganhando destaque como uma alternativa rentável para a estação fria nos Estados do Sul do Brasil e em outras regiões do país (BATTISTI et al., 2013). A canola é uma importante alternativa na diversificação de culturas de inverno, incrementando o rendimento e reduzindo a incidência de doenças nas demais espécies utilizadas em rotação, como o trigo, cevada, azevém e aveia (TOMM, 2005).

No Brasil, são empregados híbridos de canola de primavera, da espécie *Brassica napus* L., já que as latitudes máximas são de 30º e não atendem às exigências, em horas de frio, requeridas para os híbridos invernais, amplamente utilizados na Europa (TOMM

et al., 2009a).

2.2 Cenário econômico mundial e nacional

A União Européia é o maior produtor mundial de grãos de canola, com 22,0 milhões de toneladas na safra 2015/2016, seguida do Canadá (17,2 milhões de toneladas) e da China (14,3 milhões de toneladas) (USDA, 2016). No ano-safra 2015/2016, a canola respondeu mundialmente por 15,3% da produção de óleos vegetais, ficando atrás somente da soja (29,1%) e da palma (34,0%) (USDA, 2016). Os maiores importadores de grãos de canola são a China, União Européia e Japão, sendo que a China também é o maior importador de óleo de canola, enquanto a União Européia é o maior importador de farelo de canola (USDA, 2016).

No Brasil, na safra 2015, a área plantada foi de 44,4 mil hectares, produzindo 54,9 mil toneladas de grãos, com produtividade média de 1236 kg.ha⁻¹ (CONAB, 2016a). A produção de canola concentra-se na Região Sul do Brasil, mais especificamente nos Estados do Rio Grande do Sul e Paraná, tendo esses uma área de produção de canola de 36,5 e 7,9 mil hectares na safra 2015, respectivamente (CONAB, 2016a). Para a safra 2016, a área de canola estimada é de 45,3 mil hectares, com uma produção de 69,2 mil toneladas, com produtividade média de 1528 kg.ha⁻¹ (CONAB, 2016a).

Há similaridade nos preços das matérias primas oleaginosas, tendo sido observada valorização dessas a partir do ano de 2005 (MORI; TOMM; FERREIRA, 2014). Da mesma forma, há relativa paridade entre os preços dos óleos e farelos provenientes das diversas espécies de oleaginosas, o que se deve à possibilidade de substituição dessas distintas espécies (MORI; TOMM; FERREIRA, 2014).

No Brasil, observa-se a consolidação dos canais de comercialização com a participação de indústrias de extração de óleo no fomento da produção, que disponibilizam sementes de cultivares híbridas, em alguns casos, fertilizantes, suporte técnico para cultivo, com a opção de garantia de compra via contrato de compra e venda antecipada (MORI; TOMM; FERREIRA, 2014).

O preço internacional do grão de canola, em maio de 2016, foi de US\$ 395,00/t na Argentina e de US\$ 414,00 em Hamburgo, enquanto o preço pago ao produtor no Centro Sul do Brasil foi de R\$ 72,73/saca de 60 kg (CONAB, 2016b; USDA, 2016). O preço internacional do óleo, em maio de 2016, foi de US\$ 780,00/t na Argentina (USDA, 2016).

2.3 Exigências da cultura

A canola se desenvolve melhor em locais com temperaturas do ar amenas durante o ciclo (20 °C), sendo que a ocorrência de geada é prejudicial no estádio de plântula, podendo causar redução na população de plantas na lavoura, e no estádio de florescimento pleno, causando abortamento de flores e siliquas (TOMM et al., 2009b). Conforme os mesmos autores, a ocorrência de temperaturas do ar acima de 27 °C também pode causar abortamento de flores e siliquas durante a floração. A necessidade de água durante o ciclo varia de 312 a 500 mm para a cultura e o déficit hídrico durante o florescimento causa severa perda de rendimento de grãos e no conteúdo de óleo nos grãos (TOMM et al., 2009b).

Os híbridos de canola, que correspondem à maioria dos genótipos cultivados atualmente, apresentam menor sensibilidade ao fotoperíodo e a emissão de folhas ocorre de acordo com o acúmulo de graus-dia (GD) (DALMAGO et al., 2013). O valor do filocrono, tempo compreendido entre o surgimento de duas folhas sucessivas, normalmente adotado para os diferentes subperíodos fenológicos da canola é de 50 GD (MORRISON; MCVETTY, 1991; NANDA; BHARGAVA; RAWSON, 1995) e a temperatura-base da canola é de 5 °C (NANDA; BHARGAVA; RAWSON, 1995).

Plantas de canola possuem uma alta demanda de nitrogênio (N) e enxofre (S), podendo ocorrer deficiência desses nutrientes em solos ácidos ou com baixo teor de matéria orgânica (TOMM, 2007). A cada tonelada produzida, são removidos por meio dos grãos em torno de 34,3 kg de N, 5,3 kg de fósforo (P), 8,5 kg de potássio (K) e 5,8 kg de S (EDWARDS; HERTEL, 2011). É recomendada a aplicação de 30 kg de N.ha⁻¹ e 20 kg de S.ha⁻¹ na semeadura e mais 40 kg de N.ha⁻¹ em cobertura, por proporcionar grande retorno econômico (TOMM et al., 2009a).

2.4 Cultivares de polinização aberta e híbridos

Em comparação com as cultivares de polinização aberta, os híbridos apresentam maior potencial produtivo e maior vigor das sementes, possibilitando uma emergência mais rápida e mais uniforme, gerando lavouras com maior uniformidade de maturação e reduzindo as perdas de grãos no momento da colheita (TOMM et al., 2009a). Os híbridos de canola atualmente empregados no Brasil são gerados na Austrália, em um programa de melhoramento genético que leva em consideração a resistência ao grupo de patogenicidade de canela preta (doença causada pelo fungo *Leptosphaeria maculans* (Desm.) Ces. et De Not.) que ocorre no Brasil e no Paraguai (TOMM et al., 2009a). As sementes oriundas de tal programa de melhoramento são produzidas principalmente na Argentina, Austrália, Nova Zelândia e Chile e importadas pelo Brasil (TOMM et al., 2009a).

Além dos benefícios da resistência genética à doença canela preta, reduzindo os custos com aplicação de fungicidas, os híbridos de canola apresentam em média rendimento de grãos 23% superior às cultivares de polinização aberta, sendo que nos melhores híbridos esse valor pode ser até 32% superior (GOODWIN, 2006). Todos esses fatores levam a uma maior aceitação dos híbridos de canola pelos produtores em relação às cultivares de polinização aberta e, consequentemente, maior esforço das pesquisas envolvendo tais materiais.

2.5 Semeadura

Para cinco estados do Brasil (RS, SC, PR, SP, MS e GO), já existe zoneamento agrícola de risco climático para a cultura da canola. Considerando as regiões Sul e Centro-Oeste, somente não há zoneamento para o Estado do Mato Grosso. A semeadura dentro dos períodos adequados irá permitir um bom estabelecimento e desenvolvimento da cultura, sendo que o maior potencial de rendimento de grãos ocorre quando a canola é semeada no início da época indicada (TOMM et al., 2004).

De maneira geral, no espaçamento de 17 cm entre linhas tem sido observado rendimento de grãos de canola superior em todas as pesquisas e observações a campo, sendo que o rendimento decresce linearmente para cada centímetro a mais no

espaçamento entre linhas. O espaçamento de 17 cm entre as linhas de semeadura, em comparação com os espaçamentos maiores ainda utilizados (até 45 cm), irá reduzir a germinação e emergência das plantas daninhas. Isso se deve ao fechamento antecipado da entrelinha, que irá impedir ou diminuir a passagem de luz para o solo, inibindo a germinação de espécies fotoblásticas positivas. Em função do tamanho diminuto das sementes de canola, é indispensável que as mesmas sejam dispostas em uma profundidade em torno de 2 a 3 cm (TOMM et al., 2009a).

O número de plantas de canola por unidade de área (população de plantas) é um dos componentes que interferem no rendimento da cultura. Apesar da canola apresentar uma grande capacidade de compensar baixas populações de plantas com um desempenho adequado (KRÜGER et al., 2011), existe uma densidade populacional no qual o seu rendimento é potencializado. Até certo ponto, a produtividade é aumentada em resposta à maior densidade populacional, porém, existe um limite máximo de plantas em um determinado espaço, em função da competição fisiológica entre essas (CHAVARRIA et al., 2011). A pesquisa indica que se deve buscar uma densidade de 40 plantas.m⁻² na emergência e, no mínimo, 20 plantas.m⁻² na maturação (TOMM et al., 2009a).

2.6 Manejo de plantas daninhas

Existem diversas espécies de plantas daninhas que podem ocorrer na cultura da canola, dentre elas as pertencentes às monocotiledôneas, como a aveia (*Avena* spp.) e o azevém (*Lolium multiflorum* L.), e às dicotiledôneas, como o nabo e a nabiça. Atualmente, no Brasil, existem dois herbicidas registrados para controle de plantas daninhas em canola, que correspondem aos produtos comerciais Dual Gold® (ingrediente ativo: s-metolacloro) e Raptor® 70 DG (ingrediente ativo: imazamoxi).

Para o controle em pré-emergência de plantas daninhas em canola convencional, pode ser utilizado o herbicida Dual Gold®, com ação principalmente sobre espécies monocotiledôneas. Conforme pesquisas, os graminicidas cletodim, setoxidim e haloxifope-P-metílico podem ser utilizados em pós-emergência na cultura da canola, pois não reduzem o rendimento de grãos da cultura (VARGAS et al., 2011). O herbicida Raptor® 70 DG deve ser aplicado em pós-emergência, mas somente em canola

resistente a imidazolinonas (tecnologia Clearfield®), controlando plantas daninhas dicotiledôneas.

2.7 Resistência de híbridos de canola a herbicidas

O desenvolvimento de híbridos de canola apresentando resistência a herbicidas também é importante do ponto de vista do manejo de plantas daninhas, principalmente das espécies dicotiledôneas, que são consideradas de difícil controle. Na América do Norte, inicialmente surgiram os híbridos de canola resistentes a triazinas e a inibidores da enzima acetolactato sintase (ALS) (ano 1984 e 1997, respectivamente), ambos híbridos não transgênicos, e mais tarde foram desenvolvidos híbridos transgênicos resistentes a glufosinato, glifosato e bromoxinil (TRANEL; HORVATH, 2009).

2.7.1 Resistência a herbicidas triazinas

As triazinas agem nas plantas através da ligação com a proteína D1, no fotossistema II (FSII), presente na membrana dos tilacoides, no sítio de ligação da quinona B (QB) (CHEUNG et al., 1993; FRIESEN; POWLES, 2007). Desde o desenvolvimento do primeiro híbrido de canola resistente a triazinas na América do Norte, observou-se a existência de um custo adaptativo associado à resistência, o que se constituiu num entrave para o sucesso da mesma (TRANEL; HORVATH, 2009). Entretanto, em determinados híbridos lançados recentemente, essa desvantagem é menor ou inexistente (TOMM, 2016²).

A proteína D1, local-alvo das triazinas na planta, é codificada pelo gene *psbA*, localizado no genoma do cloroplasto, portanto, com herança citoplasmática, ou seja, somente o gameta feminino poderá transmitir a característica aos descendentes (CHEUNG et al., 1993). Diversas substituições de aminoácidos podem levar à ocorrência da resistência à triazinas, dentre as quais, já foram detectadas mudanças de fenilalanina para serina; arginina para valina; alanina para prolina; serina para alanina, glicina, prolina ou treonina; e serina para prolina; porém, nas plantas daninhas, a mais comum é de serina para glicina (GRESSEL, 2002; FRIESEN; POWLES, 2007). A

²Tomm, G. O. Embrapa/CNPT, Comunicação pessoal, 2016.

presença de uma mutação pontual de serina para glicina na posição do códon 264 do gene *psbA* leva a uma mudança na estrutura terciária do polipeptídeo (proteína D1), impedindo que a molécula de triazina se ligue ao mesmo (CHEUNG et al., 1993). Em raros casos, pode ocorrer a detoxificação da molécula de triazina através do citocromo P450 e glutationa-S-transferase (FRIESEN; POWLES, 2007).

A fonte de resistência a triazinas em canola foi uma planta daninha resistente, que sofreu pressão de seleção pela aplicação de tais herbicidas, em função disso, acredita-se que a resistência seja baseada no local-alvo, que é mais comumente relatada em plantas daninhas resistentes a triazinas (TRANEL; HORVATH, 2009). Atualmente, alguns híbridos resistentes a triazinas (TT[®]) encontram-se em fase de experimentação nas condições brasileiras, sendo o Hyola 555TT um deles. Esse híbrido apresenta reação moderadamente resistente à canela-preta na região Norte do Rio Grande do Sul (KULCZYNSKI et al., 2014).

2.7.2 Resistência a herbicidas imidazolinonas

A ação dos herbicidas do grupo das imidazolinonas se dá pela inibição da enzima acetolactato sintase (ALS), na rota de síntese dos aminoácidos valina, leucina e isoleucina (VARGAS; ROMAN, 2006a). Essa herança é conferida por um gene dominante nuclear e a transmissão se dá via cromossomos, ou seja, tanto o gameta masculino quanto o feminino podem transmitir a resistência (MAZUR; FALCO, 1989; SAARI et al., 1994; VARGAS; ROMAN, 2006a).

O custo adaptativo de mutações no gene que codifica a enzima ALS conferindo resistência a esses herbicidas geralmente não é alto, de forma que a resistência a inibidores de ALS é considerado um passo importante no desenvolvimento de culturas resistentes a herbicidas (TRANEL; WRIGHT, 2002; TRANEL; HORVATH, 2009).

Dentre os principais locais de mutação da enzima ALS que conferem resistência a herbicidas imidazolinonas estão Ala122, Pro197, Ala205, Asp376, Trp574 e Ser653 e, em plantas daninhas resistentes a sulfonilureias, estão os locais Pro197, Asp376 e Trp574 (TRANEL; WRIGHT, 2002; TRANEL; WRIGHT; HEAP, 2016). Também pode ocorrer resistência das plantas a herbicidas inibidores da ALS devido à

metabolização aumentada, que resulta em rápida detoxificação (TRANEL; WRIGHT, 2002).

As atuais cultivares de canola resistentes a imidazolinonas foram desenvolvidas a partir de mutagênese induzida de microsporos, sendo atualmente comercializadas como canola Clearfield® (CL) (TAN et al., 2005). No Brasil, encontram-se registrados os híbridos Hyola 571CL e Hyola 575CL, com resistência a imidazolinonas, que apresentam reação moderadamente resistente à canela-preta na região Norte do Rio Grande do Sul (KULCZYNSKI et al., 2014).

3 CAPÍTULO I

Propriedades da enzima acetolactato sintase em canola resistente a imidazolinonas

3.1 Resumo

A mutação no gene que codifica a enzima acetolactato sintase (ALS), ocasionando a resistência de plantas a herbicidas inibidores da ALS, pode acarretar em perda ou redução da função enzimática, representando um custo adaptativo às plantas. Este trabalho objetivou investigar as características cinéticas da enzima ALS e a ação dos herbicidas metsulfurom-metílico (sulfonilureia) e imazapique (imidazolinona) sobre a atividade da enzima em híbrido de canola Hyola 571CL, comparativamente aos demais híbridos, com resistência a herbicidas triazinas ou convencional. O experimento foi conduzido no Laboratório de Plantas Daninhas da Embrapa Trigo, Passo Fundo, tendo sido utilizados os híbridos de canola Hyola 571CL (resistente a herbicidas imidazolinonas), Hyola 555TT (resistência a herbicidas triazinas) e Hyola 61 (convencional, sem resistência). As plantas de canola foram cultivadas em vasos contendo substrato, acondicionados em casa-de-vegetação. Aos 37 e 64 dias após a emergência, as folhas foram coletadas, para a realização dos ensaios de atividade da ALS em função de concentrações de piruvato e de herbicidas, respectivamente. Avaliou-se a concentração de piruvato que fornece velocidade inicial igual à metade da velocidade máxima de reação (K_m) e a velocidade máxima de reação (V_{max}), bem como, a atividade da enzima na presença dos inibidores metsulfurom-metílico e imazapique. Não houve alteração do K_m e V_{max} do híbrido Hyola 571CL em relação ao Hyola 61. O híbrido Hyola 555TT apresentou V_{max} maior que os demais. No híbrido Hyola 571CL, a atividade da ALS foi reduzida somente pela aplicação de metsulfurom-metílico. O híbrido Hyola 571CL não apresenta alteração na funcionalidade da enzima em decorrência da mutação genética que ocasionou a resistência a imidazolinonas. As concentrações utilizadas do herbicida imazapique não reduzem a atividade da enzima ALS no híbrido Hyola 571CL. A maior concentração (500 µM) de metsulfurom-metílico reduz a atividade da ALS em 76,3% no híbrido Hyola 571CL.

Palavras-chave: 1. *Brassica napus* L. 2. Hyola 571CL. 3. Funcionalidade da enzima. 4. Metsulfurom-metílico. 5. Imazapique.

3.2 Introdução

A enzima acetolactato sintase (ALS), também conhecida como ácido hidroxiacético sintetase (AHAS), está presente na rota de biossíntese dos aminoácidos de cadeia ramificada, catalisando a condensação de duas moléculas de piruvato para formar acetolactato (precursor de valina e leucina) e a condensação de piruvato e α -acetobutirato, formando acetohidroxibutirato (precursor de isoleucina) (CHIPMAN;

BARAK; SCHLOSS, 1998; ENDO et al., 2013).

A espécie de canola (*Brassica napus* L. var. *oleifera*) é proveniente de cruzamento interespecífico, tendo sido relatados cinco loci AHAS, em que os loci AHAS2, AHAS3 e AHAS4 são provenientes do genoma A (*B. rapa* L.) e, os loci AHAS1 e AHAS5, provenientes do genoma C (*B. oleraceae* L.) (RUTLEDGE et al., 1991; POEHLMAN; SLEPER, 1995). No entanto, os únicos genes expressos constitutivamente e que codificam as atividades primárias da enzima, essenciais para o crescimento e desenvolvimento em *B. napus*, são o AHAS1 e o AHAS3 (TAN et al., 2005).

Em plantas suscetíveis, os herbicidas sulfonilureias e imidazolinonas, que possuem locais de ligação parcialmente sobrepostos, se ligam à enzima ALS através de um domínio de ligação que atravessa a entrada do sítio catalítico, impedindo que o substrato piruvato se ligue a esse (MCCOURT et al., 2006). Assim, a inibição da enzima por tais herbicidas é não competitiva com piruvato, pois a ligação desses não se dá no sítio catalítico da enzima (CHANG; DUGGLEBY, 1997).

Apesar do mecanismo de ação das imidazolinonas e sulfonilureias ser o mesmo – inibição da enzima ALS – substituições de aminoácidos no gene que codifica a enzima podem ocasionar resistência a somente um desses grupos químicos ou a ambos – resistência cruzada (TRANEL; WRIGHT, 2002). A característica de resistência a imidazolinonas em canola é o resultado de modificações únicas em aminoácidos nos genes AHAS (CANADIAN FOOD INSPECTION AGENCY, 1995). Todas as cultivares de canola resistentes a imidazolinonas existentes foram desenvolvidas a partir de dois mutantes, sendo comercializadas atualmente como canola Clearfield® (TAN et al., 2005). Esses dois mutantes, denominados PM1 e PM2, foram obtidos através de mutagênese induzida de microsporos (SWANSON et al., 1989; SHANER et al., 1996).

O mutante PM1 é resistente a imidazolinonas somente e, o PM2, a imidazolinonas e sulfonilureias, no entanto, o nível de resistência do PM2 é muito maior que do PM1, de forma que o maior nível de resistência é obtido quando os dois mutantes estão presentes e em homozigoze (SWANSON et al., 1989; SHANER et al., 1996; TAN et al., 2005). O mutante PM1 tem uma substituição no códon 653, de serina

para asparagina, na estrutura primária da AHAS1, e o PM2, uma modificação no códon 574, de triptofano para leucina, na estrutura da proteína AHAS3 (HATTORI et al., 1995; TAN et al., 2005; KRATO; HARTUNG; PETERSEN, 2012).

A mutação nos genes AHAS, que ocasiona a resistência a herbicidas inibidores da ALS por meio da menor afinidade da enzima com o herbicida, pode ou não acarretar em perda ou redução da função enzimática. Quando a mutação ocasiona algum prejuízo à enzima, pode representar um custo adaptativo às plantas. Estudos referentes à atividade da enzima ALS em diferentes concentrações do substrato (piruvato), fornecem importantes informações sobre as características cinéticas da enzima. Dentre essas, pode-se citar a constante de Michaelis (K_m) (concentração de substrato na qual a velocidade da reação enzimática é metade da velocidade máxima da reação) e a velocidade máxima de reação (V_{max}), que informam a afinidade da enzima com o substrato (MARIANI, 2014).

O mecanismo de ação de herbicidas triazinas nas plantas suscetíveis baseia-se na ligação com a proteína D1, mesmo local de ligação da quinona B, impedindo o transporte de elétrons no fotossistema II, durante a etapa fotoquímica da fotossíntese (KYLE, 1985; OETTMEIER, 1999). Variedades de canola resistentes a triazinas foram primeiramente comercializadas em 1993 com a liberação da variedade ‘Siren’, gerada a partir de melhoramento genético convencional, permitindo o controle de plantas daninhas do gênero *Brassica* (EDWARDS; HERTEL, 2011). O híbrido Hyola 555TT, em experimentação no Brasil, apresenta resistência a herbicidas triazinas.

Os objetivos do trabalho foram: determinar se há modificações na funcionalidade e características cinéticas da enzima e avaliar concentrações dos herbicidas metsulfurom-metílico e imazapique, pertencentes ao grupo das sulfonilureias e imidazolinonas, respectivamente, sobre a atividade da enzima ALS, em canola do híbrido Hyola 571CL, resistente a imidazolinonas, comparativamente aos demais híbridos, Hyola 555TT e Hyola 61, com resistência a triazinas e convencional, respectivamente.

3.3 Material e Métodos

3.3.1 Material vegetal e extração da enzima

Os ensaios foram conduzidos no Laboratório de Plantas Daninhas, da Embrapa Trigo (Passo Fundo, RS). Foram utilizadas sementes dos híbridos de canola Hyola 571CL (resistente a herbicidas do grupo das imidazolinonas), Hyola 555TT (resistente a herbicidas do grupo das triazinas) e Hyola 61 (convencional, sem resistência a herbicidas).

A semeadura foi realizada em vasos com capacidade de 2 L, contendo substrato comercial de turfa (Plantas Garden Plus Turfa Fértil), tendo sido mantidas, após o desbaste, quatro plantas de canola por vaso. Os vasos foram mantidos em casa-de-vegetação, sendo irrigados manualmente. Aos 37 e 64 dias após a emergência, as folhas de canola foram coletadas para realização dos ensaios da atividade da ALS em diferentes concentrações do substrato piruvato e em diferentes concentrações de herbicidas, respectivamente.

Foi utilizado o método de extração enzimática proposto por Singh, Stidham e Shaner (1988), com modificações. As folhas de canola foram maceradas em nitrogênio líquido, em almofariz, até que formassem um pó fino, sendo homogeneizadas com tampão de extração fosfato de potássio (100 mM, pH 7,5), a 4 °C. No preparo do tampão, foram utilizados cloreto de magnésio ($MgCl_2$) 0,5 mM; piruvato de sódio 10 mM; tiamina pirofosfato (TPP) 0,5 mM; flavina adenina dinucleotídeo (FAD) 10 μ M; glicerol 10% v/v; ditiotreitol 1 mM e polivinilpolipirrolidona (PVPP) 5% m/v. A solução foi mantida sob agitação por 20 minutos a 4 °C e, após, filtrada em duas camadas de gaze para o descarte dos resíduos sólidos. Posteriormente, foi realizada a centrifugação a 12270 xg por 80 minutos, a 4 °C, e procedeu-se à retirada do sobrenadante, sendo o resíduo sólido descartado.

3.3.2 Bioensaio *in vitro* com a enzima ALS

No bioensaio com a enzima ALS, foi utilizado o delineamento experimental inteiramente casualizado, com três repetições. Em tubos de ensaio, foram preparadas

reações, de forma que cada tubo recebeu 500 µL de solução enzimática e o tampão de reação com diferentes concentrações do substrato piruvato ou com diferentes concentrações dos herbicidas metsulfurom-metílico ou imazapique. O volume final de reação em cada tubo de ensaio foi de 1 mL. Para compor a testemunha, adicionou-se 50 µL da solução de ácido sulfúrico (H_2SO_4) 3 M, com a finalidade de impedir a atividade da enzima. Os valores de absorbância da testemunha foram utilizados para descontar os valores das leituras dos demais tratamentos.

Para a reação, foi utilizado tampão de fosfato de potássio 80 mM, pH 7,0, sendo adicionados $MgCl_2$ 20 mM; piruvato de sódio 200 mM; TPP 2 mM; FAD 20 µM, conforme metodologia proposta por Yu et al. (2010), com modificações. Após o preparo da reação, as amostras foram incubadas por 60 minutos, a 35 °C, para a formação do acetolactato. Então, a reação foi interrompida através da adição de 50 µL de solução de H_2SO_4 3 M nos tubos de ensaio, com exceção da testemunha, que já continha o ácido. A segunda incubação, por 15 minutos, a 60 °C, foi realizada para a formação da acetoína, pela reação do ácido sulfúrico com o acetolactato formado anteriormente.

Em seguida, procedeu-se à adição de 1 mL de solução de creatina 0,5% m/v e 1 mL de α-naphtol 5% m/v, preparado em NaOH 2,5 M no momento do uso, para a formação do complexo colorido. As amostras foram incubadas por 15 minutos a 60 °C, para a reação entre a acetoína, creatina e α-naphtol, gerando uma solução de coloração vermelha. Os tubos foram resfriados à temperatura ambiente e a absorbância foi lida em espectrofotômetro a 530 nm.

Os valores de atividade da enzima ALS foram padronizados pela concentração de proteína albumina do soro bovino (BSA – *bovine serum albumin*), quantificada pelo método de Bradford (BRADFORD, 1976) (Figura 1), e expressos por quantidade de acetoína produzida por minuto de incubação e por miligrama de proteína (enzima) ($\mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ proteína), determinado pela curva padrão de acetoína (Figura 2). Nas equações lineares, as quais os dados das figuras 1 e 2 foram ajustados, o coeficiente angular da reta, que acompanha a variável x , representa o coeficiente de extinção molar ($\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$), conforme a lei de Beer-Lambert, e o coeficiente linear representa o valor numérico no qual a reta intercepta o eixo y , e corresponde ao valor de absorbância obtido na concentração zero de proteína ou acetoína.

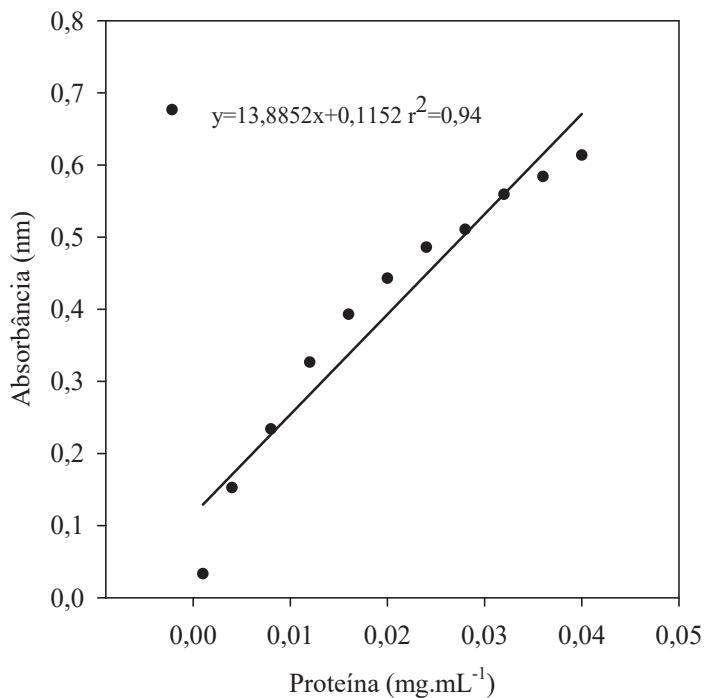


Figura 1 – Absorbância em diferentes concentrações da proteína padrão albumina do soro bovino. Passo Fundo, RS, 2016.

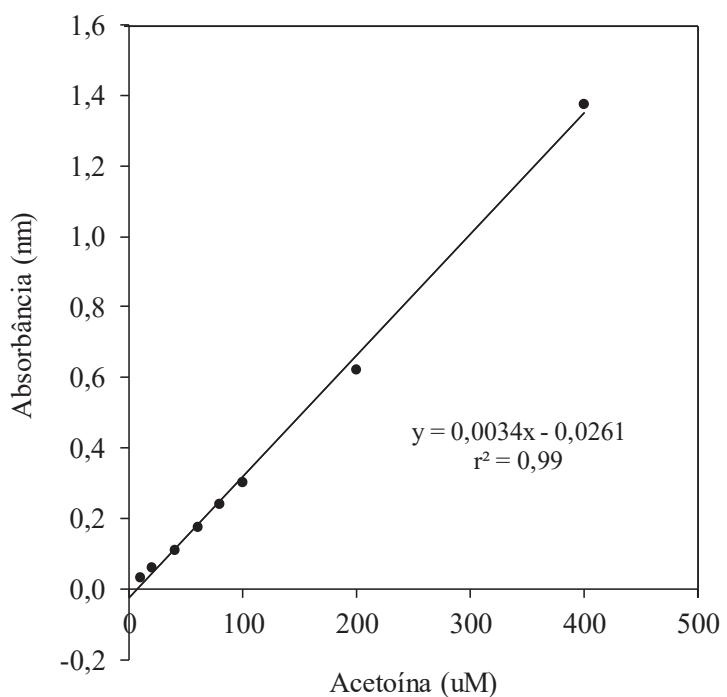


Figura 2 – Absorbância em diferentes concentrações de acetoína.
Fonte: Mariani (2014) (dados não publicados).

3.3.2.1 Atividade da enzima ALS em função de concentrações de piruvato

Os parâmetros cinéticos da enzima como a constante de Michaelis (K_m) (concentração de substrato para a qual a velocidade da reação enzimática é metade da velocidade máxima da reação) e a velocidade máxima de reação (V_{max}) informam a afinidade da enzima pelo substrato. Para a obtenção do K_m e V_{max} os ensaios foram realizados com diferentes concentrações do substrato. Nesse caso, o piruvato na extração não foi utilizado.

O ensaio foi conduzido no delineamento inteiramente casualizado, com três repetições, em esquema bifatorial 3x9 (três híbridos x nove concentrações de piruvato). Foram utilizadas as seguintes concentrações finais de piruvato: 0; 0,5; 2,0; 4,0; 8,0; 16,0; 32,0; 64,0; e 100 mM, para todos os híbridos. Os valores de K_m e V_{max} foram inicialmente determinados a partir da equação de Michaelis Menten ($p \leq 0,05$) (NELSON; COX, 2006):

$$1) \quad y = V_{max} * [S] / K_m + [S], \text{ em que:}$$

$$y = \text{atividade da enzima ALS} (\mu\text{mol.mg}^{-1}.\text{h}^{-1})$$

$$V_{max} = \text{velocidade máxima de reação}$$

$$S = \text{concentração do substrato (piruvato)}$$

K_m = concentração de substrato (piruvato) que fornece velocidade inicial igual à metade da velocidade máxima de reação.

Os dados foram submetidos à análise de variância ($p \leq 0,05$), pelo programa estatístico CoStat (COSTA; CASTOLDI, 2009), sendo ajustadas curvas referentes à atividade enzimática da ALS em relação às concentrações de piruvato.

3.3.2.2 Atividade da enzima ALS em função de concentrações de herbicidas

O experimento foi conduzido no delineamento inteiramente casualizado, com três repetições, constituindo-se de um bifatorial 3x7 (três híbridos x sete concentrações

dos herbicidas metsulfurom-metílico e imazapique). Para o herbicida metsulfurom-metílico, foram usadas as concentrações finais de 0,01; 0,10; 0,50; 5,0; 10,0; 50,0; e 500,0 μM e, para o herbicida imazapique, as concentrações finais foram de 0,001; 0,50; 1,0; 5,0; 10,0; 50,0; e 100 μM .

Para o ensaio, foram seguidos os procedimentos de reação citados anteriormente. Para o preparo das concentrações dos herbicidas metsulfurom-metílico e imazapique, foi utilizada uma solução estoque de 1000 μM , procedendo-se a diluição para as concentrações desejadas. Em cada tubo de ensaio, foram adicionados 100 μL da solução herbicida, para concentração final de 0 a 500 μM para o herbicida metsulfurom-metílico e de 0 a 100 μM para o herbicida imazapique.

Os ensaios contaram com dois tratamentos padrões sem herbicida, denominados de zero (0) e 100% de atividade enzimática, em que o primeiro recebeu 50 μL de ácido sulfúrico 3 M no início e o segundo constou do tratamento padrão, sem adição de inibidor. Os valores de absorbância foram corrigidos, subtraindo o valor do controle zero, sendo expressos em % em relação ao tratamento padrão, com 100% de atividade enzimática. Foi determinada a quantidade do herbicida necessária para inibir 50% da atividade da enzima (I_{50}), conforme as equações geradas para cada híbrido.

Os dados foram submetidos à análise de variância ($p \leq 0,05$) pelo programa estatístico CoStat (COSTA; CASTOLDI, 2009), sendo ajustadas curvas referentes à atividade enzimática da ALS em relação às concentrações de piruvato quando houve significância.

3.4 Resultados e Discussão

3.4.1 Atividade da enzima ALS em função de concentrações de piruvato

A atividade enzimática nas diferentes concentrações do substrato piruvato foi semelhante entre os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61 (Figura 3). Nas maiores concentrações ($\geq 8,0 \text{ mM}$), observou-se maior atividade enzimática para o híbrido Hyola 555TT, sendo que na concentração de 100 mM, a atividade enzimática média foi 33,3 e

34,5% superior aos valores encontrados para os híbridos Hyola 61 e Hyola 571CL, respectivamente.

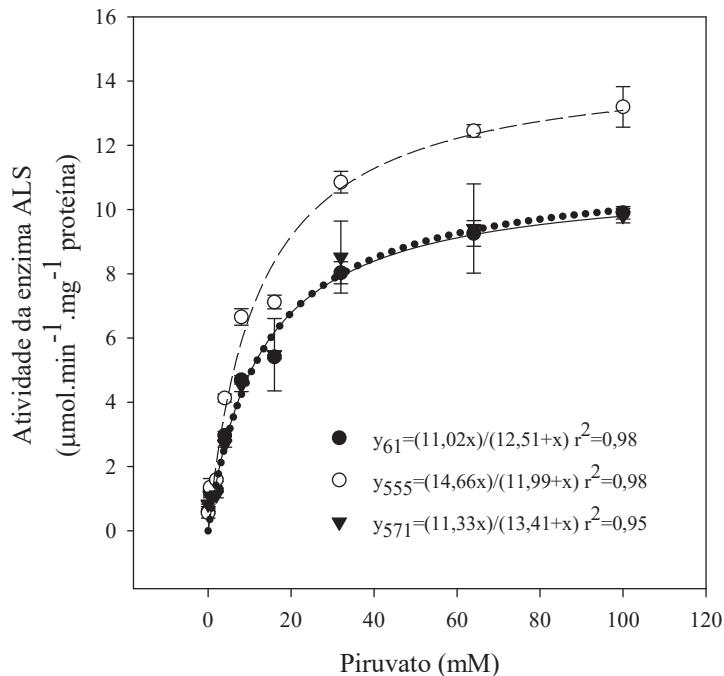


Figura 3 – Atividade da enzima acetolactato sintase (ALS) nas diferentes concentrações do substrato piruvato em plantas de canola dos híbridos Hyola 571CL (571), Hyola 61 (61) e Hyola 555TT (555). Passo Fundo, RS, 2016.
As barras representam o desvio-padrão das medições.

O parâmetro K_m foi semelhante entre os híbridos de canola, variando de 11,99 mM para o Hyola 555TT a 13,41 mM para o Hyola 571CL (Tabela 1). Caso a mutação que confira resistência ao herbicida, associada à alteração no local alvo, ocasiona uma mudança na funcionalidade da enzima (menor atividade da enzima, menor afinidade com o substrato ou inibição por retroalimentação alterada) pode haver um custo associado à resistência, que resulta em insuficiente ou excessiva biossíntese do produto (VILA-AIUB; NEVE; POWLES, 2009). Certos aminoácidos alterados na enzima podem causar impactos adversos na ligação do substrato e assim alterar a funcionalidade da enzima ALS (YU et al., 2010).

Tabela 1 – Constante de Michaelis (K_m) e velocidade máxima de reação (V_{max}) dos híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61. Passo Fundo, RS, 2016

Híbrido	K_m (mM)	V_{max} (umol.mg ⁻¹ .min ⁻¹)
Hyola 555TT	11,99 ($\pm 1,20^*$)	14,66 ($\pm 0,44$)
Hyola 571CL	13,41 ($\pm 2,01$)	11,33 ($\pm 0,53$)
Hyola 61	12,51 ($\pm 1,24$)	11,02 ($\pm 0,33$)

*Os valores entre parênteses representam o erro padrão da média.

Com relação ao V_{max} , os valores foram semelhantes para os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61 (Tabela 1). Tais resultados indicam que a resistência do híbrido Hyola 571CL aos herbicidas inibidores da ALS não ocorreu pelo mecanismo de supereexpressão da enzima (MARIANI, 2014).

Maiores valores para o V_{max} foram encontrados para o híbrido Hyola 555TT, representando um valor 29,4 e 33,0% superior aos híbridos Hyola 571CL e Hyola 61. Em função da característica de resistência a triazinas no híbrido Hyola 555TT ter sido proveniente de plantas daninhas próximas (TRANEL; HORVATH, 2009), outros atributos podem ter sido modificados, causando maior expressão ou maior rotatividade (=turnover) da enzima ALS.

3.4.2 Atividade da enzima ALS em função de concentrações de herbicidas

Para o herbicida imazapique, foram ajustadas curvas sigmoidais logísticas para a atividade da enzima ALS em relação à concentração do herbicida para os híbridos Hyola 555TT e Hyola 61 (Figura 4). Conforme análise de regressão, nenhuma curva foi significativa para o híbrido Hyola 571CL. Os valores de atividade enzimática, utilizando o herbicida imazapique, não diferiram entre as concentrações para o híbrido Hyola 571CL. O híbrido Hyola 555TT apresentou maior redução na atividade da enzima ALS em altas concentrações do herbicida, chegando ao valor de 3,5% na atividade enzimática (redução de 96,5%), enquanto que o Hyola 61 apresentou valor de 21,5% (redução de 78,5%) em relação à testemunha padrão, sem herbicida.

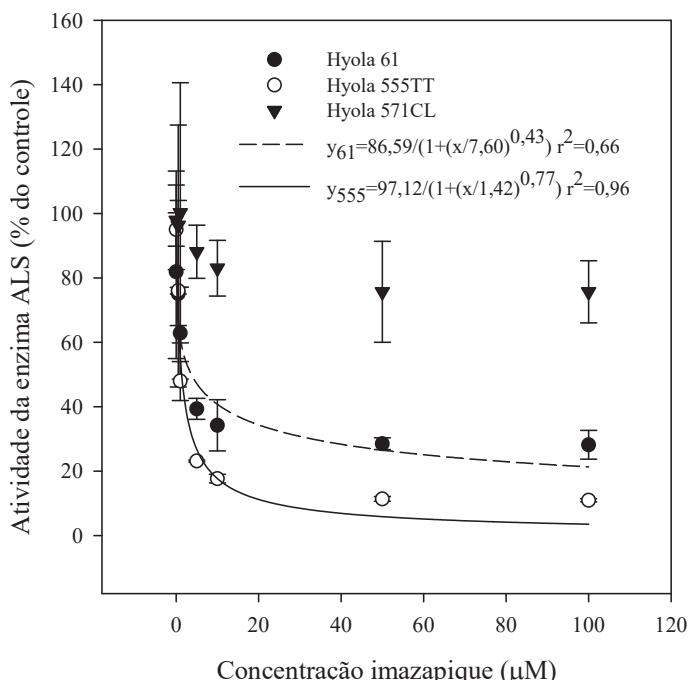


Figura 4 – Inibição *in vitro* da atividade da enzima acetolactato sintase (ALS) nos híbridos de canola Hyola 555TT (555), Hyola 571CL (571) e Hyola 61 (61) pelo herbicida imazapique. Passo Fundo, RS, 2014.
As barras representam o desvio-padrão das medições.

Foram ajustadas curvas de decréscimo exponencial para os dados de atividade da ALS em relação à concentração do herbicida metsulfurom-metílico (Figura 5). Nas concentrações menores, houve uma drástica redução na atividade da enzima com o acréscimo da concentração do herbicida metsulfurom-metílico. Na maior concentração (500 μM) de metsulfurom-metílico, os valores de atividade enzimática foram próximos a 25% para todos os híbridos, sendo que a redução na atividade da enzima foi de 76,3; 73,6; e 76,1% para os híbridos Hyola 571CL, Hyola 61 e Hyola 555TT, respectivamente.

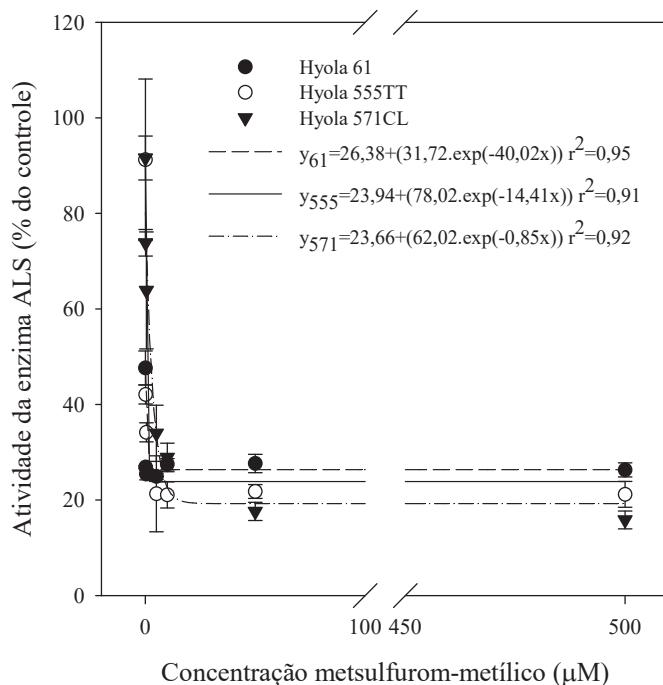


Figura 5 – Inibição *in vitro* da atividade da enzima acetolactato sintase (ALS) nos híbridos de canola Hyola 555TT (555), Hyola 571CL (571) e Hyola 61 (61) pelo herbicida metsulfurom-metílico. Passo Fundo, RS, 2014.
As barras representam o desvio-padrão das medições.

A I_{50} para o herbicida imazapique foi de 1,32 μM para o híbrido Hyola 555TT e, de 3,70 μM , para o Hyola 61, sendo que esses valores correspondem à dose do herbicida necessária para inibir 50% da atividade da enzima ALS (Tabela 2). Para a maior concentração testada, 100,0 μM , o híbrido Hyola 571CL apresentou atividade enzimática 6,9 vezes superior à Hyola 555TT e 2,7 vezes superior à Hyola 61. Para o herbicida metsulfurom-metílico, a I_{50} foi de 1,01 μM para o híbrido Hyola 571CL, 0,08 μM para o Hyola 555TT e 0,01 μM para o Hyola 61 (Tabela 2).

Tabela 2 – Equações ajustadas para a atividade da enzima ALS dos híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61 em função de concentrações dos herbicidas imazapique e metsulfurom-metílico, coeficiente de determinação (r^2) e concentração que inibe 50% da atividade da enzima ALS (I_{50}), em ensaio realizado *in vitro*. Passo Fundo, RS, 2014

Herbicida	Híbrido	Equação	r^2	I_{50} (μM)
Imazapique	Hyola 555TT	$y=97,12/(1+(x/1,42)^{0,77})$	0,96	1,32
	Hyola 571CL	nenhuma equação ajustada	-	-
	Hyola 61	$y=86,59/(1+(x/7,60)^{0,43})$	0,66	3,70
Metsulfurom-metílico	Hyola 555TT	$y=23,94+(78,02.\exp(-14,41x))$	0,91	0,08
	Hyola 571CL	$y=23,66+(62,02.\exp(-0,85x))$	0,92	1,01
	Hyola 61	$y=26,38+(31,72.\exp(-40,02x))$	0,95	0,01

3.5 Conclusões

A mutação que confere resistência a herbicidas inibidores da enzima ALS no híbrido de canola Hyola 571CL não causa alterações na funcionalidade da enzima, não havendo custo adaptativo associado à resistência.

A maior concentração (100 μM) de imazapique reduz em 96,5 e 78,5% a atividade da enzima ALS nos híbridos de canola Hyola 555TT e Hyola 61, respectivamente. Para o híbrido Hyola 571CL, não ocorre redução na atividade da enzima ALS nas concentrações avaliadas.

O herbicida metsulfurom-metílico, na maior concentração (500 μM), reduz a atividade da enzima ALS em 76,3; 76,1; e 73,6% nos híbridos de canola Hyola 571CL, Hyola 555TT e Hyola 61, respectivamente.

4 CAPÍTULO II

Valor adaptativo e habilidade competitiva de híbridos de canola resistentes a herbicidas

4.1 Resumo

Este trabalho objetivou avaliar os valores adaptativos de híbridos de canola resistentes a herbicidas e comparar suas habilidades competitivas com o nabo (*Raphanus sativus*). Os experimentos foram conduzidos em casa-de-vegetação, no delineamento inteiramente casualizado, com quatro repetições, sendo as plantas acondicionadas em vasos contendo solo e substrato de turfa. Foram utilizados os híbridos Hyola 571CL (resistente a imidazolinonas), Hyola 555TT (resistente a triazinas) e Hyola 61 (convencional). As avaliações do ensaio de valor adaptativo foram realizadas aos 14, 28, 42, 56 e 70 dias após a emergência (DAE). Para a avaliação das habilidades competitivas dos híbridos de canola com o nabo, foram realizados dois experimentos, um em série aditiva e outro em série substitutiva, sendo a avaliação realizada aos 44 DAE. A análise da competitividade foi realizada por meio de diagramas e interpretações dos índices de competitividade. Aos 70 DAE, o híbrido Hyola 571CL apresentou maior matéria seca de caule e menor área foliar, diferindo do Hyola 61. Na média das épocas de avaliação, o híbrido Hyola 555TT apresentou maior área foliar específica e maior relação entre matéria seca de parte aérea e de raiz. Menor taxa de crescimento absoluto foi observada para o híbrido Hyola 555TT até os 56 DAE e menor taxa de assimilação líquida aos 14 e 28 DAE. Para todos os híbridos de canola, a competição ocorreu pelos mesmos recursos do meio, sendo o nabo mais competitivo que a cultura. Ocorre maior alocação de fotoassimilados para o caule em plantas do híbrido Hyola 571CL e, maior alocação para as folhas, no híbrido Hyola 61. O híbrido Hyola 555TT apresenta crescimento inicial mais lento. A habilidade em competir com o nabo é semelhante entre os três híbridos, havendo prejuízo à cultura e benefício à planta daninha, quando em competição.

Palavras-chave: 1. *Brassica napus* L. 2. *Raphanus sativus* L. 3. Área foliar. 4. Matéria seca de folhas. 5. Taxa de crescimento.

4.2 Introdução

A presença de plantas daninhas na canola (*Brassica napus* L. var. *oleifera*) constitui-se em uma barreira ao alcance de altos rendimentos, diminuindo a disponibilidade de água, luz e nutrientes para a cultura. Por pertencerem à mesma família botânica da canola (Brassicaceae), o nabo (*Raphanus sativus* L. var. *oleiferus* Metzg) e a nabiça (*R. raphanistrum* L.) são consideradas espécies de difícil controle,

não havendo produtos com eficiência comprovada sobre tais espécies e seletividade à cultura (VARGAS et al., 2011). Dessa forma, o desenvolvimento de híbridos de canola apresentando resistência a herbicidas é considerado um grande avanço para a cultura, permitindo o manejo de plantas daninhas de difícil controle.

Os híbridos de canola apresentam diferenças no crescimento que podem interferir no seu potencial de rendimento em determinado local ou região. O estudo do valor adaptativo das espécies ou de cultivares de uma determinada espécie consiste em analisar componentes do crescimento de plantas em função do aproveitamento de recursos do meio (RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007).

O acúmulo de matéria seca e incremento da área foliar, quantificados ao longo do tempo, são utilizados para estimar diversos índices fisiológicos que estão relacionados a diferenças de desempenho entre cultivares de uma mesma espécie (LIMA et al., 2007). Dentre esses índices estão a taxa de crescimento absoluto, razão de área foliar, área foliar específica e taxa de assimilação líquida.

Estudos sobre o crescimento de plantas evidenciam diferenças funcionais e estruturais entre cultivares de uma mesma espécie, auxiliando na seleção daquelas com características funcionais mais adequadas aos objetivos do experimentador (PEIXOTO; CRUZ; PEIXOTO, 2011). Tais estudos permitem o aprimoramento de técnicas de produção e de manejo (PEDÓ et al., 2014), além da escolha de cultivares com maior potencial produtivo para determinado local ou região de cultivo.

Em plantas cultivadas, a análise do crescimento de cultivares apresentando resistência a herbicidas em relação às suscetíveis é essencial, permitindo identificar características que indiquem possibilidade de aumento no rendimento da planta adulta e auxiliando nos trabalhos de melhoramento genético de plantas (LIMA et al., 2007). Além disso, tal estudo permite identificar se as plantas resistentes a herbicidas possuem algum custo adaptativo, o que pode comprometer sua utilização no campo, sobretudo na ausência de plantas daninhas.

Plantas resistentes a triazinas apresentam uma taxa de fluxo de elétrons três vezes menor a partir da quinona primária (QA) para a secundária (QB), o que se deve à

mutação na proteína D1 do fotossistema II (FSII) (JANSEN; PFISTER, 1990). Os cloroplastos das plantas resistentes a triazinas apresentam características de sombra, com grana maiores e em maior número, maior quantidade de clorofila coletora de luz associada ao FSII, menor relação clorofila *a/b*, de modo que as plantas se tornam menos hábeis em lidar com excesso de energia luminosa (VAUGHN; DUKE, 1984; VAUGHN, 1986; HART; STEMLER, 1990; CURWIEL et al. 1993). Os cloroplastos de plantas resistentes a triazinas utilizam o gradiente de pH, gerado através da quebra da molécula de água, de forma menos eficiente para a fotofosforilação do que cloroplastos de plantas suscetíveis (RASHID; RENSEN, 1987).

Com relação à resistência a herbicidas do grupo das imidazolinonas, o custo adaptativo de mutações no gene que codifica a enzima acetolactato-sintase (ALS), a qual é inibida pelo herbicida em plantas suscetíveis, geralmente não é alto, sendo que tal resistência é considerada um grande avanço em se tratando de plantas cultivadas (TRANEL; WRIGHT, 2002; TRANEL; HORVATH, 2009).

Ensaios sobre a adaptabilidade de plantas daninhas são bastante comuns, tendo a finalidade de identificar, com base em parâmetros de crescimento, se plantas daninhas resistentes possuem maior adaptabilidade que as suscetíveis em determinado nicho ecológico, o que pode resultar em maior potencial para a concorrência e invasividade (ELLSTRAND; PRENTICE; HANCOCK, 1999; RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007). As plantas daninhas geralmente possuem rusticidade, permitindo que se adaptem às mais diversas condições com facilidade, o que lhes confere vantagem em relação às plantas cultivadas. No caso das plantas cultivadas apresentarem restrições fisiológicas, essa vantagem das plantas daninhas se torna ainda mais evidente.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o valor adaptativo de híbridos de canola, resistentes a herbicidas do grupo das triazinas ou imidazolinonas, assim como, comparar suas habilidades competitivas com o nabo.

4.3 Material e Métodos

Os experimentos foram conduzidos em casa-de-vegetação, utilizando o delineamento inteiramente casualizado, com quatro repetições. Foram utilizados os

híbridos de canola Hyola 571CL (resistente a imidazolinonas), Hyola 555TT (resistente a triazinas) e Hyola 61 (convencional).

4.3.1 Valor adaptativo dos híbridos de canola

Neste experimento, visando avaliar o valor adaptativo dos híbridos de canola, inicialmente, para cada híbrido, foram selecionadas sementes de tamanho uniforme, a fim de reduzir o erro experimental. Em seguida, as sementes dos híbridos de canola foram colocadas para germinar em bandejas, preenchidas com solo peneirado (Latossolo Vermelho distrófico húmico) e, na superfície, uma camada de substrato de turfa (Plantas Garden Plus Turfa Fértil). O resultado da análise química do solo utilizado nos experimentos pode ser visualizado no anexo I.

Decorridos dois dias da emergência, as plântulas foram selecionadas, com base no tamanho, e transplantadas para vasos com capacidade volumétrica de 9 L e diâmetro da superfície de 24 cm, sendo que em cada vaso foi colocada somente uma plântula de canola. Os vasos foram preenchidos com solo e uma camada superficial de substrato de turfa.

As avaliações foram realizadas aos 14, 28, 42, 56 e 70 (florescimento) dias após a emergência (DAE), sendo determinados, em cada período, a estatura (EST – até a inflexão das últimas folhas) das plantas; área foliar (AF), a matéria seca de caule (MSC), de folhas (MSF), de raiz (MSR) e, pela soma da MSC e MSF, a matéria seca de parte aérea (MSPA).

A medição da EST foi realizada com auxílio de uma régua graduada, antes de retirar as plantas dos vasos. Após, as plantas foram cortadas e separadas em caule, folhas e raiz, sendo essas colocadas para secar a 60 °C em estufa até massa constante, quando foi realizada a pesagem. A AF foi determinada utilizando medidor de área foliar (Marca: LI-COR, Modelo: LI-3100C), sendo utilizadas para essa avaliação somente folhas fotossinteticamente ativas (somente folhas verdes, de todos os tamanhos).

A partir das variáveis determinadas anteriormente, também foram calculadas a taxa de crescimento absoluto (TCA) em g.dia⁻¹, a razão de área foliar (RAF) em cm².g⁻¹,

a taxa de assimilação líquida (TAL) em $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{dia}^{-1}$ e a área foliar específica (AFE) em $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$. Para os cálculos foram utilizadas as seguintes fórmulas (BENINCASA, 2003):

$$1) \quad TCA = (\text{MSPA}_2 - \text{MSPA}_1) / (T_2 - T_1)$$

$$2) \quad RAF = AF/\text{MSPA}$$

$$3) \quad AFE = AF/\text{MSF}$$

$$4) \quad TAL = [(\text{MSPA}_2 - \text{MSPA}_1) \cdot (\ln AF_2 - \ln AF_1) / (AF_2 - AF_1) \cdot (T_2 - T_1)] / 0,01, \text{ em que:}$$

MSPA: matéria seca de parte aérea (g)

$\text{MSPA}_2 - \text{MSPA}_1$: variação de MSPA (g) entre duas amostras consecutivas

$T_2 - T_1$: variação de tempo (dias) entre duas amostras consecutivas

AF: área foliar (cm^2)

MSF: matéria seca de folhas (g)

$AF_2 - AF_1$: variação de área foliar (cm^2) entre duas amostras consecutivas

Os dados referentes às amostragens foram submetidos à análise de variância ($p \leq 0,05$). Havendo interação, foi realizada análise de regressão para o fator épocas, sendo ajustada uma curva para cada híbrido de canola, e teste de Tukey ($p \leq 0,05$) para o fator híbrido dentro de cada época de avaliação.

Quando não foi observada interação entre os fatores, foi realizada análise de regressão para as épocas de avaliação, ajustando somente uma curva representando os três híbridos de canola, e teste de Tukey ($p \leq 0,05$) para os híbridos, na média das épocas de avaliação.

4.3.2 Habilidade competitiva dos híbridos de canola com o nabo

Para a avaliação da habilidade competitiva dos híbridos de canola, foram realizados dois experimentos. Em ambos, foram utilizados vasos com capacidade volumétrica de 9 L e diâmetro da superfície de 24 cm, sendo esses preenchidos com solo e, após a semeadura, com uma camada de 4 cm de substrato (turfa). Quando necessário, foi realizado o desbaste ou transplante de plântulas para atender às populações desejadas. Para o experimento I foram utilizadas três repetições e, para o II, quatro repetições.

No Experimento I, em série aditiva, foram implantados monocultivos dos híbridos de canola Hyola 61, Hyola 571CL (resistente a imidazolinonas) e Hyola 555TT (resistente a triazinas) e do nabo, cultivar IPR 116, nas populações de 2, 4, 8, 16, 32, 64 e 128 plantas por vaso (equivalentes a 44, 89, 178, 356, 711, 1422 e 2844 plantas m⁻²). Este ensaio visou determinar a população de plantas na qual a matéria seca de parte aérea (MSPA) por unidade de área torna-se independente da população, conforme a “lei de produção final constante” (RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 1997).

Aos 44 dias após a emergência (DAE) procedeu-se à determinação da MSPA, por meio da pesagem da parte aérea das plantas após secagem em estufa a 60 °C, até massa constante. Para a análise dos dados, foi utilizado o método da recíproca da produção por planta para determinar a produção de MSPA constante, sendo que esta foi obtida com a população de 889 plantas m⁻² (40 plantas/vaso) para a cultura e a planta daninha (dados não apresentados).

O Experimento II foi realizado em série substitutiva, utilizando a população de plantas determinada no experimento anterior, a qual foi de 40 plantas vaso⁻¹ (889 plantas m⁻²). Os tratamentos consistiram de proporções de plantas de canola, de cada híbrido, e do nabo, sendo as proporções de 100:0 (estande somente com canola), 75:25, 50:50, 25:75 e 0:100% (estande somente com nabo).

A avaliação das plantas foi realizada aos 44 DAE, determinando-se a estatura (EST – cm) (com o limbo foliar distendido), a área foliar (AF – cm²) e a MSPA (g). A EST das plantas foi determinada com auxílio de uma régua graduada, a AF, utilizando

medidor de área foliar (Marca: LI-COR, Modelo: LI-3100C) e a MSPA, conforme descrito no experimento I.

Para a análise dos dados referentes à AF, MSPA e EST da cultura e do competidor, utilizou-se o método de análise gráfica da produtividade relativa (RADOSEVICH, 1987; ROUSH et al., 1989; COUSENS, 1991). A produtividade relativa (PR) foi calculada da seguinte forma: $PR = \text{média (AF, MSPA ou EST)} / \text{proporção de plantas} / \text{média (AF, MSPA ou EST)}$ da monocultura. A produtividade relativa total (PRT) foi calculada pela soma das PR dos competidores, para cada proporção de plantas.

Foram construídos diagramas com base na PR e PRT. Nesses diagramas, os resultados obtidos de PR foram comparados a uma reta hipotética que une os pontos zero e 100 e que representa a ausência de interferência de uma espécie sobre a outra. A PR que resulta em valores maiores em relação à reta hipotética indica que houve benefício no crescimento da espécie em questão; a PR com valores menores em relação à reta hipotética indica que houve prejuízo no crescimento de tal espécie. A PRT igual à unidade (linha reta) demonstra que ocorre competição pelo(s) mesmo(s) recurso(s); PRT superior a um representa que não ocorre competição; PRT inferior a um, indica que ocorre antagonismo e, portanto, prejuízo mútuo ao crescimento das espécies (COUSENS, 1991).

Calcularam-se os índices de competitividade relativa (CR), coeficiente de agrupamento relativo (K) e agressividade (A), conforme as equações propostas por Cousens e O'Neill (1993), em que: $CR = PR_x / PR_y$; $K_x = PR_x / (1 - PR_x)$; $K_y = PR_y / (1 - PR_y)$; $A = PR_x - PR_y$. A CR representa o crescimento da espécie x em relação à espécie y; o K indica a dominância relativa de um genótipo sobre o outro; e a A aponta qual dos genótipos é mais agressivo.

Para a análise estatística, calculou-se a diferença para os valores de PR (DPR) obtidos nas proporções de 25, 50 e 75% em relação aos valores da reta hipotética, quais sejam, 0,25, 0,50 e 0,75 de PR (PASSINI, 2001). Para testar diferenças nos índices DPR, PRT, CR, K e A, utilizou-se o teste t (ROUSH et al., 1989; HOFFMAN; BUHLER, 2002). Como hipótese nula, considerou que as médias fossem iguais a zero

para testar a DPR, A e as diferenças entre K_x e K_y ; e, para testar a PRT e a CR, considerou-se como hipótese nula que as médias fossem iguais a um.

Para verificar se as curvas de PR e PRT eram diferentes das retas hipotéticas, adotou-se o critério de que no mínimo em duas proporções ocorresse diferença significativa pelo teste t. Para as variáveis CR, K e A, considerou-se existência de diferença de competitividade quando no mínimo em duas delas houvesse diferença significativa pelo teste t.

Os resultados obtidos para AF, MSPA e EST das plantas de canola e nabo, expressos em valores médios por planta, foram submetidos à análise de variância. Quando o teste F indicou significância ($p \leq 0,05$), as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Dunnett ($p \leq 0,05$), considerando-se as respectivas monoculturas como testemunhas.

4.4 Resultados e Discussão

4.4.1 Valor adaptativo dos híbridos de canola

Constatou-se a existência de interação entre os fatores para as variáveis primárias EST, AF, MSC e MSF. Foram ajustadas equações exponenciais [$y=a \cdot e^{bx}$] para a EST e a MSC das plantas de canola em função das épocas de avaliação (Figura 1A e 1C). Ocorre aumento exponencial da EST e MSC no decorrer das épocas de avaliação. Conforme a figura, as diferenças entre os híbridos ocorrem aos 70 DAE, para a EST, e a partir dos 56 DAE, para a MSC.

A AF e a MSF ajustaram-se a curvas sigmoidais [$y=a/(1+e^{-(x-x_0)/b})$] (Figura 1B e 1D). Através do parâmetro a ajustado para as curvas, que representa a diferença entre os pontos máximo e mínimo da curva, observa-se que os maiores valores de AF e MSF foram obtidos para o Hyola 61 ($2878,38 \text{ cm}^2$ e $10,95 \text{ g}$, respectivamente). Em relação ao parâmetro x_0 , que representa o valor de x no ponto médio da curva, observa-se o incremento inicial mais acentuado do híbrido Hyola 571CL para a AF e a MSF, que apresenta os menores valores para esse parâmetro ($x_0=40,85$ e $41,12$, respectivamente).

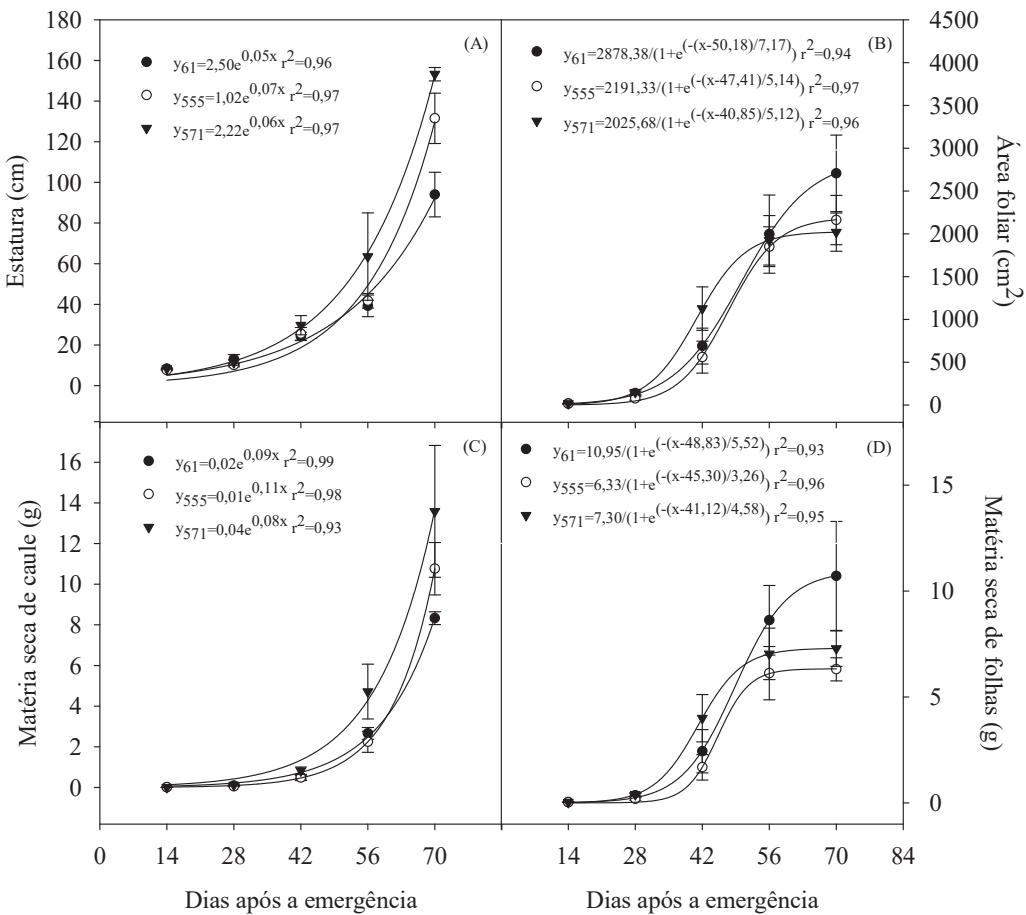


Figura 1 – Estatura (A), área foliar (B), matéria seca de caule (C) e matéria seca de folhas (D) dos híbridos de canola Hyola 61 (61), Hyola 555TT (555) e Hyola 571CL (571), dos 14 aos 70 dias após a emergência. Passo Fundo, RS, 2014.
As barras representam o desvio-padrão das medições.

Não houve interação para as variáveis MSPA, MSR e MSPA.MSR⁻¹, sendo ajustadas curvas sigmoidais [$y=a/(1+e^{-(x-x_0)/b})$] para as primeiras variáveis e uma curva quadrática [$y=ax^2+bx+c$] para a última, na média dos híbridos em função das épocas de avaliação (Figura 2). Há incremento acentuado de MSPA e MSR a partir dos 42 DAE na média dos híbridos avaliados. Aos 70 DAE, os valores médios de MSPA e MSR para os híbridos foram de 18,5 e 2,2 g, respectivamente. A relação MSPA.MSR⁻¹, conforme a curva, aumenta até os 33 DAE, com um valor de 14,8 nesse ponto, e posteriormente declina.

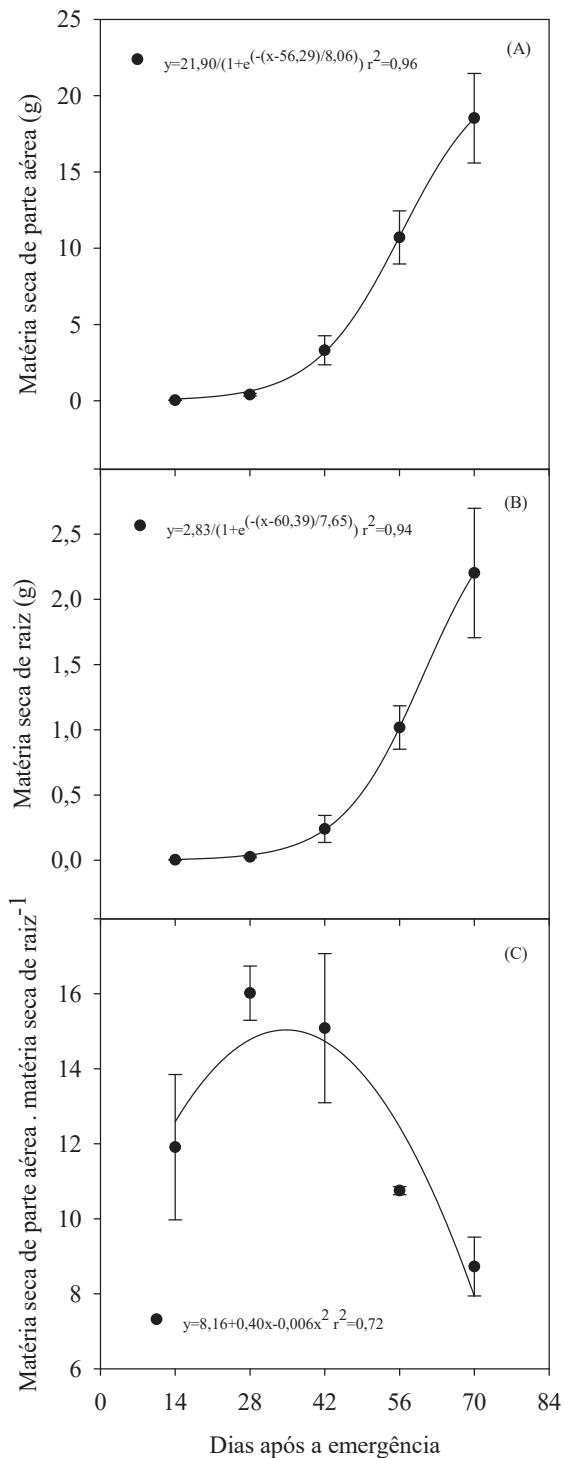


Figura 2 – Matéria seca de parte aérea (A), matéria seca de raiz (B) e relação matéria seca de parte aérea . matéria seca de raiz⁻¹ (C), na média dos híbridos de canola Hyola 61, Hyola 555TT e Hyola 571CL, dos 14 aos 70 dias após a emergência. Passo Fundo, RS, 2014.

As barras representam o desvio-padrão das medições.

Considerando a diferença entre os híbridos nas épocas de avaliação, aos 14 e aos 70 DAE, houve diferença significativa para a EST (Tabela 1). Aos 14 DAE, o menor valor de EST é observado para o híbrido Hyola 555TT, diferindo dos demais. Aos 70 DAE, o híbrido Hyola 571CL apresentou o maior valor (153,25 cm) de EST, o Hyola 555TT um valor intermediário (131,50 cm) e o Hyola 61 o menor valor (94,00 cm).

Aos 42 e 56 DAE, a MSC foi superior para o Hyola 571CL, que diferiu dos demais híbridos (Tabela 1). Aos 70 DAE, somente houve diferença do Hyola 571CL em relação ao Hyola 61, tendo este apresentado o menor valor.

Os híbridos diferiram quanto à MSF nas épocas 14, 28, 42 e 70 DAE (Tabela 1). O híbrido Hyola 555TT apresentou os menores valores absolutos nessas épocas, diferindo do híbrido Hyola 61 aos 14 DAE, do Hyola 61 e do Hyola 571CL, aos 28 DAE, e do Hyola 571CL, aos 42 DAE. Na época 70 DAE, os híbridos Hyola 555TT e Hyola 571CL apresentaram os menores valores, diferindo do Hyola 61.

Quanto à AF, houve diferença entre os híbridos aos 28, 42 e 70 DAE (Tabela 1). A AF, aos 28 DAE, foi menor no híbrido Hyola 555TT, diferindo dos demais; aos 42 DAE, os menores valores foram observados para o Hyola 555TT e Hyola 61, diferindo do Hyola 571CL; e aos 70 DAE, o híbrido Hyola 571CL apresentou o menor valor, não diferindo do Hyola 555TT.

Aos 56 DAE, a AF e a MSF das plantas passam a apresentar valores mais próximos entre os híbridos, no entanto, aos 70 DAE o híbrido Hyola 61 se sobressai, apresentando os maiores valores absolutos.

O híbrido Hyola 61 apresenta o maior ciclo entre os híbridos (148 dias) (TOMM; FERREIRA; VIEIRA, 2014), o que fica evidente quando se observa o incremento nos valores de AF e MSF dos 56 aos 70 DAE. Também se constata nessas variáveis que o Hyola 571CL tem o ciclo mais curto, de 142 dias (TOMM; FERREIRA; VIEIRA, 2014), pois apresenta um incremento mais precoce em EST, MSC, AF e MSF, conforme pode ser observado aos 42 DAE.

Tabela 1 – Estatura (EST), matéria seca de caule (MSC), matéria seca de folhas (MSF) e área foliar (AF) dos híbridos de canola Hyola 571CL, Hyola 555TT e Hyola 61, nas épocas de avaliação de 14, 28, 42, 56 e 70 dias após a emergência (DAE). Passo Fundo, RS, 2014

Híbridos	EST (cm)				
	Épocas de avaliação (DAE)				
	14	28	42	56	70
Hyola 571CL	8,32 a *	11,38 a	29,75 a	63,50 a	153,25 a
Hyola 555TT	7,62 b	10,12 a	25,50 a	41,75 a	131,50 b
Hyola 61	8,35 a	13,00 a	24,25 a	39,25 a	94,00 c
C.V. ¹ (%)	3,30	13,86	13,10	26,90	7,71
MSC (g)					
Híbridos	Épocas de avaliação (DAE)				
	14	28	42	56	70
Hyola 571CL	0,0056 a	0,1216 a	0,8228 a	4,7178 a	13,5829 a
Hyola 555TT	0,0045 a	0,0519 a	0,4822 b	2,2448 b	10,7629 ab
Hyola 61	0,0051 a	0,0892 a	0,5089 b	2,6593 b	8,3282 b
C.V. (%)	11,91	40,60	23,84	26,49	18,57
MSF (g)					
Híbridos	Épocas de avaliação (DAE)				
	14	28	42	56	70
Hyola 571CL	0,0312 ab	0,3974 a	3,9998 a	7,2132 a	7,1052 b
Hyola 555TT	0,0244 b	0,1826 b	1,6790 b	6,1215 a	6,3066 b
Hyola 61	0,0336 a	0,3570 a	2,4356 ab	8,6216 a	10,7123 a
C.V. (%)	14,53	22,85	34,77	19,68	19,23
AF (cm ²)					
Híbridos	Épocas de avaliação (DAE)				
	14	28	42	56	70
Hyola 571CL	17,98 a	150,20 a	1126,80 a	1924,67 a	2019,90 b
Hyola 555TT	15,18 a	77,48 b	560,40 b	1850,05 a	2161,00 ab
Hyola 61	18,77 a	139,82 a	689,40 b	1997,08 a	2706,25 a
C.V. (%)	11,84	19,77	27,57	17,63	14,50

¹C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas por letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Para a média das épocas, menor MSPA e MSR foram observadas para as plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, diferindo somente do Hyola 571CL, enquanto a relação MSPA.MSR⁻¹ e a AFE foram maiores para o híbrido Hyola 555TT, diferindo dos demais (Tabela 2).

Tabela 2 – Matéria seca de parte aérea (MSPA), matéria seca de raiz (MSR), relação MSPA.MSR⁻¹ e área foliar específica (AFE) dos híbridos de canola Hyola 571CL, Hyola 555TT e Hyola 61, na média das épocas de avaliação. Passo Fundo, RS, 2014

Híbridos	MSPA (g)	MSR (g)	MSPA.MSR ⁻¹	AFE (cm ² .g ⁻¹)
Hyola 571CL	7,46 a*	0,85 a	11,64 b	358,59 b
Hyola 555TT	5,57 b	0,54 b	13,82 a	407,00 a
Hyola 61	6,75 ab	0,71 ab	12,02 b	347,30 b
C.V. ¹ (%)	27,68	37,73	16,78	6,05

¹C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas por letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

A AFE é uma medida da expansão média da folha, em área, por unidade de massa seca foliar e, indiretamente, define a densidade ou espessura das folhas (SILVA et al., 2000). Quando a espessura da folha permanece a mesma, as causas da redução na densidade de massa foliar podem ser a maior proporção de espaços intercelulares ou menor proporção de material denso, como lignina ou tecido esclerenquimático (ARENDONK; POORTER, 1994). Para o híbrido de canola Tower, resistente a triazinas, houve alterações nas características dos cloroplastos em relação à isolinha suscetível; no entanto, não houve diferenças nas características anatômicas: volume de epiderme, de parênquima paliçádico, de parênquima esponjoso e de espaço aéreo (VAUGHN, 1986).

A estatura de plantas é uma das variáveis, juntamente com a área foliar e matéria seca de parte aérea, que influencia o potencial de sombreamento do solo pelas plantas (BEGNA et al., 2001; BALBINOT JUNIOR et al., 2003). Conforme ensaios realizados em rede, a EST de plantas de canola varia de 88 a 136 cm para o híbrido Hyola 61 e de 83 a 178 cm para o Hyola 571CL, sendo os maiores valores encontrados em locais com temperaturas mais elevadas e com menor altitude (TOMM; FERREIRA; VIEIRA, 2014). Em ensaio realizado visando verificar a produtividade de canola em função de irrigação e doses de nitrogênio, utilizando o híbrido Hyola 61, os autores encontraram uma estatura de plantas de 87 cm no início do florescimento (SANCHES et al., 2014). Tais resultados corroboram os obtidos nas condições do presente experimento.

A produção de matéria seca pelas plantas nos diversos estádios de desenvolvimento relaciona-se aos processos de fotossíntese e respiração (CRUZ, 2013). Através da fotossíntese, a planta utiliza a energia solar para oxidar a água, liberando

oxigênio e elétrons, e para reduzir o dióxido de carbono, formando compostos carbonados, principalmente açúcares (TAIZ; ZEIGER, 2013). A respiração fornece energia e substratos para os processos bioquímicos de manutenção de estruturas já existentes (respiração de manutenção) e de formação de novas estruturas e componentes celulares (respiração de crescimento) (MAJEROWICZ, 2013).

Levando em consideração o crescimento inicial das plantas, o Hyola 555TT possivelmente possui menor habilidade em competir com plantas daninhas que os demais híbridos, pois apresenta a menor EST aos 14 DAE; menor MSF aos 14 e 28 DAE; e menor AF aos 28 DAE (Tabela 3). Indivíduos que possuem maior acúmulo de matéria seca em menor período de tempo demonstram maior habilidade competitiva, quando em competição (CARVALHO et al., 2005; RADOSEVICH; HOLT; GHERSA, 2007).

Considerando a avaliação durante o florescimento (70 DAE), o híbrido Hyola 571CL possui maior EST de plantas, maior MSC, no entanto, menor MSF e AF em relação à Hyola 61. Dessa forma, é possível observar uma diferença na alocação de fotoassimilados entre tais híbridos, em que o Hyola 571CL investe mais em estatura e biomassa de caule e, o Hyola 61, mais em biomassa de folhas e área foliar.

Com relação às variáveis calculadas, houve interação entre os fatores para a TCA, RAF e TAL, sendo ajustadas a esses dados equações cúbicas [$y=ax^3+bx^2+cx+d$], exponenciais [$y=a.e^{bx}$] e quadráticas [$y=ax^2+bx+c$], respectivamente, em função das épocas de avaliação (Figura 3A a 3C). Para a variável AFE, não houve interação, sendo ajustada uma curva quadrática [$y=ax^2+bx+c$] para a média dos híbridos em função das épocas de avaliação (Figura 3D).

A TCA assemelha-se quando são comparados os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, a qual aumenta até os 56 DAE e passa a diminuir após essa época (Figura 3A). O híbrido Hyola 555TT apresenta menor incremento na TCA em relação aos demais híbridos, em valores absolutos, no decorrer das épocas de avaliação (Figura 3A). A RAF diminui ao longo das épocas de avaliação, apresentando curvas semelhantes entre os híbridos (Figura 3B).

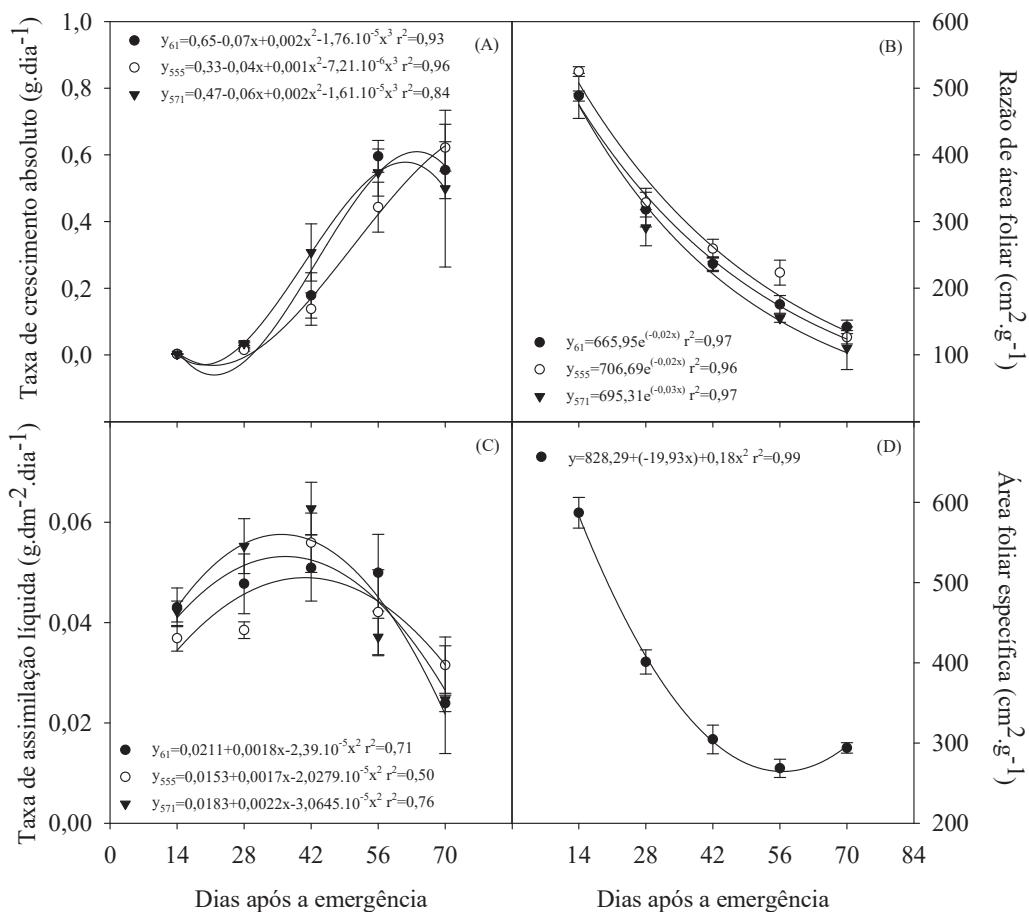


Figura 3 – Taxa de crescimento absoluto (A), razão de área foliar (B), taxa de assimilação líquida (C) e área foliar específica (D) dos híbridos de canola Hyola 61 (61), Hyola 555TT (555) e Hyola 571CL (571), dos 14 aos 70 dias após a emergência. Passo Fundo, RS, 2014.

As barras representam o desvio-padrão das medições.

Valores crescentes de TAL são observados para os híbridos Hyola 61, Hyola 555TT e Hyola 571CL até as épocas de avaliação 37, 42 e 36 DAE, respectivamente, conforme as curvas ajustadas para cada híbrido (Figura 3C). Os valores máximos de TAL foram de 0,055; 0,051; e 0,058 g.dm⁻².dia⁻¹ para os híbridos Hyola 61, Hyola 555TT e Hyola 571CL, respectivamente. A partir desses valores, constata-se que o híbrido Hyola 555TT necessita de maior tempo (42 DAE) para alcançar o valor máximo de TAL, sendo que este valor (0,051 g.dm⁻².dia⁻¹) é o menor entre os híbridos avaliados, em termos absolutos.

Os valores de AFE reduzem até os 55 DAE, conforme a curva ajustada, e apresentam incremento desse ponto até os 70 DAE, para a média dos híbridos avaliados (Figura 3D). Aos 55 DAE, em que a AFE é mínima, seu valor corresponde a 277 cm². g⁻¹.

O Hyola 555TT apresenta os menores valores absolutos de TCA até os 56 DAE (Tabela 3). O híbrido Hyola 555TT difere do Hyola 61, aos 14 e 56 DAE; dos híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, aos 28 DAE; e do Hyola 571CL, aos 42 DAE. Dos 56 aos 70 DAE, os valores de TCA diminuem para os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, enquanto aumentam para o híbrido Hyola 555TT, de forma que aos 70 DAE, a TCA não difere entre os híbridos (Tabela 3).

Tabela 3 – Taxa de crescimento absoluto (TCA), razão de área foliar (RAF) e taxa de assimilação líquida (TAL) dos híbridos de canola Hyola 571CL, Hyola 555TT e Hyola 61, nas épocas de avaliação de 14, 28, 42, 56 e 70 dias após a emergência (DAE). Passo Fundo, RS, 2014

Híbridos	TCA (g.dia ⁻¹)				
	14	28	42	56	70
Hyola 571CL	0,0026 ab*	0,0344 a	0,3074 a	0,5470 ab	0,4989 a
Hyola 555TT	0,0021 b	0,0147 b	0,1376 b	0,4432 b	0,6217 a
Hyola 61	0,0028 a	0,0291 a	0,1784 ab	0,5955 a	0,5542 a
C.V. ¹ (%)	13,93	23,01	33,21	12,41	26,88
Híbridos	RAF (cm ² .g ⁻¹)				
	Épocas				
Híbridos	14	28	42	56	70
Hyola 571CL	488,19 a	290,68 a	235,83 b	154,72 b	109,88 a
Hyola 555TT	524,95 a	328,34 a	259,28 a	223,28 a	126,28 a
Hyola 61	488,46 a	317,87 a	236,49 ab	175,58 b	141,86 a
C.V. (%)	4,08	8,00	4,83	7,41	16,04
Híbridos	TAL (g.dm ⁻² .dia ⁻¹)				
	Épocas				
Híbridos	14	28	42	56	70
Hyola 571CL	0,0422 ab	0,0552 a	0,0627 a	0,0371 a	0,0246 a
Hyola 555TT	0,0369 b	0,0385 b	0,0559 ab	0,0421 a	0,0315 a
Hyola 61	0,0431 a	0,0477 ab	0,0509 b	0,0499 a	0,0239 a
C.V. (%)	7,19	10,11	10,54	16,12	26,46

¹C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas por letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Houve diferença entre os híbridos para a RAF somente nas épocas 42 e 56 DAE (Tabela 3). Aos 42 e 56 DAE, o híbrido Hyola 555TT apresentou maior valor de RAF, diferindo do Hyola 571CL na primeira época e do Hyola 571CL e Hyola 61 na segunda época de avaliação.

A TAL é menor para o híbrido Hyola 555TT nas épocas 14 e 28 DAE, diferindo do Hyola 61 na primeira época e do Hyola 571CL na segunda época de avaliação (Tabela 3). Aos 42 DAE, o menor valor de TAL ocorre para o híbrido Hyola 61, não diferindo do Hyola 555TT. Aos 56 e 70 DAE, os híbridos não diferem quanto à essa variável.

Em termos absolutos, o menor incremento na TCA até os 56 DAE para o híbrido Hyola 555TT pode ser explicado em função da menor TAL desse híbrido aos 14 e 28 DAE. Na cultivar de canola Triton, a rotatividade ($=turnover$) da proteína D1, *in vivo*, foi duas vezes maior no biótipo resistente a atrazina, em relação ao suscetível, o que os autores afirmam estar parcialmente relacionado ao menor crescimento do biótipo resistente, representando um gasto energético para a planta (SUNDBY et al., 1993).

A TCA expressa a velocidade de crescimento das plantas ao longo do tempo, enquanto a TAL reflete a dimensão do sistema assimilatório envolvido na produção de massa seca (SILVA et al., 2005; OLIVEIRA et al., 2006). Para a cultura do crambe (*Crambe abyssinica* Hochst), uma espécie pertencente à família Brassicaceae, na presença do competidor aveia preta (*Avena strigosa* Schreb.), foi encontrado valor máximo de TAL aos 27 DAE, correspondendo a $6,3 \text{ g.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ (CONCENÇO et al., 2015). Valores de TAL geralmente encontrados para espécies dicotiledôneas C3, cujo primeiro produto da fixação de CO₂ é um composto de três carbonos, ficam entre 5,0 e 10,0 $\text{g.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ (LARCHER, 2004). Dessa forma, pode-se dizer que os valores encontrados no presente estudo, que variaram de 0,0239 a 0,0627 $\text{g.dm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ (2,39 a 6,27 $\text{g.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$) ficam um pouco abaixo que o normal, possivelmente devido a condições de cultivo.

A RAF representa a área foliar em uso pela planta para produzir um grama de matéria seca de parte aérea e é apropriada para avaliar os efeitos genotípicos, climáticos

e de manejo das comunidades vegetais (OLIVEIRA et al., 2006). Portanto, aos 42 e 56 DAE, as plantas de canola do híbrido Hyola 555TT necessitaram de uma maior área foliar para produção de um grama de MSPA, o que pode estar relacionado à sua menor eficiência fotossintética em relação aos demais híbridos, principalmente até os 28 DAE, conforme demonstrado pela TAL (Tabela 3).

Para o nabo (*Raphanus sativus* L.) foi encontrado valor de RAF de 173,3 e 121,7 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ aos 15 e 30 dias após a semeadura, respectivamente, na ausência de competição com plantas daninhas (CHANNAPPAGOUNDAR et al., 2007). No presente estudo, os valores de RAF variaram de 524,95 a 109,88 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, desde a primeira até a última época de avaliação, estando acima dos valores observados para a cultura do nabo citados anteriormente.

4.4.2 Habilidade competitiva dos híbridos de canola com o nabo

No ensaio de habilidade competitiva, conforme a análise gráfica dos resultados para a combinação entre plantas de nabo e de canola, dos híbridos Hyola 571CL, Hyola 555TT e Hyola 61, a PRT não diferiu de um, indicando que a competição se deu pelos mesmos recursos do meio entre as plantas (Figuras 4, 5 e 6; Tabela 4). Para todas as variáveis a PR da canola apresentou linha côncava e a PR do nabo linha convexa em relação à reta hipotética, indicando prejuízo ao crescimento da cultura e benefício à planta daninha (Figuras 4, 5 e 6). As diferenças de PR da cultura (canola) para todos os híbridos e variáveis analisadas, foram significativas em pelo menos duas proporções de plantas (Tabela 4).

Para o nabo, a diferença de produtividade relativa não foi significativa somente quando em competição com o híbrido Hyola 571CL, para a variável EST, e com a canola convencional, para a variável AF (Tabela 4). Nos demais ensaios de competição e para as demais variáveis, a PR do nabo foi superior à reta hipotética (Tabela 4).

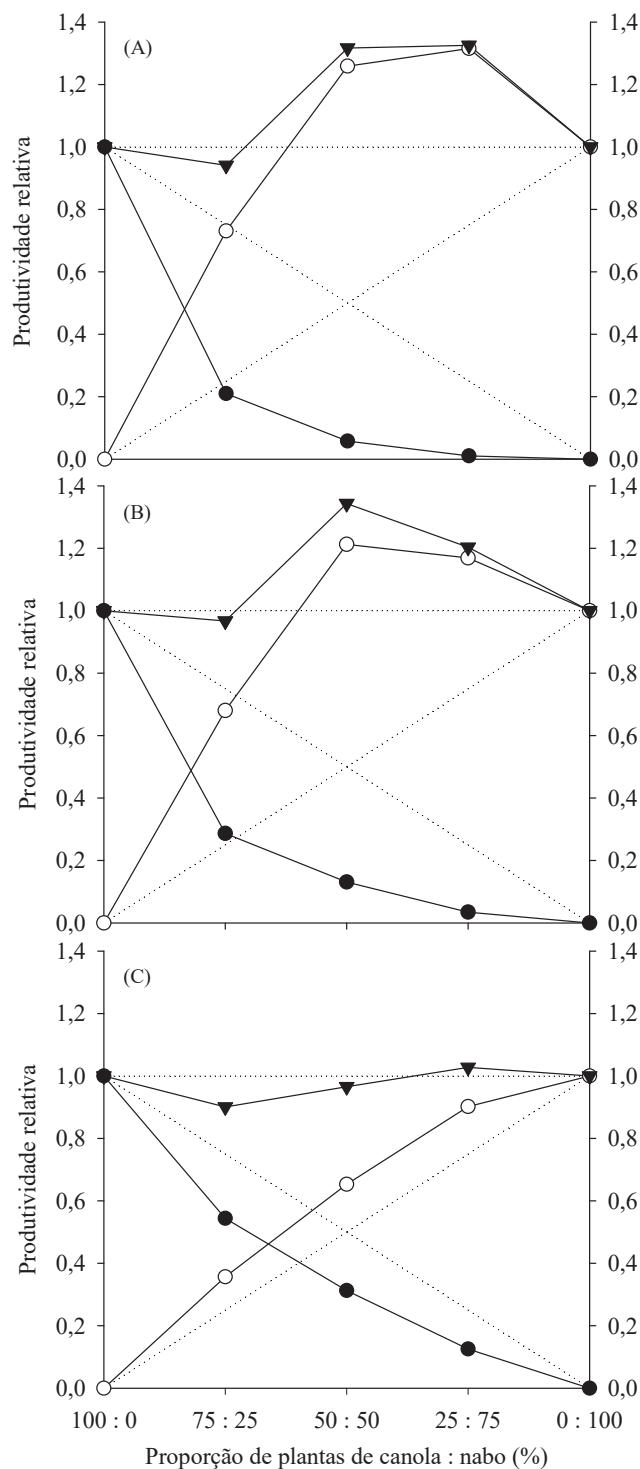


Figura 4 – Produtividade relativa de plantas de canola do híbrido Hyola 555TT (●) e nabo (○) e produtividade relativa total (▼) quanto à área foliar (A), matéria seca de parte aérea (B) e estatura (C) em função das proporções entre as espécies. Passo Fundo, RS, 2014.

As linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas.

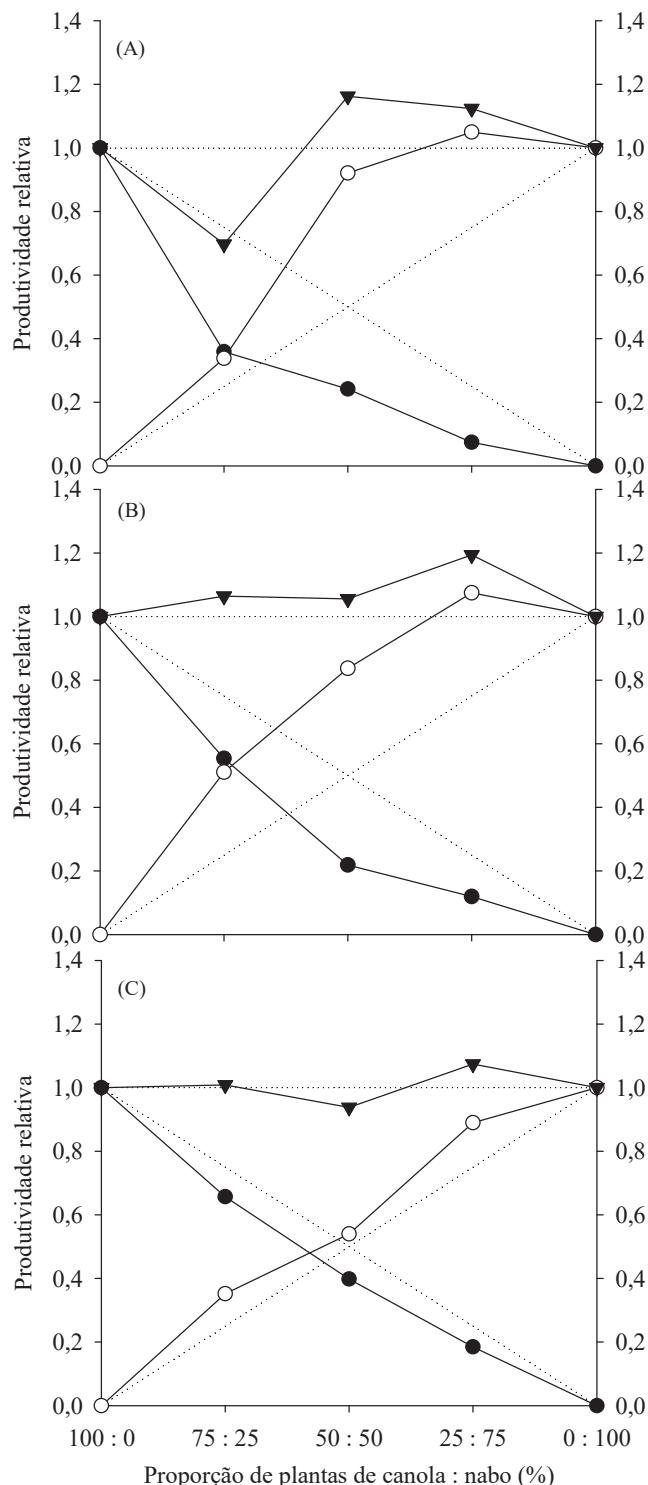


Figura 5 – Produtividade relativa de plantas de canola do híbrido Hyola 571CL (●) e nabo (○) e produtividade relativa total (▼) quanto à área foliar (A), matéria seca de parte aérea (B) e estatura (C) em função das proporções entre as espécies. Passo Fundo, RS, 2014.

As linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas.

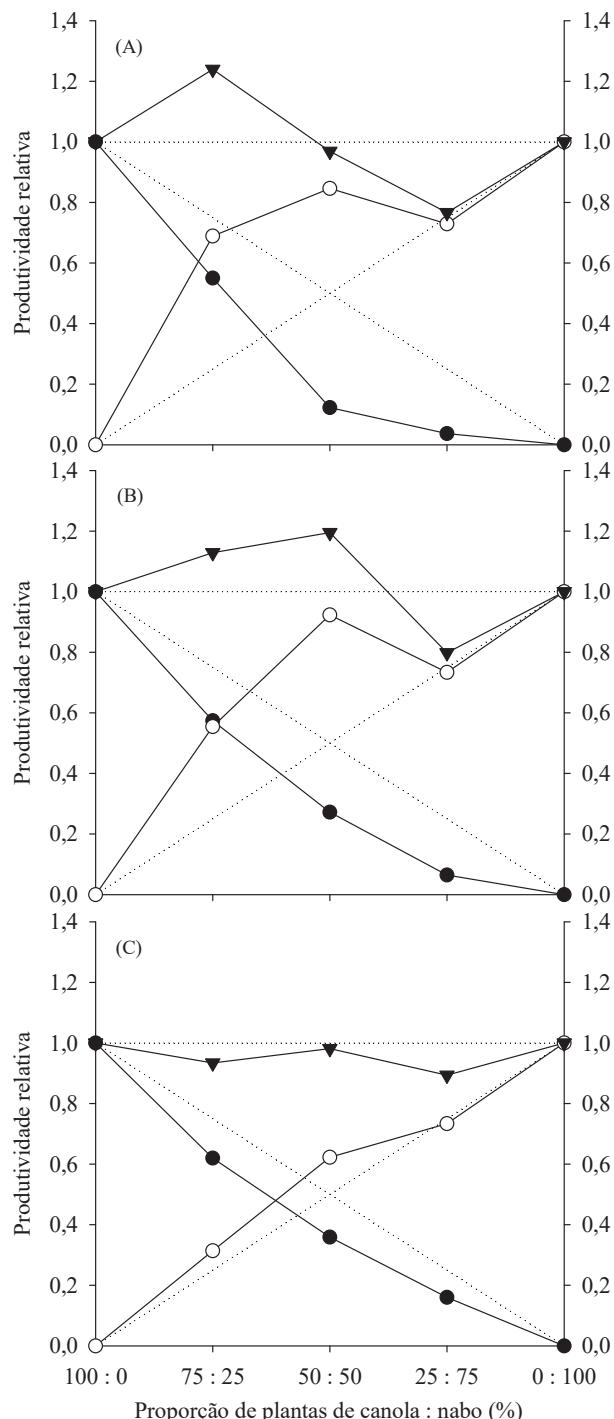


Figura 6 – Produtividade relativa de plantas de canola do híbrido Hyola 61 (●) e nabo (○) e produtividade relativa total (▼) quanto à área foliar (A), matéria seca de parte aérea (B) e estatura (C) em função das proporções entre as espécies. Passo Fundo, RS, 2014.

As linhas tracejadas referem-se às produtividades relativas hipotéticas.

Tabela 4 – Diferenças relativas de produtividade (DPR) e produtividade relativa total (PRT) para as variáveis área foliar (AF), matéria seca da parte aérea (MSPA) e estatura (EST) nas proporções 75:25, 50:50 e 25:75 dos híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61 em competição com nabo. Passo Fundo, RS, 2014

	Proporção de plantas associadas		
	75:25	50:50	25:75
AF			
DPR ¹ (Hyola 555TT)	-0,54 ($\pm 0,17$) *	-0,44 ($\pm 0,03$) *	-0,24 ($\pm 0,01$) *
DPR (nabo)	0,48 ($\pm 0,21$) *	0,76 ($\pm 0,41$) *	0,56 ($\pm 0,45$) ns
PRT ¹	0,94 ($\pm 0,36$) ns	1,32 ($\pm 0,44$) ns	1,32 ($\pm 0,45$) ns
DPR (Hyola 571CL)	-0,39 ($\pm 0,08$) *	-0,26 ($\pm 0,10$) *	-0,18 ($\pm 0,00$) *
DPR (nabo)	0,09 ($\pm 0,13$) ns	0,42 ($\pm 0,14$) *	0,30 ($\pm 0,10$) *
PRT	0,70 ($\pm 0,12$) ns	1,16 ($\pm 0,17$) ns	1,12 ($\pm 0,10$) ns
DPR (Hyola 61)	-0,20 ($\pm 0,18$) ns	-0,38 ($\pm 0,00$) *	-0,21 ($\pm 0,02$) *
DPR (nabo)	0,44 ($\pm 0,15$) *	0,35 ($\pm 0,30$) ns	-0,02 ($\pm 0,05$) ns
PRT	1,24 ($\pm 0,32$) ns	0,97 ($\pm 0,31$) ns	0,77 ($\pm 0,07$) *
MSPA			
DPR (Hyola 555TT)	-0,46 ($\pm 0,10$) *	-0,37 ($\pm 0,05$) *	-0,22 ($\pm 0,01$) *
DPR (nabo)	0,43 ($\pm 0,03$) *	0,71 ($\pm 0,28$) *	0,42 ($\pm 0,31$) ns
PRT	0,97 ($\pm 0,13$) ns	1,34 ($\pm 0,33$) ns	1,20 ($\pm 0,32$) ns
DPR (Hyola 571CL)	-0,20 ($\pm 0,11$) *	-0,28 ($\pm 0,09$) *	-0,13 ($\pm 0,01$) *
DPR (nabo)	0,26 ($\pm 0,16$) *	0,34 ($\pm 0,25$) ns	0,32 ($\pm 0,14$) *
PRT	1,06 ($\pm 0,18$) ns	1,06 ($\pm 0,32$) ns	1,19 ($\pm 0,15$) ns
DPR (Hyola 61)	-0,18 ($\pm 0,10$) *	-0,23 ($\pm 0,08$) *	-0,18 ($\pm 0,02$) *
DPR (nabo)	0,30 ($\pm 0,06$) *	0,42 ($\pm 0,18$) *	-0,02 ($\pm 0,20$) ns
PRT	1,13 ($\pm 0,16$) ns	1,20 ($\pm 0,26$) ns	0,80 ($\pm 0,22$) ns
EST			
DPR (Hyola 555TT)	-0,21 ($\pm 0,07$) *	-0,19 ($\pm 0,04$) *	-0,12 ($\pm 0,01$) *
DPR (nabo)	0,11 ($\pm 0,02$) *	0,15 ($\pm 0,03$) *	0,15 ($\pm 0,13$) ns
PRT	0,90 ($\pm 0,07$) ns	0,97 ($\pm 0,06$) ns	1,03 ($\pm 0,14$) ns
DPR (Hyola 571CL)	-0,09 ($\pm 0,11$) ns	-0,10 ($\pm 0,04$) *	-0,07 ($\pm 0,02$) *
DPR (nabo)	0,10 ($\pm 0,02$) *	0,04 ($\pm 0,05$) ns	0,14 ($\pm 0,09$) ns
PRT	1,01 ($\pm 0,12$) ns	0,94 ($\pm 0,05$) ns	1,07 ($\pm 0,09$) ns
DPR (Hyola 61)	-0,13 ($\pm 0,03$) *	-0,14 ($\pm 0,04$) *	-0,09 ($\pm 0,02$) *
DPR (nabo)	0,06 ($\pm 0,03$) *	0,12 ($\pm 0,06$) *	-0,02 ($\pm 0,03$) ns
PRT	0,93 ($\pm 0,06$) ns	0,98 ($\pm 0,06$) ns	0,89 ($\pm 0,04$) *

¹DPR e PRT: teste t, sendo considerado significativo (*) quando os valores diferiram ($p \leq 0,05$) de zero e um, respectivamente. Valores entre parênteses representam o desvio padrão.

Em experimento realizado comparando a habilidade competitiva dos híbridos de canola Hyola 61, Hyola 76, Hyola 433 e Hyola 571CL com o nabo, os autores constataram haver prejuízo mútuo ao crescimento da cultura e da planta daninha, sendo observadas linhas côncavas para a PR de ambas (GALON et al., 2015). Ainda nesse ensaio, os autores encontraram uma PRT menor que um, indicando que a competição entre a canola e o nabo ocasionou prejuízo mútuo (GALON et al., 2015).

Com relação aos índices de competitividade, houve significância em pelo menos dois deles em todos os ensaios de competição dos híbridos de canola com o nabo, para todas as variáveis avaliadas (Tabela 5). Considerando a AF e MSPA, em todos os ensaios de competição houve diferença para os índices CR e A, em que a CR apresentou valores menores que um e, a A, valores menores que zero, demonstrando que o nabo é mais competitivo que a cultura (Tabela 5).

Para a variável EST, além de haver diferenças para a CR e A, também houve diferença para o índice K, em que o K_{canola} foi menor que o K_{nabo} (Tabela 5). Os resultados de EST corroboram os resultados obtidos para a AF e MSPA, em que o nabo se mostra mais competitivo que a canola, independente do híbrido utilizado desta.

Em estudo anterior, considerando os índices de competitividade, maior habilidade competitiva foi constatada para o híbrido Hyola 433 em relação ao nabo, tanto para a AF quanto para a MSPA, enquanto os demais híbridos utilizados nesse ensaio (Hyola 61, Hyola 76 e Hyola 571CL) tiveram competitividade similar ou inferior ao nabo (GALON et al., 2015).

Tabela 5 – Índices de competitividade entre os híbridos de canola com nabo, expressos por competitividade relativa (CR) e coeficientes de agrupamento relativo (K) e de agressividade (A) para as variáveis área foliar (AF), matéria seca da parte aérea (MSPA) e estatura (EST) dos híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61 em competição com nabo. Passo Fundo, RS, 2014

Hyola 555TT x nabo				
	CR ¹	K _{canola} ²	K _{nabo}	A ¹
AF	0,04 ($\pm 0,02$) *	0,07 ($\pm 0,04$) ns	-0,91 ($\pm 3,92$)	-1,20 ($\pm 0,39$) *
MSPA	0,10 ($\pm 0,03$) *	0,15 ($\pm 0,07$) ns	-3,35 ($\pm 0,67$)	-1,08 ($\pm 0,23$) *
EST	0,48 ($\pm 0,06$) *	0,46 ($\pm 0,09$) *	1,89 ($\pm 0,23$)	-0,34 ($\pm 0,04$) *
Hyola 571CL x nabo				
	CR	K _{canola}	K _{nabo}	A
AF	0,27 ($\pm 0,12$) *	0,36 ($\pm 0,20$) ns	3,43 ($\pm 2,23$)	-0,68 ($\pm 0,16$) *
MSPA	0,26 ($\pm 0,07$) *	0,29 ($\pm 0,08$) ns	1,80 ($\pm 1,44$)	-0,62 ($\pm 0,19$) *
EST	0,74 ($\pm 0,12$) *	0,67 ($\pm 0,11$) *	1,19 ($\pm 0,24$)	-0,14 ($\pm 0,07$) *
Hyola 61 x nabo				
	CR	K _{canola}	K _{nabo}	A
AF	0,16 ($\pm 0,07$) *	0,14 ($\pm 0,01$) ns	3,42 ($\pm 2,70$)	-0,72 ($\pm 0,30$) *
MSPA	0,29 ($\pm 0,04$) *	0,38 ($\pm 0,16$) ns	4,12 ($\pm 1,56$)	-0,65 ($\pm 0,10$) *
EST	0,58 ($\pm 0,10$) *	0,56 ($\pm 0,10$) *	1,71 ($\pm 0,46$)	-0,26 ($\pm 0,09$) *

¹CR e A: teste t, sendo considerado significativo (*) quando os valores diferiram ($p \leq 0,05$) de um e zero, respectivamente. ²A diferença entre K_{canola} e K_{nabo} foi comparada pelo teste t, sendo significativa (*) quando os valores diferiram ($p \leq 0,05$) de zero. Valores entre parênteses representam o desvio padrão.

Geralmente, em ensaios de competitividade, a cultura é mais competitiva que a espécie daninha, em termos individuais, pois o efeito das plantas daninhas não se deve à sua maior habilidade competitiva individual, mas principalmente pelo efeito combinado de sua população total de plantas (VILÁ; WILLIAMSON; LONSDALE, 2004). Porém, em espécies aparentadas, a vantagem não é necessariamente da cultura comercial (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006). As plantas daninhas, por serem de ocorrência espontânea, possuem variabilidade genética, o que lhes garante maior oportunidade de se adaptar ao ambiente competitivo do que as espécies cultivadas, que sofreram processo de seleção pelo homem (BIANCHI; FLECK; LAMEGO, 2006).

A maior competitividade de uma espécie indica que esta terá maior capacidade de assimilar os recursos do nicho ecológico e, portanto, maior potencial de crescimento e desenvolvimento, o que aumenta o dano sobre o competidor, que terá menor

disponibilidade de recursos (AGOSTINETTO et al., 2013). Maior competitividade pode estar relacionada à maior capacidade de apreensão dos recursos do meio, menor necessidade do recurso ou emergência antecipada em relação à outra espécie (AGOSTINETTO et al., 2013).

No presente ensaio, no momento da avaliação as plantas de canola estavam no estádio de emergência da inflorescência (CANOLA COUNCIL OF CANADA, 2003), enquanto o nabo estava em florescimento pleno. Possivelmente, isso se deve às condições de cultivo em que as plantas foram submetidas (temperaturas relativamente elevadas), pois temperaturas altas favorecem a floração precoce do nabo, encurtando seu ciclo (SÁ, 2005). O encurtamento do ciclo do nabo sugere uma utilização mais precoce dos recursos do ambiente, favorecendo seu crescimento e desenvolvimento em relação à canola. Além disso, o nabo caracteriza-se pelo crescimento inicial extremamente rápido, sendo que aos 60 dias após a emergência promove a cobertura de 70% do solo (CALEGARI, 1990).

Comparando-se os valores de AF, MSPA e EST da canola em cada proporção da mistura (25, 50 e 75%) com os valores obtidos na monocultura (100%), constata-se maior efeito da competição interespecífica, pois as maiores médias da cultura foram observadas quando esta se encontrava em maior população que o competidor (Tabela 6). Considerando a planta daninha, nabo, se observou maior efeito da competição intraespecífica, pois os maiores valores foram obtidos para as maiores proporções de canola, havendo diferença em relação à monocultura (Tabela 6).

Resultados semelhantes foram encontrados para a cultura da canola competindo com o nabo, em que para as variáveis avaliadas (AF e MSPA), a competição interespecífica foi mais prejudicial ao crescimento das espécies que a competição entre indivíduos da mesma espécie (GALON et al., 2015).

Tabela 6 – Resposta dos híbridos de canola Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61 e do nabo em competição, para as variáveis área foliar (AF), matéria seca da parte aérea (MSPA) e estatura (EST), nas proporções 75:25, 50:50 e 25:75 (canola:nabo) em relação às suas respectivas monoculturas (100:0 ou 0:100). Passo Fundo, RS, 2014

AF ($\text{cm}^2 \cdot \text{planta}^{-1}$)			
Proporção de plantas		Híbridos de canola	
Canola:nabo	Hyola 555TT	Hyola 571CL	Hyola 61
100:0 (T ¹)	103,69	121,21	124,79
75:25	27,01*	58,02*	91,58
50:50	20,53*	58,60*	30,59*
25:75	6,00*	35,84*	18,47*
C.V. ² (%)	40,63	38,24	39,58
Nabo			
75:25	153,95*	71,24	145,12*
50:50	132,55*	96,96*	89,10
25:75	92,34	73,70	51,20
0:100 (T)	52,66	52,66	52,66
C.V. (%)	33,98	27,23	30,01
MSPA ($\text{g} \cdot \text{planta}^{-1}$)			
Proporção de plantas		Híbridos de canola	
Canola:nabo	Hyola 555TT	Hyola 571CL	Hyola 61
100:0 (T)	0,47	0,59	0,42
75:25	0,18*	0,44*	0,32*
50:50	0,12*	0,26*	0,23*
25:75	0,06*	0,28*	0,11*
C.V. (%)	40,22	19,61	18,14
Nabo			
75:25	1,55*	1,16*	1,26*
50:50	1,38*	0,95	1,05*
25:75	0,89	0,81	0,56
0:100 (T)	0,57	0,57	0,57
C.V. (%)	19,78	28,83	19,31
EST (cm)			
Proporção de plantas		Híbridos de canola	
Canola:nabo	Hyola 555TT	Hyola 571CL	Hyola 61
100:0 (T)	37,89	37,87	36,80
75:25	27,48*	33,16	30,41*
50:50	23,71*	30,15*	26,41*
25:75	19,04*	27,98*	23,57*
C.V. (%)	11,34	11,60	9,25
Nabo			
75:25	90,26*	89,06*	79,50*
50:50	82,62*	68,33	78,77*
25:75	76,09*	75,07*	61,88
0:100 (T)	63,28	63,28	63,28
C.V. (%)	8,24	7,88	8,68

¹T: tratamento testemunha; ²C.V.: coeficiente de variação. *Médias diferem do tratamento testemunha pelo teste de Dunnet ($p \leq 0,05$).

4.5 Conclusões

Os híbridos de canola apresentam diferenças quanto aos seus valores adaptativos, havendo maior alocação de fotoassimilados para o caule, em plantas do híbrido Hyola 571CL, e maior alocação para as folhas, no híbrido Hyola 61.

O híbrido Hyola 555TT apresenta crescimento inicial mais lento que os demais híbridos, assim como possui maior área foliar específica e maior relação entre matéria seca de parte aérea e de raiz na média das épocas avaliadas.

A habilidade em competir com o nabo é semelhante entre os híbridos de canola. Ocorre prejuízo ao crescimento das plantas de canola quando em competição com o nabo e benefício ao crescimento deste quando em competição com a canola.

A competição interespecífica é mais prejudicial para os híbridos de canola e, a competição intraespecífica, para o nabo.

5 CAPÍTULO III

Fitotoxicidade de herbicidas e sua interferência na fisiologia e acúmulo de matéria seca em canola resistente

5.1 Resumo

O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito de herbicidas sobre plantas de canola resistentes, sob os aspectos visual, fisiológico e produtivo. O experimento foi conduzido em casa-de-vegetação, no delineamento blocos casualizados, com três repetições. Os tratamentos consistiram de herbicidas aplicados na dose, dentro do intervalo recomendado pela empresa fabricante para as culturas registradas, e no dobro da dose. Para os híbridos Hyola 555TT (resistente a triazinas) e Hyola 61 (convencional), os tratamentos foram: testemunha (sem aplicação); atrazina; atrazina+simazina; atrazina+óleo vegetal. Nos híbridos Hyola 571CL (resistente a imidazolinonas) e Hyola 61, foram aplicados os tratamentos: testemunha; nicossulfurom; clorimurom-etílico; metsulfurom-metílico; iodossulfurom-metílico-sódico; imazetapir; imazapique+imazapir. Foram avaliados a fitotoxicidade dos herbicidas, os parâmetros fotossintéticos e a produção de matéria seca de parte aérea (MSPA). Aos 21 dias após a aplicação (DAA), considerando a dose recomendada, causaram fitotoxicidade os tratamentos atrazina+óleo vegetal, ao híbrido Hyola 555TT, e os tratamentos nicossulfurom e metsulfurom-metílico, ao híbrido Hyola 571CL. O tratamento atrazina+óleo vegetal provocou aumento da fluorescência total (F_t) da clorofila *a* um DAA no híbrido Hyola 555TT e, os tratamentos clorimurom-etílico e iodossulfurom-metílico-sódico, causaram aumento da F_t aos 29 DAA no híbrido Hyola 571CL. Não houve redução da MSPA de canola do híbrido Hyola 555TT pela aplicação dos herbicidas triazinas e, da MSPA do híbrido Hyola 571CL, pela aplicação de herbicidas imidazolinonas e do herbicida iodossulfurom-metílico-sódico. O herbicida atrazina+óleo vegetal compromete temporariamente o processo fotossintético em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT. A aplicação de herbicidas triazinas não reduz a produção de MSPA das plantas de canola do híbrido Hyola 571CL, embora alguns tratamentos ocasionem sintomas visuais de fitotoxicidade. Herbicidas do grupo das sulfonilureias, no geral, comprometem o processo fotossintético em plantas de canola do híbrido Hyola 571CL. Herbicidas do grupo das imidazolinonas e o herbicida iodossulfurom-metílico-sódico não causam redução de MSPA de plantas de canola do híbrido Hyola 571CL.

Palavras-chave: 1. *Brassica napus* L. 2. Triazinas. 3. Imidazolinonas. 4. Fluorescência da clorofila. 5. Matéria seca de parte aérea.

5.2 Introdução

Dentre os fatores que afetam a produtividade da canola (*Brassica napus* L. var. *oleifera*), destaca-se a interferência das plantas daninhas, como o nabo (*Raphanus*

sativus L.), nabiça (*R. raphanistrum* L.) e azevém (*Lolium multiflorum* L.), que caso não sejam manejadas adequadamente, comprometem o rendimento e a qualidade dos grãos de canola (GALON et al., 2015). Os nichos ocupados pelas plantas daninhas e culturas geralmente não são grandes o suficiente para permitir a máxima produtividade da cultura sem intervenção humana no controle das invasoras, pois ambas retiram recursos para seu crescimento e desenvolvimento que estão limitados no ecossistema comum (AGOSTINETTO et al., 2008).

A utilização de híbridos de canola com resistência a herbicidas do grupo químico das imidazolinonas (inibidores da enzima acetolactato sintase), denominados híbridos Clearfield®, tem facilitado o manejo de plantas daninhas na cultura, principalmente das espécies dicotiledôneas. Além da utilização de tais híbridos, outros também estão sendo testados no Brasil, como aqueles apresentando resistência a herbicidas do grupo químico das triazinas (inibidores do fotossistema II).

O controle químico de plantas daninhas pelo uso de herbicidas possui a vantagem de ser um método prático, rápido e eficiente, que evita a interferência dessas desde o início do ciclo da cultura (RIZZARDI et al., 2008). Tanto as triazinas quanto as imidazolinonas são utilizadas para controle de plantas daninhas em pré e pós-emergência de diversas culturas. Em canola, o seu uso em pós-emergência somente é possível quando as plantas apresentam resistência a tais grupos de herbicidas. Em culturas resistentes a imidazolinonas, somente é utilizado o grupo de compostos imidazolinonas com o anel piridina em sua segunda estrutura cíclica, compreendidos pelos ingredientes ativos imazapir, imazapique, imazetapir e imazamoxi (TAN et al., 2005). Para uso em canola Clearfield®, atualmente, encontra-se registrado o produto comercial Raptor® 70 DG (ingrediente ativo: imazamoxi).

O estudo do potencial de fitotoxicidade de herbicidas em canola resistente é fundamental, visando proporcionar recomendações adequadas para seu cultivo. Em estudos sobre a fitotoxicidade de herbicidas é importante observar as injúrias provocadas por ele e, também, os efeitos dessas sobre seu crescimento e produção (SILVA, 2010). Além disso, o estudo da resposta de parâmetros fisiológicos em função da aplicação de herbicidas pode auxiliar na compreensão de seus efeitos nas plantas.

Vários métodos têm sido utilizados com esse propósito, incluindo a análise da fluorescência da clorofila *a* e as medições de trocas de gases (SOUZA et al., 2014).

Em virtude da crescente utilização de híbridos de canola com resistência a herbicidas imidazolinonas e da possibilidade de registro de híbridos com resistência a triazinas no Brasil, o estudo sobre o manejo de tais tecnologias é fundamental, visando gerar recomendações adequadas ao seu cultivo. Visando potencializar o crescimento e desenvolvimento da cultura em detrimento às plantas daninhas, é importante conhecer os efeitos da aplicação de herbicidas com diferentes ingredientes ativos sobre as plantas no que se refere à fitotoxicidade, fisiologia e produção. Este trabalho teve o objetivo de avaliar o efeito de herbicidas sobre plantas de canola resistentes, sob os aspectos visual, fisiológico e produtivo.

5.3 Material e Métodos

O experimento foi conduzido em casa-de-vegetação, em delineamento de blocos casualizados, com três repetições. Plantas de canola dos híbridos Hyola 555TT (resistente a triazinas), Hyola 571CL (resistente a imidazolinonas) e Hyola 61 (convencional) foram semeadas em copos plásticos, com capacidade volumétrica de 0,5 L, preenchidos com substrato de turfa (Plantas Garden Plus Turfa Fértil). Após a emergência, foi realizado o desbaste, deixando-se apenas duas plântulas de canola por copo. Aos 16 dias após a emergência das plântulas, foi realizada a aplicação dos tratamentos.

Para a avaliação da fitotoxicidade de herbicidas inibidores do fotossistema II (FSII) procedeu-se a aplicação dos tratamentos em plantas de canola dos híbridos Hyola 555TT e Hyola 61. Visando avaliar a fitotoxicidade de herbicidas inibidores da enzima acetolactato sintase (ALS), foi realizada a aplicação dos tratamentos em plantas de canola dos híbridos Hyola 571CL e Hyola 61. Para cada ingrediente ativo, foi utilizada a dose do produto comercial, dentro do intervalo recomendado pela empresa fabricante para as culturas que o mesmo possui registro, e o dobro da dose. Os tratamentos com herbicidas utilizados no ensaio podem ser visualizados na Tabela 1.

Tabela 1 – Tratamentos com herbicidas inibidores do fotossistema II e inibidores da enzima acetolactato sintase utilizados no ensaio de fitotoxicidade de herbicidas em plantas de canola dos híbridos Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61. Passo Fundo, RS, 2014

Trat. ¹	Mecanismo de ação	Grupo químico	Ingrediente ativo (i.a.)	Produto comercial (p.c.)	Dose (p.c.)	Dose (i.a.)
1	-	-	-	Testemunha	-	-
2	Inibidor do FSII ²	triazina	atrazina	Atrazina Atanor 50 SC ⁴	4 L.ha ⁻¹ 8 L.ha ⁻¹	2,00 kg.ha ⁻¹ 4,00 kg.ha ⁻¹
3						
4	Inibidor do FSII	triazina	atrazina + simazina	Primatop SC ⁴	5 L.ha ⁻¹ 10 L.ha ⁻¹	1,25 kg.ha ⁻¹ + 1,25 kg.ha ⁻¹ 2,50 kg.ha ⁻¹ + 2,50 kg.ha ⁻¹
5						
6	Inibidor do FSII	triazina	atrazina + óleo vegetal	Primóleo	5 L.ha ⁻¹ 10 L.ha ⁻¹	2,00 kg.ha ⁻¹ + 1,50 kg.ha ⁻¹ 4,00 kg.ha ⁻¹ + 3,00 kg.ha ⁻¹
7						
8	Inibidor da ALS ³	sulfonilureia	nicossulfurom	Sanson 40 SC	1 L.ha ⁻¹ 2 L.ha ⁻¹	40,00 g.ha ⁻¹ 80,00 g.ha ⁻¹
9						
10	Inibidor da ALS	sulfonilureia	clorimiurom-metílico	Classic ⁴	75 g.ha ⁻¹ 150 g.ha ⁻¹	18,75 g.ha ⁻¹ 37,50 g.ha ⁻¹
11						
12	Inibidor da ALS	sulfonilureia	metsulfurom-metílico	Ally ⁴	5 g.ha ⁻¹ 10 g.ha ⁻¹	3,00 g.ha ⁻¹ 6,00 g.ha ⁻¹
13						
14	Inibidor da ALS	sulfonilureia	iodossulfurom-metílico-sódico	Hussar ⁵	100 g.ha ⁻¹ 200 g.ha ⁻¹	5,00 g.ha ⁻¹ 10,00 g.ha ⁻¹
15						
16	Inibidor da ALS	imidazolinona	imazetapir	Pivot ⁶	1 L.ha ⁻¹ 2 L.ha ⁻¹	100,00 g.ha ⁻¹ 200,00 g.ha ⁻¹
17						
18	Inibidor da ALS	imidazolinona	imazapique + imazapir	Onduty ⁶	140 g.ha ⁻¹ 280 g.ha ⁻¹	73,50 g.ha ⁻¹ + 24,50 g.ha ⁻¹ 147,00 g.ha ⁻¹ + 49,00 g.ha ⁻¹
19						

¹Trat.: tratamentos; ²FSII: fotossistema II; ³ALS: enzima acetolactato sintase; ⁴adição de adjuvante Assist® (0,25%); ⁵adição de espalhante adesivo Hoefix® (0,50%); ⁶adição de adjuvante Dash HC® (0,25%).

Aos 7, 14 e 21 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos, foi avaliado o percentual de fitotoxicidade, com base em avaliação visual dos sintomas, onde nota zero significou nenhum efeito e, nota 100, a morte das plantas. Os sintomas das plantas sob efeito de herbicidas inibidores da ALS incluem a paralisação do crescimento, amarelecimento dos meristemas, folhas cloróticas e necróticas (RIZZARDI et al., 2008). Plantas sob efeito de herbicidas inibidores do FSII apresentam clorose entre as nervuras e nas bordas das folhas, que progridem para necrose (RIZZARDI et al., 2008).

Em 1, 15 e 29 DAA, nos tratamentos constituídos pela dose do produto comercial, dentro do intervalo recomendado pela empresa fabricante, foram realizadas avaliações referentes ao metabolismo primário das plantas, determinando-se a fluorescência terminal (F_t) da clorofila, rendimento quântico (Q_y) do fotossistema II (F_v'/F_M'), condutância estomática (g_s – mol H₂O.m⁻².s⁻¹), assimilação máxima de carbono (A_{max} – μ mol CO₂.m⁻².s⁻¹) e transpiração (E – mol H₂O.m⁻².s⁻¹). Ao final do experimento (29 DAA), foi determinada a matéria seca de parte aérea (MSPA) das plantas.

As variáveis F_t e Q_y foram avaliadas com fluorômetro (Marca: Fluorpen, Modelo: FP-100). Para a avaliação da g_s , A_{max} e E, foi utilizado analisador de gases por radiação infravermelha (Marca: LI-COR, Modelo: LI-6400 XT), com densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos de 1600 μ mol.m⁻².s⁻¹, por meio de câmara de luz (Marca: LI-COR, Modelo: LI-6400-2B), em concentração ambiente de CO₂ (aproximadamente 400 ppm). A MSPA foi determinada após a secagem da parte aérea das plantas em estufa, a 60 °C, até massa constante, e posterior pesagem.

Os dados foram submetidos à análise de variância e foi realizada a comparação das médias dos tratamentos para cada híbrido avaliado. Para a variável fitotoxicidade de herbicidas foi utilizada a transformação raiz ($x+0,5$) e teste de comparação de médias Scott-Knott ($p \leq 0,05$), em virtude do grande número de tratamentos existentes. Para as variáveis referentes ao metabolismo primário das plantas – F_t , Q_y , g_s , A_L e E – não houve necessidade de transformação dos dados, sendo realizado o teste de Tukey ($p \leq 0,05$) para comparação das médias. Para a MSPA, também foi utilizado o teste de comparação de médias Scott-Knott ($p \leq 0,05$).

5.4 Resultados e Discussão

Na avaliação de fitotoxicidade observou-se diferença entre tratamentos contendo herbicidas e o tratamento testemunha para todos os híbridos de canola avaliados, aos 7, 14 e 21 DAA (Tabelas 2 e 3).

Todos os herbicidas inibidores do fotossistema II, para o híbrido Hyola 61, apresentaram fitotoxicidade acima de 90% já na primeira avaliação (7 DAA), diferindo da testemunha, sem fitotoxicidade (Tabela 2). Nas demais épocas, para o mesmo híbrido, todos os tratamentos contendo herbicidas proporcionaram fitotoxicidade de 100% às plantas de canola. Plantas expostas à ação de herbicidas do grupo das triazinas absorvem energia, porém, esta não é utilizada para a etapa fotoquímica, havendo a formação de clorofila tripla ($^3\text{Chl}^*$), que leva à formação de espécies reativas de oxigênio (EROs), danificando proteínas e membranas celulares, o que ocasiona a morte das plantas (HUGIE et al., 2008).

Tabela 2 – Fitotoxicidade (%) em plantas de canola dos híbridos Hyola 555TT e Hyola 61, aos sete, 14 e 21 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos testemunha e herbicidas inibidores do fotossistema II. Passo Fundo, RS, 2014

Trat. ¹	Hyola 555TT						Hyola 61					
	7 DAA		14 DAA		21 DAA		7 DAA		14 DAA		21 DAA	
1	0,0	d*	0,0	c	0,0	b	0,0	b	0,0	b	0,0	b
2	1,7	c	0,0	c	0,0	b	96,7	a	100,0	a	100,0	a
3	2,7	c	5,0	b	1,7	b	96,7	a	100,0	a	100,0	a
4	2,0	c	3,3	b	0,0	b	94,0	a	100,0	a	100,0	a
5	5,7	b	11,7	a	1,7	b	95,0	a	100,0	a	100,0	a
6	6,7	b	13,3	a	6,7	a	95,3	a	100,0	a	100,0	a
7	58,3	a	16,7	a	0,0	b	95,7	a	100,0	a	100,0	a
C.V. ² (%)	11,1		15,6		36,4		0,6		3,6		3,6	

¹Trat.: Tratamentos: 1) Testemunha; 2 e 3) atrazina (Atrazina Atanor 50 SC), 4 e 8 L.ha⁻¹; 4 e 5) atrazina+simazina (Primatop SC), 5 e 10 L.ha⁻¹; 6 e 7) atrazina (Primóleo), 5 e 10 L.ha⁻¹. ²C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas de letras distintas na coluna diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$).

Tabela 3 – Fitotoxicidade (%) em plantas de canola dos híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, aos sete, 14 e 21 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos testemunha e herbicidas inibidores da enzima acetolactato sintase. Passo Fundo, RS, 2014

Trat. ¹	Hyola 571CL						Hyola 61					
	7 DAA		14 DAA		21 DAA		7 DAA		14 DAA		21 DAA	
1	0,0	b*	0,0	e	0,0	c	0,0	c	0,0	c	0,0	c
8	81,3	a	71,7	a	48,3	a	64,0	b	95,7	a	99,3	a
9	81,7	a	91,7	a	78,3	a	74,0	a	93,3	a	100,0	a
10	4,7	b	10,0	d	6,7	c	55,0	b	98,7	a	100,0	a
11	1,3	b	48,3	b	25,0	b	51,7	b	94,0	a	100,0	a
12	2,3	b	21,7	c	20,0	b	69,0	a	99,3	a	100,0	a
13	1,0	b	10,7	d	5,0	c	53,3	b	96,0	a	100,0	a
14	1,7	b	6,7	d	3,3	c	61,7	b	96,0	a	99,3	a
15	1,3	b	10,0	d	0,0	c	77,0	a	94,7	a	100,0	a
16	0,0	b	6,7	d	8,3	c	55,7	b	81,7	b	95,7	b
17	1,3	b	3,3	e	3,3	c	71,0	a	81,7	b	96,0	b
18	1,0	b	8,3	d	3,3	c	75,0	a	96,7	a	100,0	a
19	1,7	b	26,7	c	10,0	c	83,0	a	99,3	a	100,0	a
C.V. ² (%)	16,6		21,1		37,2		10,1		1,6		0,4	

¹Trat.: Tratamentos: 1) Testemunha; 8 e 9) nicossulfurom (Sanson 40 SC), 1 e 2 L.ha⁻¹; 10 e 11) clorimurom-etílico (Classic), 75 e 150 g.ha⁻¹; 12 e 13) metsulfurom-metílico (Ally), 5 e 10 g.ha⁻¹; 14 e 15) iodossulfurom-metílico-sódico (Hussar), 100 e 200 g.ha⁻¹; 16 e 17) imazetapir (Pivot), 1 e 2 L.ha⁻¹; 18 e 19) imazapique+imazapir (Onduty), 140 e 180 g.ha⁻¹. ²C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas de letras distintas na coluna diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$).

Para o híbrido Hyola 555TT, aos 7 DAA, todos os tratamentos foram diferentes da testemunha, tendo o T7 proporcionado a maior fitotoxicidade (58,3%), sendo que os demais tratamentos apresentaram valores abaixo de 10% de fitotoxicidade. Aos 14 DAA, o único tratamento que não diferiu da testemunha foi o T2, constituído pelo herbicida atrazina (Atrazina), na dose recomendada. Na última época (21 DAA), somente houve fitotoxicidade para o tratamento T6, representado pelo herbicida atrazina+óleo vegetal (Primóleo), na dose recomendada, no entanto, o valor foi baixo, correspondendo a 6,7% de fitotoxicidade.

Para a dose recomendada, considerando a fitotoxicidade nas três épocas de avaliação, observa-se que os herbicidas atrazina e atrazina+simazina apresentam menor fitotoxicidade que a atrazina+óleo vegetal. O produto comercial Primóleo apresenta óleo vegetal em sua formulação, um aditivo que proporciona melhor adesão e penetração do produto nas folhas (ANTUNIASSI, 2009). Os óleos vegetais ou minerais

dissolvem as gorduras da cutícula e das membranas celulares, eliminando as barreiras que diminuem a absorção do herbicida (VARGAS; ROMAN, 2006b). Nos tratamentos atrazina e atrazina+simazina, embora tenha sido adicionado óleo mineral (Assist), a quantidade adicionada (0,25% v/v) é bem inferior àquela observada para o óleo vegetal no tratamento atrazina+óleo vegetal. Dessa forma, a presença do óleo vegetal, em grande quantidade, na formulação do herbicida levou a uma maior absorção do mesmo pelas plantas de canola, causando maior fitotoxicidade quando comparado à utilização dos demais tratamentos contendo herbicidas inibidores do FSII.

Os herbicidas inibidores do FSII utilizados neste experimento pertencem ao grupo químico das triazinas. Apesar disso, houve alguns sintomas de fitotoxicidade às plantas de canola resistentes (Hyola 555TT). Alguns autores constataram a existência de dois sítios de ligação da atrazina no centro de reação do fotossistema II, um deles sendo de alta afinidade, associado à proteína D1, e outro de baixa afinidade, associado à proteína D2 (JURSINIC et al., 1991). A substituição de serina para glicina, no códon 264 do gene *psbA* do genoma do cloroplasto, que codifica a proteína D1 é a mutação mais encontrada em plantas daninhas (FRIESEN; POWLES, 2007). Como a fonte de resistência a triazinas em canola foi uma planta daninha (*Brassica campestris* L.) (TRANEL; HORVATH, 2009), acredita-se que a resistência esteja associada a uma mutação na proteína D1. Em plantas suscetíveis ao herbicida atrazina, o sítio de maior afinidade é o da proteína D1. No entanto, em plantas resistentes, com uma mutação na proteína D1, não ocorre a ligação a este sítio e o herbicida fica disponível para ligação ao sítio da proteína D2, podendo interferir nos estados de evolução do oxigênio, no fotossistema II (JURSINIC et al., 1991).

Considerando os tratamentos contendo herbicidas inibidores da enzima ALS, para o híbrido Hyola 61, todos apresentaram fitotoxicidade acima de 50% já aos 7 DAA, havendo diferença em relação à testemunha. Aos 14 DAA, a maioria dos tratamentos apresentou valores de fitotoxicidade acima de 90%, com exceção do T16 e T17, ambos com 81,7% de fitotoxicidade. Aos 21 DAA, todos os tratamentos apresentaram fitotoxicidade acima de 95%.

Aos 7 DAA, para o híbrido Hyola 571CL, somente os tratamentos T8 e T9 foram diferentes da testemunha, apresentando valores de 81,3 e 81,7% de

fitotoxicidade. Aos 14 DAA, os tratamentos diferiram em relação à testemunha, apresentando fitotoxicidade às plantas, com exceção do T17. Apesar de diferirem da testemunha, os tratamentos T10, T13, T14, T15, T16, T17 e T18 apresentaram valores de fitotoxicidade de até 10% aos 14 DAA. Porém, aos 21 DAA, somente diferiram da testemunha os tratamentos T8, T9, T11 e T12, com 48,3, 78,3, 25,0 e 20% de fitotoxicidade, respectivamente.

Os tratamentos T8 e T9 correspondem ao ingrediente ativo (i.a.) nicossulfurom, pertencente ao grupo das sulfonilureias, na dose recomendada e o dobro desta, respectivamente. Os tratamentos T11 e T12 também são sulfonilureias, sendo o primeiro deles o i.a. clorimurom-etílico, no dobro da dose, e o segundo o i.a. metsulfurom-metílico, na dose recomendada. Pode-se constatar que a sensibilidade das plantas a herbicidas do grupo das sulfonilureias é variável e depende do i.a. e da dose utilizada. Em todas as épocas de avaliação, o herbicida nicossulfurom é o que apresenta maior fitotoxicidade. Dentre as sulfonilureias, constata-se que o herbicida iodossulfurom-metílico-sódico é o que apresenta menor fitotoxicidade às plantas de canola do híbrido Hyola 571CL.

Plantas do híbrido Hyola 571CL, submetidas aos tratamentos com herbicidas pertencentes ao grupo das imidazolinonas, aos 7 e 21 DAA, não apresentaram fitotoxicidade significativa, ou seja, não diferiram da testemunha. Aos 14 DAA, foi constatada fitotoxicidade significativa para os herbicidas imazetapir (T16), na dose recomendada, e imazapique+imazapir na dose recomendada (T18) e dobro da dose (T19). O uso de imazapique+imazapir no dobro da dose causou uma fitotoxicidade de 26,7% nas plantas de canola resistentes aos 14 DAA, evidenciado que essas possuem bastante sensibilidade ao aumento da dose do herbicida.

As imidazolinonas e as sulfonilureias, embora sejam diferentes quimicamente, apresentam o mesmo sítio de ação, inibindo a enzima acetolactato-sintase (ALS), que atua na formação dos aminoácidos de cadeia ramificada valina, leucina e isoleucina (OLIVEIRA JÚNIOR, 2011). A não formação desses aminoácidos interrompe a síntese protéica e interfere no balanço hormonal, na síntese de DNA e no crescimento celular, ocorrendo a paralisação do crescimento das plantas, as quais morrem em um prazo de 7 a 10 dias (RIZZARDI et al., 2008).

Apesar de os herbicidas do grupo das imidazolinonas e das sulfonilureias atuarem no mesmo sítio de ação, as plantas podem apresentar resistência a somente um desses grupos de herbicidas. Em plantas daninhas, observou-se que substituições no gene ALS de alanina no códon 122 para treonina (Ala122Thr) ou serina no códon 653 para treonina/asparagina (Ser653Thr ou Asn) conferiram resistência a imidazolinonas, no entanto, não a sulfonilureias (TRANEL; WRIGHT, 2002).

Todas as cultivares de *B. napus* foram desenvolvidas com base nos mutantes PM1 e PM2 e são atualmente comercializadas como canola Clearfield (TAN et al., 2005). Os mesmos autores citam que o mutante PM1 é resistente a imidazolinonas somente e tem a mutação de serina para asparagina no códon 653 (Ser653Asn) do locus AHAS1; já, o PM2 tem resistência cruzada a imidazolinonas e sulfonilureias, apresentando a mutação triptofano para leucina no códon 574 (Trp574Leu) do locus AHAS3.

Na etapa fotoquímica, foram observadas diferenças entre os tratamentos aplicados em plantas de canola dos híbridos Hyola 571CL e Hyola 555TT para as variáveis F_t e Q_y (Tabela 4). Para o híbrido Hyola 555TT, foram observadas diferenças somente para a época 1 DAA. Maior F_t foi observada no T6, diferindo da testemunha e do T2. Para o Q_y , a diferença ocorreu somente entre os tratamentos herbicidas e não destes com a testemunha. O T2 apresentou o maior valor, diferindo do T6, com o menor valor.

Em todas as épocas de avaliação a F_t diferiu entre os tratamentos para o híbrido Hyola 571CL. Em 1 DAA, os tratamentos T8, T10 e T12 apresentaram maiores valores, sendo diferentes da testemunha. Porém, aos 15 DAA, o T8 foi o único diferente da testemunha. O T10 e T14 apresentaram valores maiores de F_t aos 29 DAA, diferindo da testemunha.

Tabela 4 – Fluorescência terminal (F_t) da clorofila e rendimento quântico (Q_y) do fotossistema II para os híbridos de canola Hyola 555TT e Hyola 571CL, um, 15 e 29 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos. Passo Fundo, RS, 2014

Hyola 555TT							
Trat. ¹	F_t			Q_y			
	1 DAA	15 DAA	29 DAA	1 DAA	15 DAA	29 DAA	
1	6945,28	b*	5725,50 ns	5020,00 ns	0,67 ab	0,70 ns	0,70 ns
2	7464,05	b	6236,13	5611,43	0,70 a	0,68	0,68
4	7725,97	ab	6194,35	6107,93	0,59 ab	0,68	0,67
6	9258,57	a	5969,67	5101,14	0,51 b	0,69	0,70
C.V. ² (%)	7,80		3,98	7,98	10,27	2,91	2,29
Hyola 571CL							
Trat.	F_t			Q_y			
	1 DAA	15 DAA	29 DAA	1 DAA	15 DAA	29 DAA	
1	5073,08	c	5886,65 b	4181,56 b	0,74 a	0,69 ns	0,76 ns
8	9584,67	a	7982,07 a	4692,93 ab	0,14 c	0,63	0,75
10	8139,37	ab	7467,32 ab	4970,95 a	0,58 b	0,67	0,74
12	8203,47	ab	7061,47 ab	4652,25 ab	0,60 ab	0,62	0,74
14	7110,47	abc	6004,93 ab	4821,55 a	0,60 ab	0,66	0,73
16	5789,60	bc	5863,30 b	4729,47 ab	0,70 ab	0,68	0,75
18	6426,17	bc	5751,20 b	4565,01 ab	0,67 ab	0,67	0,75
C.V. (%)	14,65		10,97	4,60	8,90	4,39	4,45

¹Trat.: Tratamentos: 1) Testemunha; 2) atrazina (Atrazina Atanor 50 SC), 4 L.ha⁻¹; 4) atrazina+simazina (Primatop SC), 5 L.ha⁻¹; 6) atrazina (Primóleo), 5 L.ha⁻¹; 8) nicossulfurom (Sanson 40 SC), 1 L.ha⁻¹; 10) clorimurom-etílico (Classic), 75 g.ha⁻¹; 12) metsulfurom-metílico (Ally), 5 g.ha⁻¹; 14) iodossulfurom-metílico-sódico (Hussar), 100 g.ha⁻¹; 16) imazetapir (Pivot), 1 L.ha⁻¹; 18) imazapique+imazapir (Onduty), 140 g.ha⁻¹. ²C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p\leq 0,05$). ns não significativo.

A variável Q_y , para o Hyola 571CL, somente diferiu entre os tratamentos em 1 DAA. Nessa época, o T8 apresentou um valor muito baixo de Q_y , sendo 81,1% menor que a testemunha. O T10 diferiu da testemunha, sendo 21,6% menor que esta. A testemunha apresentou o maior valor, que foi de 0,74, nessa época. Aos 15 e 29 DAA os tratamentos não diferiram entre si, havendo variação de 0,62 a 0,69 e de 0,73 a 0,76, respectivamente, para essas épocas de avaliação.

Valores normais de rendimento quântico situam-se entre 0,70 e 0,83, enquanto valores menores que 0,60 representam situações de estresse nas plantas (RITCHIE, 2006). Portanto, pode-se afirmar que a condição de estresse somente existiu para a época 1 DAA quando foram aplicados os tratamentos T8 e T10, para o híbrido Hyola

571CL, e T4 e T6 para o híbrido Hyola 555TT, em que os valores foram menores que 0,60. Nas demais épocas, todos os valores foram maiores, não indicando condição de estresse nas plantas.

A clorofila, em seu estado de menor excitação, possui quatro rotas alternativas para liberação da energia disponível: emissão de luz fluorescente (=fluorescência), conversão em calor, transferência de energia de excitação para outras moléculas (carotenoides e clorofilas) ou ocorrência de reações químicas (=etapa fotoquímica) (KERBAUY, 2013). Tais processos são complementares, de forma que um incremento na eficiência de um deles resultará na diminuição do rendimento dos outros (MAXWELL; JOHNSON, 2000). A F_t é a fluorescência estável ou terminal e representa a energia perdida pelos elétrons que já ultrapassaram o extintor quinona, no fotossistema II, e que estão a caminho do fotossistema I (VIEIRA et al., 2010).

As variáveis do metabolismo primário g_s , A_{max} e E não diferiram entre os tratamentos aplicados nas plantas de canola do híbrido Hyola 555TT em todas as épocas de avaliação (Tabelas 5, 6 e 7). Para o híbrido Hyola 571CL, houve diferenças entre os tratamentos para as variáveis g_s e A_{max} , mas não houve para a E (Tabelas 5, 6 e 7). Aos 29 DAA, apesar de não ter ocorrido diferença dos tratamentos em relação à testemunha, o T12 obteve maior valor de g_s que os tratamentos T14, T16 e T18 para essa variável.

A A_{max} foi diferente entre os tratamentos para as épocas 1 e 29 DAA (Tabela 6), para o híbrido Hyola 571CL. Na avaliação de 1 DAA, o T8 apresentou o menor valor de A_{max} diferindo da testemunha, T1, e dos tratamentos T10, T14, T16 e T18. Nessa época, o T8 mostrou redução na A_{max} de 86,4% em relação à testemunha. Aos 29 DAA, não houve diferenças em relação à testemunha, porém o T12 apresentou maior valor, diferente do T18, que foi 29,1% menor.

Tabela 5 – Condutância estomática ($g_s - \text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para os híbridos de canola Hyola 555TT e Hyola 571CL, um, 15 e 29 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos. Passo Fundo, RS, 2014

Hyola 555TT			
Trat. ¹	1 DAA	15 DAA	29 DAA
T1	0,46 ns	0,38 ns	0,49 ns
T2	0,69	0,59	0,47
T4	0,48	0,46	0,35
T6	0,38	0,52	0,31
Hyola 571CL			
Trat.	1 DAA	15 DAA	29 DAA
T1	0,46 ns	0,55 ns	0,43 ab*
T8	0,42	0,54	0,42 ab
T10	0,44	0,45	0,42 ab
T12	0,47	0,58	0,51 a
T14	0,57	0,57	0,32 b
T16	0,63	0,51	0,38 b
T18	0,45	0,58	0,32 b

¹Trat.: Tratamentos: 1) Testemunha; 2) atrazina (Atrazina Atanor 50 SC), 4 L.ha⁻¹; 4) atrazina+simazina (Primatop SC), 5 L.ha⁻¹; 6) atrazina (Primóleo), 5 L.ha⁻¹; 8) nicossulfurom (Sanson 40 SC), 1 L.ha⁻¹; 10) clorimuro-metílico (Classic), 75 g.ha⁻¹; 12) metsulfurom-metílico (Ally), 5 g.ha⁻¹; 14) iodossulfurom-metílico-sódico (Hussar), 100 g.ha⁻¹; 16) imazetapir (Pivot), 1 L.ha⁻¹; 18) imazapique+imazapir (Onduty), 140 g.ha⁻¹. *Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). ns não significativo.

A assimilação líquida de CO₂, condutância estomática e transpiração possuem relação estreita com a produtividade das culturas. Maior condutância estomática aumenta a difusão de CO₂ nas folhas e, portanto, aumenta as taxas fotossintéticas, levando a um maior acúmulo de biomassa e rendimento (TAIZ; ZEIGER, 2013). No caso do híbrido Hyola 571CL, os herbicidas do grupo das sulfonilureias, em especial o i.a. nicossulfurom, ocasionaram inibição da enzima ALS, havendo reflexos sobre a taxa fotossintética.

Tabela 6 – Assimilação máxima de CO₂ (A_{max} - $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para os híbridos de canola Hyola 555TT e Hyola 571CL, um, 15 e 29 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos. Passo Fundo, RS, 2014

Hyola 555TT			
Trat. ¹	1 DAA	15 DAA	29 DAA
T1	15,27 ns	14,90 ns	15,35 ns
T2	16,29	17,80	16,01
T4	13,16	16,29	12,84
T6	7,47	18,45	13,00
Hyola 571CL			
Trat.	1 DAA	15 DAA	29 DAA
T1	16,64 ab*	19,14 ns	20,31 ab
T8	2,27 c	14,36	17,46 ab
T10	14,07 ab	13,96	17,23 ab
T12	9,96 bc	16,86	20,97 a
T14	17,88 ab	18,85	16,61 ab
T16	19,62 a	18,95	16,81 ab
T18	12,91 ab	19,65	14,86 b

¹Trat.: Tratamentos: 1) Testemunha; 2) atrazina (Atrazina Atanor 50 SC), 4 L.ha⁻¹; 4) atrazina+simazina (Primatop SC), 5 L.ha⁻¹; 6) atrazina (Primóleo), 5 L.ha⁻¹; 8) nicossulfurom (Sanson 40 SC), 1 L.ha⁻¹; 10) clorimuro-metílico (Classic), 75 g.ha⁻¹; 12) metsulfurom-metílico (Ally), 5 g.ha⁻¹; 14) iodossulfurom-metílico-sódico (Hussar), 100 g.ha⁻¹; 16) imazetapir (Pivot), 1 L.ha⁻¹; 18) imazapique+imazapir (Onduty), 140 g.ha⁻¹. *Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). ns não significativo.

Apesar da enzima ALS não estar diretamente relacionada com a fotossíntese, é a enzima responsável pela catalisação da reação de formação de três importantes aminoácidos nas plantas. A não formação de tais aminoácidos leva a uma interrupção da síntese proteica. O consumo do ATP e NADPH, formados na etapa fotoquímica, está ligado a reações em que a redução do CO₂ a carboidratos é catalisada por diversas enzimas (proteínas) que se encontram no estroma (TAIZ; ZEIGER, 2013). Assim, a interrupção na síntese proteica pode afetar o processo fotossintético, não só as reações de carboxilação, mas também a etapa fotoquímica, que depende do consumo de seus produtos para continuar ocorrendo.

Tabela 7 – Transpiração ($E - \text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) para os híbridos de canola Hyola 555TT e Hyola 571CL, um, 15 e 29 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos. Passo Fundo, RS, 2014

Hyola 555TT			
Trat. ¹	1 DAA	15 DAA	29 DAA
T1	16,63 ns	6,66 ns	5,53 ns
T2	6,91	10,49	6,29
T4	11,75	8,38	4,63
T6	12,63	9,86	5,24
Hyola 571CL			
Trat.	1 DAA	15 DAA	29 DAA
T1	13,37 ns	12,77 ns	7,93 ns
T8	10,74	14,08	8,10
T10	10,39	8,87	7,96
T12	10,43	13,39	8,18
T14	12,89	14,04	6,12
T16	13,00	12,95	7,87
T18	12,83	14,04	6,25

¹Trat.: Tratamentos: 1) Testemunha; 2) atrazina (Atrazina Atanor 50 SC), 4 L.ha⁻¹; 4) atrazina+simazina (Primatop SC), 5 L.ha⁻¹; 6) atrazina (Primóleo), 5 L.ha⁻¹; 8) nicossulfurom (Sanson 40 SC), 1 L.ha⁻¹; 10) clorimuro-metílico (Classic), 75 g.ha⁻¹; 12) metsulfurom-metílico (Ally), 5 g.ha⁻¹; 14) iodossulfurom-metílico-sódico (Hussar), 100 g.ha⁻¹; 16) imazetapir (Pivot), 1 L.ha⁻¹; 18) imazapique+imazapir (Onduty), 140 g.ha⁻¹. *Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). ns não significativo.

Os tratamentos com herbicidas inibidores do FSII levaram a uma redução significativa da MSPA das plantas do híbrido Hyola 61, diferindo da testemunha (Tabela 8). A redução na MSPA dos tratamentos contendo herbicidas, para o híbrido Hyola 61, variou de 88,9 a 93,6% comparativamente à testemunha. A MSPA não diferiu entre os tratamentos para o híbrido Hyola 555TT (Tabela 8).

A produção de matéria seca da parte aérea (MSPA), do híbrido Hyola 61, foi reduzida significativamente por todos os tratamentos contendo herbicidas inibidores da ALS, sendo observados valores de 0,10 (T19) a 0,40 g.planta⁻¹ (T16), correspondendo a reduções de 92,1 e 68,2%, respectivamente (Tabela 9). Para o híbrido Hyola 571CL, houve diferença entre os tratamentos para a MSPA (Tabela 9). Os tratamentos T8, T9, T10 e T12 apresentaram valores menores de MSPA que a testemunha, com redução de 36,8, 62,3, 18,9 e 20,8%, respectivamente. Considerando a dose recomendada, dentre as sulfonilureias, somente o tratamento T14 não ocasionou redução na produção de biomassa de parte aérea.

Tabela 8 – Matéria seca de parte aérea (MSPA, g.planta⁻¹) das plantas de canola dos híbridos Hyola 555TT e Hyola 61, 29 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos testemunha e herbicidas inibidores do fotossistema II. Passo Fundo, RS, 2014

Trat. ¹	Hyola 555TT	Hyola 61
1	1,16 ns	1,26 a*
2	0,96	0,08 b
3	1,03	0,13 b
4	1,06	0,09 b
5	0,96	0,12 b
6	0,98	0,11 b
7	0,99	0,14 b
C.V. ² (%)	13,92	43,05

¹Trat.: Tratamentos: 1) Testemunha; 2 e 3) atrazina (Atrazina Atanor 50 SC), 4 e 8 L.ha⁻¹; 4 e 5) atrazina+simazina (Primatop SC), 5 e 10 L.ha⁻¹; 6 e 7) atrazina (Primóleo), 5 e 10 L.ha⁻¹. ²C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). ns não significativo.

Tabela 9 – Matéria seca de parte aérea (MSPA, g.planta⁻¹) das plantas de canola dos híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, 29 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos testemunha e herbicidas inibidores da enzima acetolactato-sintase. Passo Fundo, RS, 2014

Trat.	Hyola 571CL	Hyola 61
1	1,06 a*	1,26 a
8	0,67 b	0,12 c
9	0,40 b	0,12 c
10	0,86 b	0,12 c
11	1,10 a	0,18 c
12	0,84 b	0,14 c
13	1,14 a	0,14 c
14	1,27 a	0,19 c
15	1,30 a	0,14 c
16	1,24 a	0,40 b
17	1,36 a	0,39 b
18	1,37 a	0,14 c
19	1,03 a	0,10 c
C.V. ² (%)	23,46	35,12

¹Trat.: Tratamentos: 1) Testemunha; 8 e 9) nicossulfurom (Sanson 40 SC), 1 e 2 L.ha⁻¹; 10 e 11) clorimurom-etílico (Classic), 75 e 150 g.ha⁻¹; 12 e 13) metsulfurom-metílico (Ally), 5 e 10 g.ha⁻¹; 14 e 15) iodossulfurom-metílico-sódico (Hussar), 100 e 200 g.ha⁻¹; 16 e 17) imazetapir (Pivot), 1 e 2 L.ha⁻¹; 18 e 19) imazapique+imazapir (Onduty), 140 e 180 g.ha⁻¹. ²C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$).

5.5 Conclusões

Em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, o herbicida atrazina+óleo vegetal ocasiona desvio da energia absorvida para processos de dissipação via fluorescência da clorofila *a* um dia após a aplicação.

Herbicidas do grupo das triazinas não reduzem a produção de matéria seca de parte aérea de plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, apesar de alguns tratamentos ocasionarem sintomas visuais de fitotoxicidade.

Nas plantas de canola do híbrido Hyola 571CL, herbicidas do grupo das sulfonilureias, no geral, aumentam a dissipação de energia via fluorescência da clorofila *a* e o ingrediente ativo nicossulfurom reduz a assimilação máxima de carbono um dia após a aplicação.

Dentre as sulfonilureias, na dose recomendada, o ingrediente ativo iodossulfurom-metílico-sódico é o único que não reduz a matéria seca de parte aérea de plantas de canola do híbrido Hyola 571CL.

Herbicidas do grupo das imidazolinonas não reduzem a matéria seca de parte aérea de plantas de canola do híbrido Hyola 571CL, apesar de alguns tratamentos ocasionarem sintomas visuais de fitotoxicidade.

6 CAPÍTULO IV

Dinâmica fotossintética de canola resistente a triazinas

6.1 Resumo

A resistência a triazinas em canola possivelmente baseia-se no local alvo, com uma mutação na proteína D1 do fotossistema II, sítio de alta afinidade do herbicida. Não há informações referentes à existência de prejuízos pela aplicação da atrazina em plantas de canola resistentes devido a efeitos sobre a proteína D2, sítio de ligação de baixa afinidade da atrazina. O objetivo deste trabalho foi avaliar a ação da atrazina sobre a etapa fotoquímica e bioquímica de plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, resistente a triazinas. O experimento foi conduzido em casa-de-vegetação, com plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, com resistência a triazinas, semeadas em vasos, no delineamento blocos casualizados, com três repetições. Os tratamentos consistiram da aplicação ou não do herbicida atrazina sobre as plantas de canola. As plantas foram avaliadas em um, três, cinco e oito dias após a aplicação (DAA), quanto aos índices de clorofila *a*, *b* e total, relação clorofila *a/b*, fluorescência modulada da clorofila *a*, condutância estomática (g_s), assimilação líquida de CO₂ (A_L), transpiração (E) e eficiência do uso da água (EUA). Houve maior índice de clorofila *a*, *b* e total no tratamento com aplicação da atrazina nas plantas de canola. A aplicação de atrazina ocasionou aumento na fluorescência em estado estável (F_s) e redução na eficiência quântica do fotossistema II (ϕ_{PSII}) e na taxa de transporte de elétrons (ETR) em um DAA, e redução no coeficiente de dissipação fotoquímica (qP), nas épocas um e três DAA. Maior A_L foi observada aos oito DAA, em plantas tratadas com o herbicida. A aplicação de atrazina não inibe de forma permanente as trocas gasosas em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, mas reduz temporariamente a taxa de transporte de elétrons, e ocasiona aumento nos índices de clorofila, incrementando a taxa de assimilação líquida de carbono aos oito dias após a aplicação do herbicida.

Palavras-chave: 1. *Brassica napus* L. 2. Índice de clorofila. 3. Fluorescência modulada. 4. Trocas gasosas. 5. Atrazina.

6.2 Introdução

Em virtude da dificuldade no controle de espécies invasoras na cultura da canola (*Brassica napus* L. var. *oleifera*), em especial daquelas pertencentes à mesma família botânica (Brassicaceae), o desenvolvimento de híbridos com resistência a herbicidas é importante alternativa no manejo das plantas daninhas. Um exemplo são os híbridos com resistência a herbicidas do grupo das triazinas, cujo mecanismo de ação se dá pela inibição do fotossistema II (FSII) durante a etapa fotoquímica da fotossíntese.

Herbicidas inibidores do FSII atuam como análogos às plastoquinonas, competindo pela ligação junto à proteína D1 no sítio de ligação da quinona B, havendo inibição do transporte de elétrons, paralisação da produção de NADPH e ATP e interrupção da fixação de carbono (POWLES; YU, 2010).

Também foi relatado haver outro sítio de ligação da atrazina, que se refere à proteína D2, ocorrendo inibição parcial da reação de recombinação de carga dos estados ‘S’ de evolução do O₂ (JURSINIC et al., 1991). A atrazina pode se ligar a este sítio, interrompendo o fluxo de elétrons e causando o acúmulo de radicais livres; porém, em função da baixa afinidade desse sítio, somente pequenas quantidades de atrazina irão ligar-se, resultando em limitada produção de radicais livres e produzindo efeitos muito pequenos na planta (WALSH et al., 2012). Por isso, esse sítio de baixa afinidade é considerado de importância secundária em se tratando de plantas suscetíveis, em que o sítio de maior afinidade é o da proteína D1 (JURSINIC et al., 1991).

A fonte de resistência a triazinas em canola foi uma planta daninha da espécie *Brassica campestris* L. que evoluiu em resposta à seleção no campo pela aplicação de herbicidas, havendo a introgessão estável do gene à cultura através de retrocruzamento recorrente entre plantas daninhas próximas e a cultura (TRANEL; HORVATH, 2009). Acredita-se que essa resistência seja baseada no local-alvo, com uma mutação na proteína D1 do FSII, pois é a mais comumente relatada em plantas daninhas. Não há informações referentes à existência de prejuízos pela aplicação da atrazina em plantas de canola resistentes devido a efeitos sobre a proteína D2.

O teor de clorofila nas folhas é utilizado para estimar o potencial fotossintético das plantas, devido à sua ligação direta com a absorção e a transferência de energia luminosa (REGO; POSSAMAI, 2006). As clorofilas *a* e *b* encontram-se na natureza em uma proporção de 3:1, diferindo entre si apenas nos substituintes de carbono (SCOPEL; BARBOSA; VIEIRA, 2011). As folhas adaptadas a sombra apresentam razão clorofila *b* / clorofila *a* mais alta, o que se deve às suas propriedades de absorção de luz: a clorofila *b* absorve fortemente entre 450 e 480 nm, enquanto a clorofila *a* absorve fortemente na faixa de 400 a 450 nm (GROSS, 1991; TAIZ; ZEIGER, 2013).

Mudanças nas respostas de parâmetros fisiológicos de plantas expostas a estresses ambientais, como os herbicidas, podem ser detectadas através de determinados métodos, como a análise da fluorescência da clorofila *a* e medidas de trocas gasosas (SOUZA et al., 2014). A medição da fluorescência da clorofila *a* fornece informações sobre os complexos de pigmentos, sua organização, a transferência de energia de excitação entre eles e as diversas reações de transferência de elétrons específicas do FSII (STIRBET; GOVINDJEE, 2011). Dessa forma, podem ser detectadas injúrias causadas ao aparelho fotossintético, mesmo quando o sintoma ainda não é visível (GIROTTTO et al., 2010).

Em função da resistência de plantas à atrazina estar associada à mutação na proteína D1 e, sabendo-se que existe outro sítio de ligação deste herbicida no FSII, que se refere à proteína D2, é fundamental o conhecimento sobre o metabolismo primário de plantas resistentes expostas ou não ao herbicida, a fim de saber se existem prejuízos às plantas pela sua aplicação. O objetivo do presente trabalho foi avaliar a ação da atrazina sobre a etapa fotoquímica e bioquímica de plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, resistente a triazinas.

6.3 Material e Métodos

O experimento foi realizado em casa-de-vegetação, utilizando o híbrido de canola Hyola 555TT, resistente a herbicidas triazinas. A semeadura foi realizada em vasos com capacidade de 4,8 L, preenchidos com substrato de turfa (Plantas Garden Plus Turfa Fértil), e após a emergência foi realizado o desbaste, deixando-se três plântulas por vaso. Quando as plantas apresentavam quatro folhas abertas, foi realizada a aplicação do herbicida atrazina marca comercial Atrazina Atanor 50 SC, na dose de 4 L.ha⁻¹ (2 kg i.a. ha⁻¹), com adição de adjuvante Assist (0,25%).

Foi utilizado o delineamento blocos casualizados, com três repetições, sendo cada vaso considerado uma unidade experimental. Os tratamentos consistiram da aplicação ou não (testemunha) do herbicida atrazina nas plantas de canola. As avaliações foram realizadas um, três, cinco e oito dias após a aplicação dos tratamentos.

O índice de clorofila *a*, *b* e total foi estimado pelo clorofilômetro (Marca: Falker, Modelo: ClorofiLog) em três folhas de cada planta, totalizando 27 medições por tratamento, sendo os valores expressos pelo índice de clorofila Falker (ICF). O ICF é um valor relativo do conteúdo de clorofila, baseado em correlações de absorbância e refletância.

Para a avaliação da fluorescência modulada, foi utilizada câmara de fluorescência acoplada ao medidor de gases por infravermelho (Marca: LI-COR, Modelo: LI-6400-XT) e as folhas foram aclimatadas ao escuro por 20 min. Após, foi emitida uma luz modulada de $0,2 \mu\text{mol fótons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com uma frequência de 0,25 kHz a fim de estimar a fluorescência inicial (F_0). Para a obtenção da fluorescência máxima (F_M), foi emitido um pulso de luz saturante de $8000 \mu\text{mol fóttons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Em seguida, a luz actínica (luz absorvida pelo aparato fotossintético que irá ocasionar o transporte de elétrons) foi ligada com uma radiação fotossinteticamente ativa de $100 \mu\text{mol fóttons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para a estabilização das taxas fotossintéticas. Após esse período, foi aplicada uma sequência de 20 pulsos de luz saturante ($8000 \mu\text{mol fóttons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), em intervalos de 30 segundos entre os pulsos. Em cada pulso, foram obtidas as variáveis F_M' (fluorescência máxima em um estado aclimatado à luz), F_0' (fluorescência mínima medida imediatamente após a luz actínica ter sido desligada), F_S (fluorescência alcançada em um estado estável ou fluorescência terminal).

Foram calculados os parâmetros: F_V/F_M (eficiência fotoquímica máxima) [$F_V/F_M = (F_M - F_0)/F_M$]; F_V'/F_M' (eficiência fotoquímica efetiva) [$F_V'/F_M' = (F_M' - F_0')/F_M'$]; Φ_{PSII} (rendimento quântico efetivo do FSII) [$\Phi_{PSII} = (F_M' - F_S)/F_M'$]; qP (coeficiente de dissipação fotoquímica) [$qP = (F_M' - F_S)/(F_M' - F_0')$]; qN (coeficiente de dissipação não fotoquímica) [$qN = (F_M - F_M')/(F_M - F_0')$]; NPQ (coeficiente de dissipação não fotoquímica) [$NPQ = (F_M - F_M')/F_M'$]; e taxa de transporte de elétrons (ETR) [$ETR = \Phi_{PSII} \cdot f \cdot I \cdot \alpha_{leaf}$], em que: Φ_{PSII} corresponde ao rendimento quântico efetivo do FSII; f , a fração de fótons absorvidos que foram utilizados pelo FSII, definido em 0,5 no presente estudo; I , a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) incidente ($\mu\text{mol foton.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e α_{leaf} , é a absorbância foliar, definida em 0,84 (GENTY; BRIANTAIIS; BAKER, 1989; BAKER, 2008; SOUSA et al., 2014).

A avaliação da assimilação líquida de carbono (A_L), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) foi efetuada na folha mais expandida de duas plantas de cada vaso, totalizando seis medições por tratamento. Tais medições foram realizadas utilizando medidor de gases por infravermelho, com uma DFFFA de $1600 \mu\text{mol foton.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, através de câmara de luz (Marca: LI-COR, Modelo: LI-6400-2B), em concentração ambiente de CO_2 . Também foi calculada, com base nessas variáveis, a eficiência de uso da água (EUA) [$\text{EUA}=A_L/E$].

Para as variáveis relacionadas à fluorescência modulada, geradas a partir da sequência de 20 pulsos de luz, não foi realizada análise estatística, sendo os dados apresentados na forma de figura para cada época de avaliação, apresentando os respectivos desvios-padrão das medições. Para as demais variáveis, foi realizada análise de variância ($p \leq 0,05$) e, havendo significância, foi realizado teste de Tukey ($p \leq 0,05$) para comparação das médias, seja dentro de cada época de avaliação quando houve interação, seja considerando a média das épocas de avaliação quando não houve interação.

6.4 Resultados e Discussão

Não houve interação entre os fatores para as variáveis relacionadas ao índice de clorofila, no entanto, houve efeito isolado do fator tratamentos, em que maiores valores foram obtidos no tratamento com atrazina para todas as variáveis (Tabela 1). O índice de clorofila *a*, *b* e total foi superior em 4,21; 10,89 e 5,51% no tratamento com atrazina.

Tabela 1 – Índice de clorofila *a*, *b* e total em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT para os tratamentos com e sem atrazina, na média das épocas de avaliação. Passo Fundo, RS, 2014

Tratamento	Clor. <i>a</i>	Clor. <i>b</i>	Clor. <i>a</i> / <i>b</i>	Clor. Total
Com atrazina	26,99 a *	6,72 a	4,04 b	33,72 a
Sem atrazina	25,90 b	6,06 b	4,30 a	31,96 b

*Médias seguidas de letras distintas na coluna diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

A clorofila possui quatro átomos de nitrogênio (N) em sua estrutura, de modo que maiores índices dessa molécula na planta podem estar relacionados a um aumento no metabolismo do N. Há relatos de aumento no índice de clorofila em milho com a aplicação de atrazina em relação ao controle (RAO, 1982). O uso de simazina, herbicida inibidor do fotossistema II pertencente ao grupo das triazinas, aumentou o crescimento e conteúdo de nitrogênio de pessegueiro (*Prunus persica* (L.) Batsch) e macieira (*Malus domestica* Borkh.) (RIES; LARSEN; KENWORTHY, 1963). Tais efeitos podem ser decorrentes do aumento da atividade da enzima nitrato redutase ou atividade semelhante a auxinas (RIES et al., 1967; COPPING; DAVIS; PILLAI, 1972). Foi relatado haver aumento na atividade dessa enzima em centeio, após aplicação de simazina, indicando que esse herbicida pode aumentar a taxa de absorção de nitrato ou aumentar a taxa de síntese ou ativação da enzima (RIES et al., 1967). A enzima nitrato redutase é responsável por reduzir o nitrato (NO_3^-), absorvido pelas raízes, a nitrito (NO_2^-). Posteriormente, o nitrito é convertido em amônia (NH_3^+), pela ação da nitrito redutase, a qual é transformada em aminoácidos e proteínas.

Existem relatos de aumento nos teores de clorofila em plantas tratadas com atrazina, sendo este fenômeno denominado efeito ‘greening’ (EBERT; DUMFORD, 1976). Aumento no teor de clorofila total foi relatado em folhas de cevada (*Hordeum vulgare* L.) tratadas com atrazina, o que os autores atribuíram a um efeito estimulante do herbicida na enzima envolvida na biossíntese da clorofila (Klendgen, 1979 apud FLORA; GLORY; RANI, 2013). Em trabalho realizado com plantas de ervilha tratadas com herbicidas do grupo das triazinas, foi constatado aumento na atividade da enzima ácido aminolevulínico desidratase, a qual está envolvida na biossíntese de porfirinas, compostos heme e clorofila (WU; SINGH; SALUNKHE, 1971).

A relação clorofila *a/b* foi menor no tratamento com atrazina, o que se deve ao aumento considerável de clorofila *b* em relação a *a*, em termos relativos (4,2% de aumento na clorofila *a*; 10,9% de aumento na clorofila *b*). Quando o índice de clorofila total permanece inalterado e ocorre redução na relação clorofila *a/b* afirma-se que a planta sofreu um processo de adequação à menor intensidade de energia luminosa (sombra), o que também representa menor habilidade das plantas em lidar com excesso de energia luminosa (RENSEN; VREDENBERG, 2011).

No entanto, considerando que o índice de clorofila total também aumentou em resposta à aplicação de atrazina nas plantas de canola resistentes (Tabela 1), a menor relação clorofila *a/b* não causará prejuízos às plantas em situação de excesso de luz. Portanto, não se pode afirmar que as plantas de canola resistentes ao herbicida, quando expostas ao mesmo, possuem maior sensibilidade à fotoinibição, pois tanto o índice de clorofila *a* quanto o de clorofila *b* apresentaram aumento, possibilitando maior captação de energia luminosa às plantas.

A proporção de clorofila *a* em relação à *b* é de aproximadamente 3:1, no entanto, varia de acordo com as condições de crescimento e fatores ambientais, etapa no ciclo de vida da planta e espécie vegetal (BORRMANN, 2009). Foram encontrados valores de clorofila *a* e *b* de 36,9 e 16,0, respectivamente, em canola do híbrido Hyola 555TT, no estádio de florescimento pleno, em condições de campo, somando 52,9 de clorofila total e perfazendo uma proporção de clorofila *a/b* de 2,3 (DURIGON et al., 2014). No presente trabalho, o índice de clorofila total em plantas não submetidas ao tratamento com atrazina foi de 31,96, o que equivale a 60,4% do índice total obtido em condições de campo. As condições de cultivo e a etapa no ciclo de vida das plantas podem ter sido a causa dessa variação nos índices de clorofila nas plantas de canola do híbrido Hyola 555TT.

Para as variáveis F_0 e F_M , a análise da fluorescência modulada da clorofila *a* demonstrou que não há interação entre os fatores e nem diferenças entre os níveis do fator tratamentos (com e sem aplicação de atrazina) (Tabela 2). Para as variáveis F_0' e F_M' , também não houve diferenças entre os tratamentos nas épocas avaliadas (Figura 1). A fluorescência inicial (F_0 e F_0') é medida com a Q_A oxidada e, a fluorescência máxima (F_M e F_M'), com a Q_A reduzida, sendo que em folhas aclimatadas ao escuro, onde são obtidos os parâmetros F_0 e F_M , o dissipador não-fotoquímico encontra-se inativo, enquanto que em folhas expostas à luz, em que são obtidos os parâmetros F_0' e F_M' , este se encontra ativo (KOBÍZEK; KAFTAN; NEDBAL, 2001). Sob alta intensidade luminosa, o aumento na taxa de transporte de elétrons resulta em acidificação do lúmem dos tilacoides, havendo a conversão de violaxantina para zeaxantina e a protonação de uma proteína associada ao FSII, proporcionando aumento na dissipaçāo termal (calor) da energia de excitação, conhecida como dissipaçāo não-fotoquímica (KRAUSE;

VERNOLTE; BRIANTAIS, 1982; LI et al., 2000; KRAUSE; JAHNS, 2004; LI et al., 2004; HORTON; RUBAN, 2005; PASCAL et al., 2005; BAKER, 2008).

Tabela 2 – Fluorescência inicial (F_0) e fluorescência máxima (F_M) da clorofila *a* e eficiência fotoquímica máxima (F_v/F_M) de plantas de canola do híbrido Hyola 555TT para os tratamentos com e sem atrazina e épocas de avaliação (um, três, cinco e oito dias após a aplicação). Passo Fundo, RS, 2014

		F_0			
Tratamento		Épocas de avaliação (dias após a aplicação)			
		1	3	5	8
Com atrazina		656,68 ns	615,32 ns	675,40 ns	583,35 ns
Sem atrazina		617,81	589,80	605,21	547,68
		F_M			
Tratamento		Épocas de avaliação (dias após a aplicação)			
		1	3	5	8
Com atrazina		1910,77 ns	2235,94 ns	1994,24 ns	2270,41 ns
Sem atrazina		1856,21	2207,72	1941,57	2251,89
		F_v/F_M			
Tratamento		Épocas de avaliação (dias após a aplicação)			
		1	3	5	8
Com atrazina		0,66 ns	0,72 ns	0,66 ns	0,74 ns
Sem atrazina		0,67	0,73	0,68	0,76

^{ns} Diferença não significativa entre os tratamentos (com e sem atrazina), conforme o teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Houve diferença entre os tratamentos com e sem atrazina para a variável F_s , durante a época de avaliação 1 DAA (Figura 1A). Nesta época, maior F_s foi observada no tratamento com atrazina. No decorrer das demais épocas de avaliação, essa diferença foi diminuindo, não havendo mais diferenças entre os tratamentos (Figuras 1B a 1D).

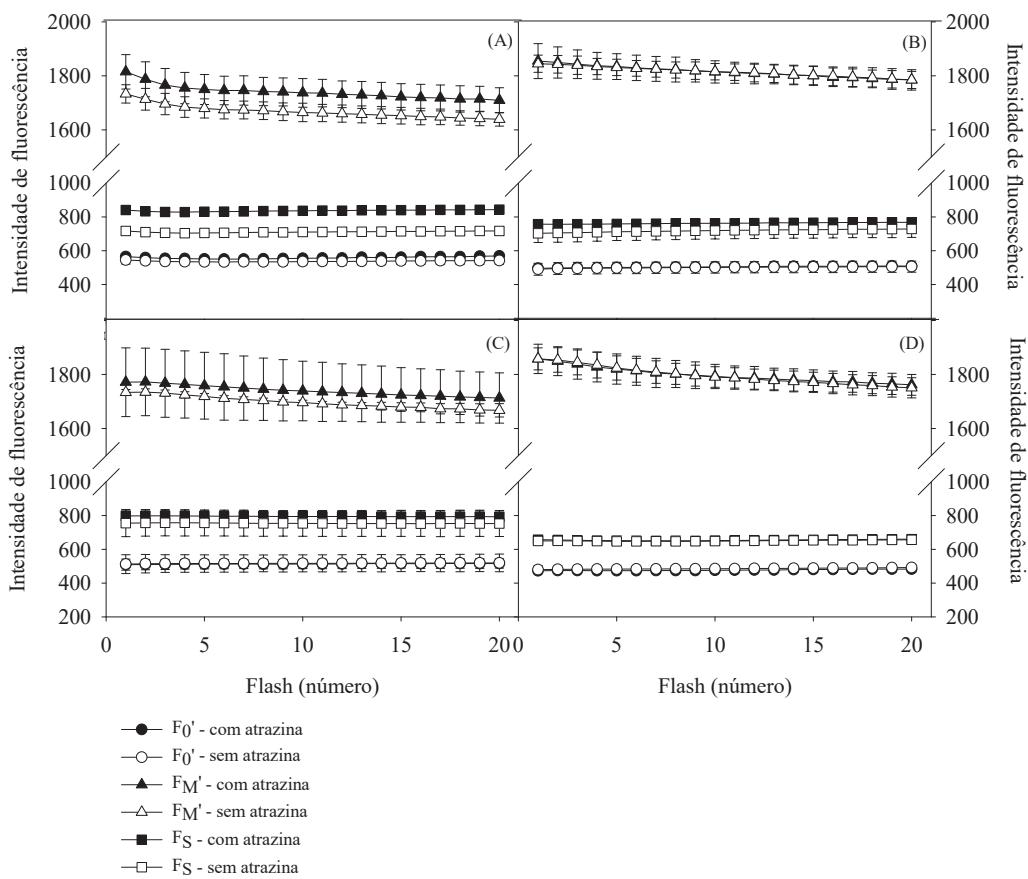


Figura 1 – Fluorescência inicial (F_0'), fluorescência máxima (F_M') e fluorescência em estado estável (F_S) da clorofila *a* em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT em função dos tratamentos com e sem atrazina e dos flashes de luz, um (A), três (B), cinco (C) e oito (D) dias após a aplicação. Passo Fundo, RS, 2014.
As barras verticais representam o desvio padrão das medições.

A fluorescência inicial (F_0') representa a energia liberada pelas moléculas de clorofila *a* da antena do FSII antes dos elétrons migrarem para o centro de reação. Assim, podem ocorrer alterações na F_0' quando há redução na transferência de energia de excitação do sistema coletor de luz para o centro de reação ou dano deste (MATHIS; PALLOTIN, 1981; BAKER; ROSENQVIST, 2004). A F_M' indica a energia liberada pelos elétrons que retornam à sua condição basal, devido à presença de algum bloqueador do fluxo eletrônico ou falta de demanda na produção de NADPH, ATP ou ferredoxina (Frd) (MATHIS; PALLOTIN, 1981; BAKER, 2008).

Como as variáveis fluorescência inicial e máxima, tanto em folhas aclimatadas ao escuro quanto em folhas aclimatadas a luz, não apresentaram diferenças entre os

tratamentos, pode-se afirmar que a aplicação de atrazina nas plantas de canola resistentes não prejudicou a transferência de energia de excitação para o centro de reação e não ocasionou bloqueio do fluxo eletrônico.

A F_s constitui-se na energia perdida pelos elétrons que já ultrapassaram o extintor quinona (Q), na cadeia transportadora de elétrons, a caminho do fotossistema I (FSI), ou seja, representa a perda de energia pelos elétrons entre os fotossistemas II e I (VIEIRA et al., 2010). Sendo assim, pode-se considerar que a aplicação da atrazina nas plantas de canola resistentes tem influência nessa etapa da cadeia transportadora de elétrons, ocorrendo prejuízos ao transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I.

Considerando a eficiência fotoquímica máxima – F_v/F_M – e a eficiência fotoquímica real – F_v'/F_M' –, não houve diferença entre os tratamentos (Tabela 2, Figuras 2A a 2D). Vários autores concluíram que a variável F_v/F_M não é boa indicadora de estresse no aparato fotossintético, por não ter apresentado diferenças entre o tratamento controle e as mais diversas situações de estresse (MEHTA et al., 2010; SOUSA et al., 2014). Isso possivelmente se deve ao fato de que esse parâmetro representa uma condição ideal, a qual não ocorre em condições de presença de luz intensa.

A eficiência fotoquímica efetiva (F_v'/F_M') é obtida a partir das medições de F_0' e F_M' , avaliadas quando a dissipação não-fotoquímica está ativa. Por isso, esse parâmetro é útil para avaliar a contribuição da dissipação não-fotoquímica às mudanças na eficiência de operação do FSII em folhas expostas à luz (BAKER, 2008). Assim, a dissipação não-fotoquímica, que representa energia de excitação perdida na forma de calor, não foi influenciada pela aplicação de atrazina nas plantas de canola resistente.

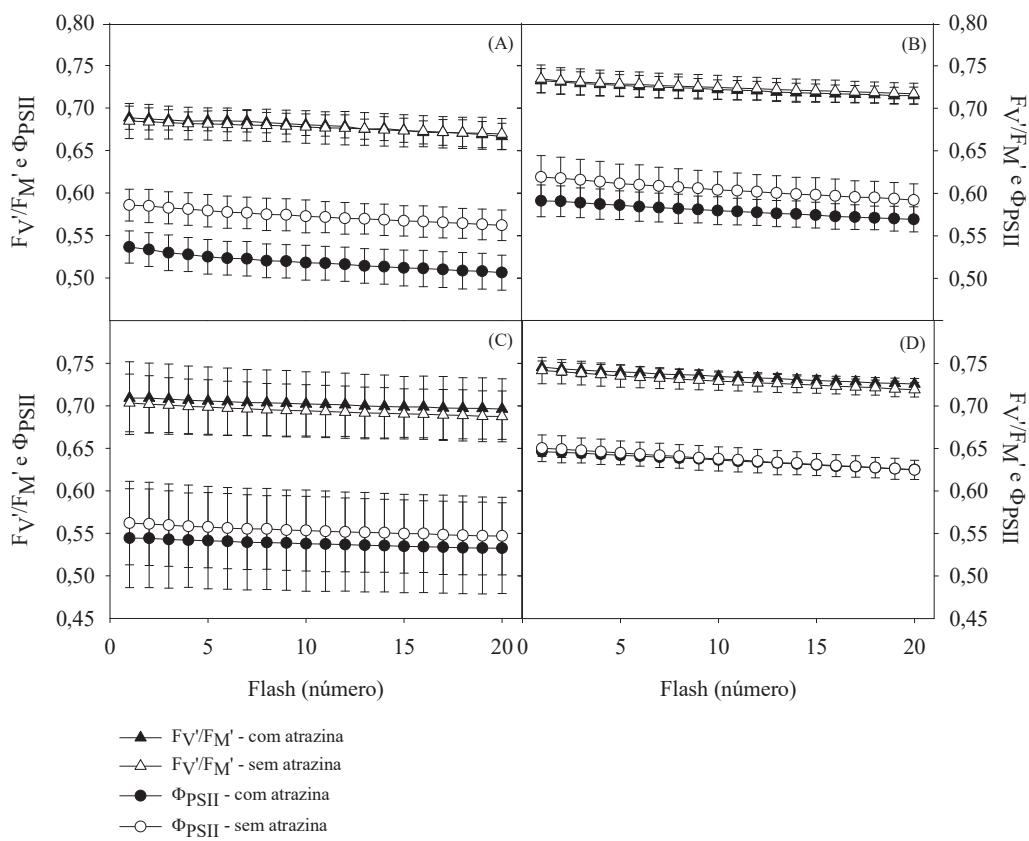


Figura 2 – Eficiência fotoquímica efetiva (F_v'/F_m') e rendimento quântico efetivo do FSII (Φ_{PSII}) em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT em função dos tratamentos com e sem atrazina e dos *flashes* de luz, um (A), três (B), cinco (C) e oito (D) dias após a aplicação. Passo Fundo, RS, 2014.

As barras verticais representam o desvio padrão das medições.

No presente trabalho, os valores de F_v/F_m variaram de 0,66 a 0,76 (Tabela 2). Tais valores são inferiores àqueles considerados normais (0,75 a 0,85) para as plantas que não se encontram em situação de estresse (BOLHAR-NORDENKAMPF et al., 1989). Isso pode ter ocorrido em função do horário de avaliação e condições climáticas no interior da casa-de-vegetação. As avaliações da troca de gases e da fluorescência modulada demandam bastante tempo e, por isso, as avaliações se estenderam durante aproximadamente todo o dia. Valores maiores para a relação F_v/F_m são geralmente encontrados pela manhã, havendo decréscimo com o passar das horas, com valores mínimos próximo ao meio-dia, conforme observado por Pandolfi et al. (2009) para um híbrido de eucalipto (*Eucalyptus grandis* Hill ex. Maiden x *E. urophylla* S. T. Blake).

A F_v'/F_M' , levando em consideração somente os valores obtidos para as plantas não submetidas ao tratamento com atrazina, em todos os pulsos de luz, variou de 0,65 a 0,75. Tais valores são próximos aos obtidos em condições de campo para o mesmo híbrido, em que foram verificados valores de 0,61 e 0,67, nos estádios de florescimento pleno e enchimento de grãos, respectivamente (DURIGON et al., 2014). Em comparação a outros híbridos de canola, esse resultado é considerado baixo, no entanto, é esperado para o híbrido Hyola 555TT, já que o mecanismo de resistência a triazinas nesse híbrido ocasiona uma atividade intrínseca menor do FSII (RENSEN; VREDENBERG, 2011). Isso ocorre porque a mutação na proteína D1 leva a uma recombinação de cargas no FSII ao invés da utilização dos elétrons no transporte linear, que ocasionaria a redução do $NADP^+$ e a geração de ATP, para posterior utilização nas reações de redução do carbono (FUERST; NORMAN, 1991).

O rendimento quântico efetivo do FSII – Φ_{PSII} – foi diferente para os tratamentos na época 1 DAA (Figura 2A). Menor Φ_{PSII} foi encontrado no tratamento em que foi realizada a aplicação de atrazina nas plantas de canola. Isso pode ser explicado em função da forma de cálculo dessa variável, que depende dos valores de F_s , os quais também diferiram entre os tratamentos nessa época de avaliação. Dessa forma, o aumento na fluorescência terminal nas plantas em que houve aplicação do herbicida levou a um menor rendimento quântico efetivo do FSII. Nas demais épocas, as diferenças entre os tratamentos reduziram, não sendo mais significativas.

O Φ_{PSII} mede a proporção de luz absorvida pela clorofila associada ao FSII usada na etapa fotoquímica e, portanto, pode dar uma medida da taxa de transporte de elétrons linear e uma indicação da fotossíntese total (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Havendo alterações nesse parâmetro, é esperado que também sejam alteradas as taxas de assimilação líquida de CO_2 pelas plantas.

Corroborando os resultados obtidos para o Φ_{PSII} , a taxa de transporte de elétrons – ETR – foi menor para o tratamento com atrazina, na época 1 DAA, enquanto que nas demais épocas, os tratamentos não diferiram (Figura 3). A ETR nos tratamentos com e sem atrazina, respectivamente, foi de 18,2 e 19,2 para a época 1 DAA, de 23,1 e 24,1 em 3 DAA, 21,3 e 22,1 em 5 DAA e 25,1 e 25,2 na época 8 DAA, na média dos pulsos de luz (dados não apresentados). Tais valores correspondem a uma redução na ETR em

função da aplicação de atrazina de 5,5; 4,3; 3,5; e 0,1% para as épocas 1, 3, 5 e 8 DAA, respectivamente.

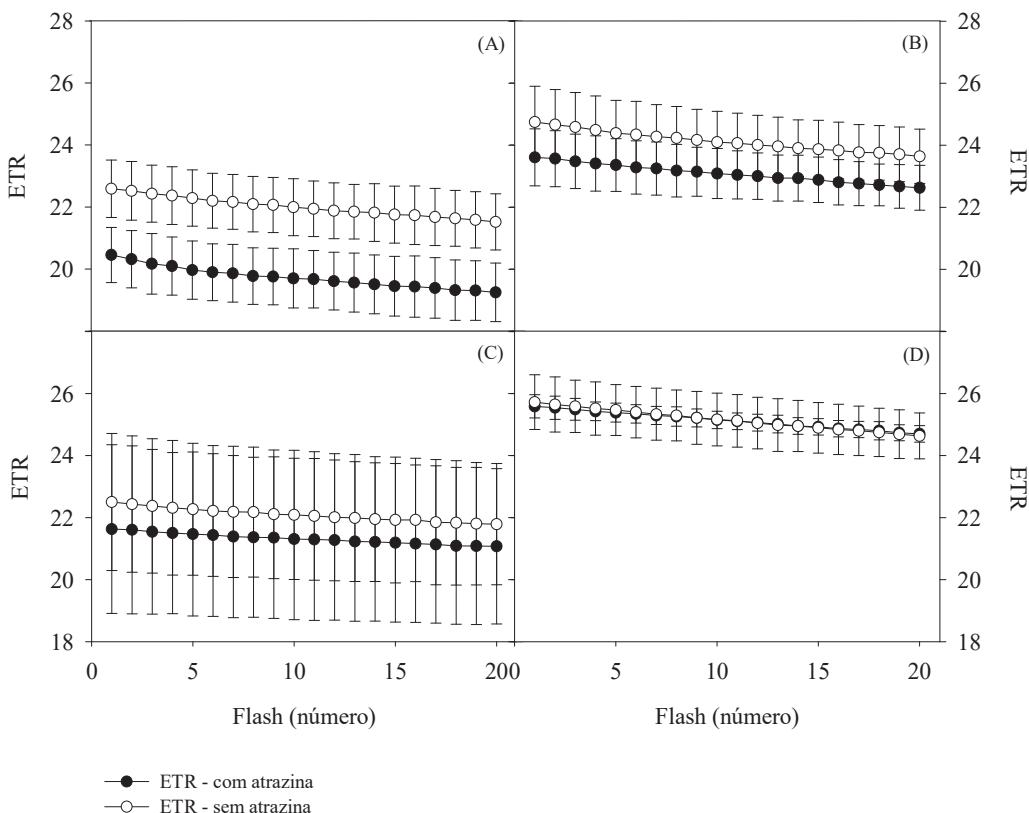


Figura 3 – Taxa de transporte de elétrons (ETR) em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT em função dos tratamentos com e sem atrazina e dos *flashes* de luz, um (A), três (B), cinco (C) e oito (D) dias após a aplicação. Passo Fundo, RS, 2014. As barras verticais representam o desvio padrão das medições.

As variáveis de dissipação não-fotoquímica de elétrons – qN e NPQ – não apresentaram diferenças entre os tratamentos em todas as épocas de avaliação (Figura 4A a 4D). No entanto, a dissipação fotoquímica (qP) diferiu para as épocas 1 e 3 DAA, sendo maior no tratamento sem atrazina, para todos os pulsos de luz (Figura 4A e 4B). Novamente, observa-se a influência da variável F_S , a qual apresentou diferenças entre os tratamentos, sobre os demais parâmetros calculados. A dissipação fotoquímica considera para seu cálculo a F_S , enquanto que a dissipação não-fotoquímica (qN e NPQ) não leva em consideração tal variável para sua determinação.

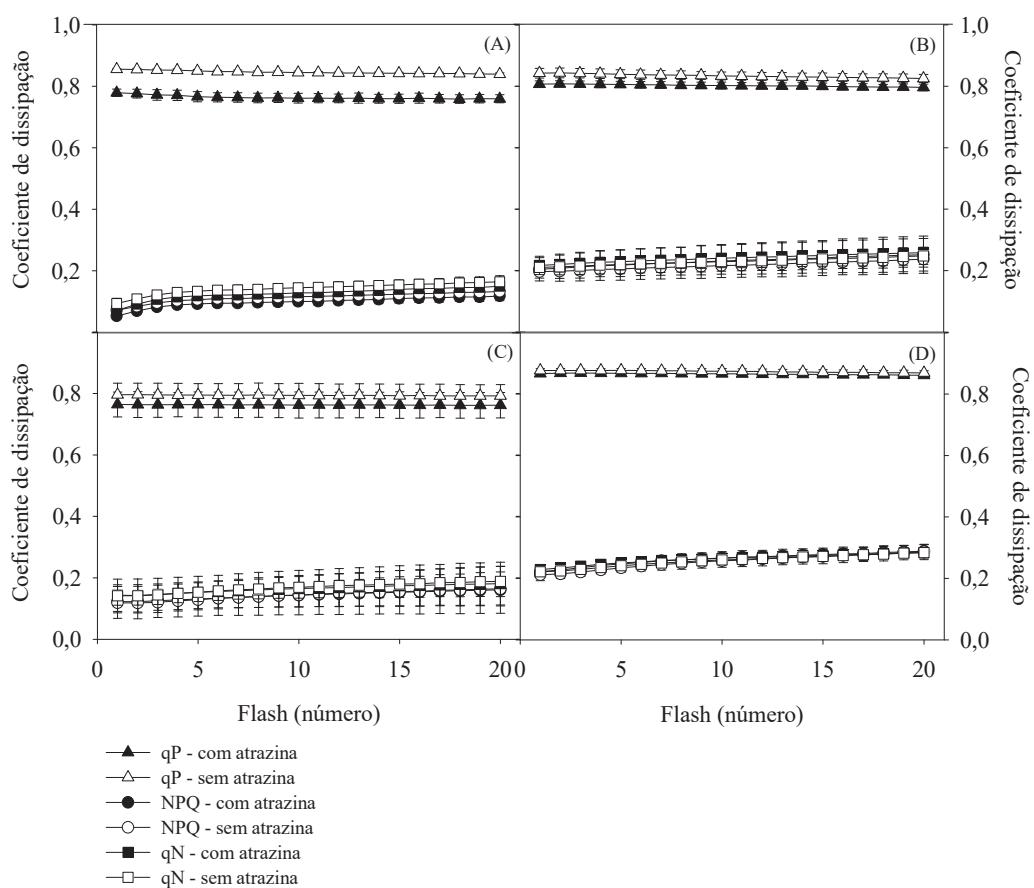


Figura 4 – Coeficientes de dissipação fotoquímica (qP) e dissipação não fotoquímica (NPQ e qN) em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT em função dos tratamentos com e sem atrazina e dos *flashes* de luz, um (A), três (B), cinco (C) e oito (D) dias após a aplicação. Passo Fundo, RS, 2014.

As barras verticais representam o desvio padrão das medições.

Com relação à troca de gases, na época de 1 DAA, somente houve diferença entre os tratamentos para a variável g_s (Figura 5A). O tratamento sem aplicação de atrazina teve maior condutância estomática, sendo 34,37% superior ao outro. O aumento na condutância estomática proporciona o aumento da difusão de CO₂ para o interior das folhas e, portanto, aumenta a taxa fotossintética, podendo também proporcionar maior acúmulo de biomassa e rendimento (TAIZ; ZEIGER, 2013).

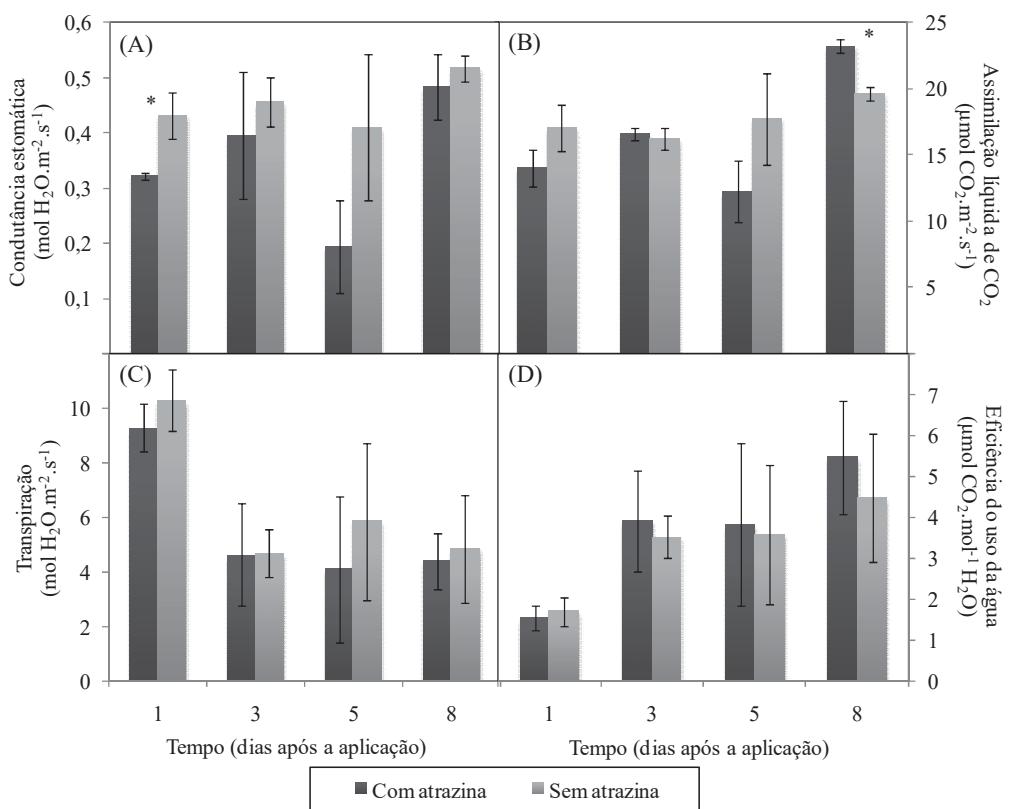


Figura 5 – Condutância estomática (A), assimilação líquida de CO₂ (B), transpiração (C) e eficiência do uso da água (D) em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT para os tratamentos (com e sem atrazina) e épocas de avaliação (1, 3, 5 e 8 dias após a aplicação). Passo Fundo, RS, 2014.

*Diferença significativa entre os tratamentos, conforme o Teste de Tukey ($p \leq 0,05$). As barras verticais representam o desvio padrão das medições.

Apesar da diferença encontrada para a g_s , não houve reflexos sobre a A_L nessa época de avaliação, em que os tratamentos não diferiram, apesar do tratamento sem atrazina ter apresentado maior valor (Figura 5B). A maior condutância estomática encontrada nas plantas não expostas ao tratamento com atrazina foi observada somente na época de 1 DAA, assim, essa pode não ter sido suficiente para alterar a A_L . Aos 3 e 5 DAA, os tratamentos não diferiram para as variáveis de troca de gases avaliadas, indicando que esse efeito da aplicação da atrazina sobre a condutância estomática não persistiu e não interferiu nas demais variáveis do metabolismo primário (Figura 5).

Aos 8 DAA, o tratamento com atrazina obteve maior valor de A_L , sendo esta 18,37% superior ao tratamento sem atrazina (Figura 5B). Esse aumento na taxa fotossintética em plantas submetidas ao tratamento com o herbicida pode representar

uma recuperação da planta frente a estresses causados pelo herbicida ou ser decorrente do aumento nos índices de clorofila na planta.

No tratamento sem aplicação de atrazina, os valores para a variável g_s variaram de 0,41 a 0,52 mol H₂O.m⁻².s⁻¹; para a A_L, de 16,2 a 19,6 µmol CO₂.m⁻².s⁻¹; para a E, de 4,7 a 10,3 mol H₂O.m⁻².s⁻¹; e, para a EUA, de 1,7 a 4,5 µmol CO₂.mol⁻¹ H₂O. Em plantas cultivadas no campo, os valores de A_L máxima encontrados no estádio de florescimento pleno, para diversos híbridos, foram menores que os encontrados no presente trabalho, variando de 13,6, para o Hyola 555TT, a 14,4 µmol CO₂.m⁻².s⁻¹, para o Hyola 76 (DURIGON et al., 2014). No entanto, a condutância estomática e a taxa fotossintética são variáveis dependentes do ambiente e que sofrem mudanças de acordo com a ontogenia da folha (TANAKA et al., 2008).

6.5 Conclusões

A aplicação de atrazina não inibe de forma permanente as trocas gasosas em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, porém, reduz temporariamente a taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I.

Ocorre aumento nos índices de clorofila pela aplicação de atrazina nas plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, incrementando a taxa de assimilação líquida de carbono aos oito dias após a aplicação do herbicida.

7 CAPÍTULO V

Potencial fotossintético, crescimento vegetativo e rendimento de grãos de híbridos de canola em condições de campo

7.1 Resumo

O objetivo do presente trabalho foi comparar o potencial fotossintético, crescimento vegetativo e rendimento de grãos de híbridos de canola com resistência a herbicidas triazinas ou imidazolinonas. O experimento foi conduzido a campo, nas safras 2013 e 2014, em Passo Fundo, RS, no delineamento blocos casualizados com quatro repetições. Foram utilizados os híbridos Hyola 555TT (resistente a triazinas), Hyola 571CL (resistente a imidazolinonas) e Hyola 61 (convencional). Foram avaliados o índice de clorofila *a*, *b* e total e relação clorofila *a/b* durante o estádio fenológico G2; fluorescência total (F_t) da clorofila, rendimento quântico (Q_y) do fotossistema II e assimilação líquida de CO_2 (A_L) durante os estádios fenológicos G2 e G4; o número de folhas (NF) por planta, área foliar unitária (AFU) e total (AFT) e índice de área foliar (IAF) durante o estádio G4; e a estatura (EST) de plantas, rendimento de grãos (RG) e massa de mil grãos (MMG) ao final do experimento (maturação fisiológica). Também foram calculadas a respiração ($\text{d}R_{\text{esp}}$), radiações de compensação e saturação luminosa ($_{\text{comp}}R$ e $_{\text{sat}}R$) e assimilação máxima de CO_2 (A_{max}). O híbrido Hyola 555TT apresentou maior F_t e menor Q_y em ambos os estádios e safras avaliados. Em 2014, o híbrido Hyola 571CL, no estádio G2, e os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, no estádio G4, apresentaram maiores valores de $\text{d}R_{\text{esp}}$ e menores valores de $_{\text{comp}}R$ e $_{\text{sat}}R$. O híbrido Hyola 61 apresentou o menor NF e maior AFU, AFT e IAF na média das safras. Os híbridos diferiram quanto à MMG na safra 2014, em que o Hyola 571CL apresentou o maior valor. Não houve diferença quanto ao RG entre os híbridos. Apesar dos híbridos apresentarem diferenças quanto ao potencial fotossintético e crescimento vegetativo, estes não diferem quanto ao rendimento de grãos nas safras avaliadas.

Palavras-chave: 1. *Brassica napus* L. 2. Fluorescência da clorofila. 3. Assimilação de carbono. 4. Área foliar. 5. Rendimento de grãos.

7.2 Introdução

A canola (*Brassica napus* L. var. *oleifera*) é uma importante oleaginosa utilizada na agricultura mundial e uma das principais fontes de óleo vegetal comestível, além de ser fonte de energia renovável, pela produção de biodiesel a partir dos grãos (TAN et al., 2009). No entanto, os esforços em pesquisa e desenvolvimento na cultura da canola no Brasil ainda são incipientes e a maioria dos agricultores está apenas iniciando o seu

cultivo, havendo carência de informações técnico-científicas referentes ao seu manejo (CHAVARRIA et al., 2011). A produtividade de canola ainda é baixa no Brasil, tendo sido de 1236 kg.ha⁻¹ na safra 2015 (CONAB, 2016c), enquanto que nas melhores lavouras, em diferentes regiões do Brasil, têm sido colhidos em média 2400 kg.ha⁻¹ (TOMM et al., 2009a).

Conforme um levantamento realizado em lavouras do Canadá, concluiu-se que o rendimento da canola depende mais do emprego de boas práticas de manejo do que das condições de solo e clima (THOMAS, 2003). Da mesma forma, o entrave ao aumento de produtividade na cultura da canola no Brasil também está muito relacionado à falta de informações referentes ao seu manejo. Nesse sentido, o conhecimento sobre os processos fisiológicos que ocorrem nas plantas é essencial para o desenvolvimento de genótipos altamente produtivos.

Híbridos de canola com resistência a herbicidas têm facilitado o manejo de plantas daninhas no Brasil e no mundo. Na Austrália, aproximadamente 50% da área de canola é utilizada com cultivares resistentes à triazinas (TT), 25% com cultivares resistentes à imidazolinonas (CL) e 15% com cultivares resistentes à glifosato (RR), restando somente 10% da área utilizada com cultivares convencionais (TOMM; FERREIRA; VIEIRA, 2014). No Brasil, o uso de híbridos com resistência a herbicidas é recente, tendo sido registrado o primeiro híbrido com resistência a imidazolinonas em 2012 e, o segundo, em 2015. Com relação à resistência a triazinas, ainda não existem híbridos registrados para cultivo no Brasil.

A tecnologia Clearfield® (resistência a imidazolinonas) possibilita melhoria na qualidade do óleo de canola produzido, pois controla espécies invasoras que poderiam interferir na composição de ácidos graxos da canola pela contaminação proveniente de plantas com alto teor de ácido erúcico (MATTIONI, 2015). A resistência a triazinas está associada a uma redução da conversão da radiação solar em biomassa, resultando em redução de 10 a 15% no rendimento de grãos e de 1 a 3% nos teores de óleo, em relação às variedades convencionais (EDWARDS; HERTEL, 2011).

A caracterização de híbridos de canola é uma importante ferramenta para a seleção de materiais adaptados às condições edafoclimáticas locais, diminuindo riscos

da importação e semeadura de híbridos sem avaliação prévia (MATTIONI, 2015). O objetivo do presente trabalho foi comparar o potencial fotossintético, o crescimento vegetativo e o rendimento de grãos de híbridos de canola com resistência a herbicidas triazinas ou imidazolinonas. A hipótese do trabalho é que os híbridos de canola apresentam diferenças no potencial fotossintético e no crescimento vegetativo, havendo influência destes sobre o rendimento de grãos.

7.3 Material e Métodos

O experimento foi conduzido a campo, nas safras 2013 e 2014, em área experimental da Embrapa Trigo, no município de Passo Fundo, RS, latitude 28°15' S, longitude 52°24' O e altitude de 687 m, no delineamento blocos casualizados, com quatro repetições. O clima da região, conforme a classificação de Köppen, é do tipo Cfa, sem estação seca definida, e o solo é classificado como Latossolo Vermelho distrófico húmico (STRECK et al., 2008). Em 2013, as culturas antecessoras foram trigo e soja e, em 2014, trigo e capim-sudão. Foi realizada correção da acidez, pela aplicação de calcário, e da fertilidade do solo, pela aplicação de cama de aviário, com base na análise de solo (Tabela 1) e nas recomendações para a cultura da canola (CQFS, 2004).

Tabela 1 – Características químicas do solo no início do experimento. Passo Fundo, RS, 2012

Profundidade (cm)	argila (%)	CTC _{pH7,0} (cmol _c .dm ⁻³)	pH H ₂ O	índice SMP	P (mg.dm ⁻³)	K (mg.dm ⁻³)	Al (% da CTC)	M.O. (%)
0-10	54	11,8	5,1	5,8	30	248	6,4	2,9
10-20	56	12,6	5,0	5,6	13	149	13,2	2,4

Foram utilizados os híbridos de canola Hyola 61, Hyola 555TT (resistente a triazinas) e Hyola 571CL (resistente a imidazolinonas) que, conforme ensaios realizados nos municípios de Passo Fundo e Três de Maio, RS, possuem ciclo de 148, 146 e 142 dias da emergência até a maturação, respectivamente (TOMM; FERREIRA; VIEIRA, 2014). Esses híbridos possuem resistência poligênica a canela-preta, causada pelo fungo *Leptosphaeria maculans* (Desm.) Ces. et De Not., o qual tem *Phoma lingam* (Tode) ex. Shaw. Desm. como sua forma anamórfica (TOMM et al., 2009b).

Em ambas as safras, foi utilizada a população de 40 plantas.m⁻², sendo que cada parcela foi composta por quatro fileiras de canola, com 5 m de comprimento cada e espaçamento de 0,34 m entre as fileiras, totalizando uma área útil de 6,8 m². Durante a condução do experimento, quando necessário, foi realizado o controle químico de insetos-pragas e controle mecânico de plantas daninhas (TOMM et al., 2009b).

No experimento realizado durante a safra 2013, a semeadura foi realizada no dia 15/04 e, no experimento de 2014, no dia 28/04. Em ambas as safras utilizou-se 300 kg.ha⁻¹ de adubo da formulação 10-20-10 (N-P₂O₅-K₂O) durante a semeadura e, em cobertura, foram aplicados 200 kg.ha⁻¹ de ureia.

Em 2013, no estádio fenológico G2 (dez primeiras siliquias apresentando 2 a 4 cm de comprimento), conforme escala fenológica (adaptado de Cetiom, 1992 apud IRIARTE; VALETTI, 2008; CORDEIRO; REIS; ALVARENGA, 1999), foi estimado o índice de clorofila *a*, *b* e total, utilizando clorofilômetro (Marca: Falker, Modelo: ClorofiLog), em 25 folhas por parcela, sendo os dados expressos pelo índice de clorofila do aparelho (ICF). Também foi calculada a relação entre clorofila *a* e *b*. A fluorescência total (F_t) da clorofila e o rendimento quântico (Q_y) do fotossistema II (F_v'/F_M') foram avaliados utilizando fluorômetro (Marca: Fluorpen, Modelo, FP-100), em 25 folhas por parcela, durante os estádios fenológicos G2 e G4 (dez primeiras siliquias começam a madurar) (adaptado de Cetiom, 1992 apud IRIARTE; VALETTI, 2008; CORDEIRO REIS; ALVARENGA, 1999).

A taxa de assimilação líquida de CO₂ (A_L) foi avaliada nos estádios fenológicos durante os estádios fenológicos G2 e G4, realizando-se cinco medições por parcela, utilizando uma curva de densidade de fluxo de fôtons fotossinteticamente ativos (DFFFA) de 0, 250, 1000, 1500 e 2500 µmol.m⁻².s⁻¹ em 2013 e de 0, 500, 1000, 1500 e 2000 µmol.m⁻².s⁻¹ em 2014. Para isso, foi utilizado um analisador de gases por radiação infravermelha (Marca: LI-COR, Modelo: LI-6400 XT), com câmara de luz, em concentração ambiente de CO₂.

A partir dos dados de A_L foram determinados os parâmetros taxa de respiração (_dResp – µmol CO₂.m⁻².s⁻¹), radiação de compensação (_{comp}R – µmol fôtons. m⁻².s⁻¹), radiação de saturação (_{sat}R – µmol fôtons.m⁻².s⁻¹) e assimilação máxima de carbono

(A_{max} – $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). A $d\text{Resp}$ equivale ao valor de A_L observada quando a radiação é zero, ou seja, é a respiração da planta no escuro; a $compR$ corresponde ao valor de radiação em que A_L é igual a zero, assim, a partir desse valor a A_L será positiva; a $satR$ corresponde a quantidade de radiação emitida quando a A_L é máxima; e a A_{max} é o valor máximo observado de A_L .

Por regressão linear dos primeiros pontos da curva de saturação de luz foram estimados os valores de $d\text{Resp}$ e $compR$, sendo $d\text{Resp}$ a interceptação da reta com o eixo y e $compR$ a interceptação da reta com o eixo x (ESCALONA; FLEXAS; MEDRANO, 1999). Para estimar os valores de $satR$ e A_{max} , utilizou-se um modelo exponencial (PRADO; MORAES, 1997). A $satR$ foi estabelecida no valor de densidade fotônica em que a fotossíntese líquida (A_L) é igual a 90% da fotossíntese máxima (A_{max}) (QUERO et al., 2006). Os parâmetros fotossintéticos foram estimados para cada repetição.

Em ambas as safras, 2013 e 2014, durante o estádio fenológico G4, foram avaliados o número de folhas (NF) por planta, área foliar unitária (AFU), área foliar total (AFT) e índice de área foliar (IAF), para a caracterização do crescimento vegetativo dos híbridos. Para isso, 250 folhas de plantas de canola dos híbridos Hyola 571CL e Hyola 555TT foram coletadas, no estádio fenológico G2, tendo sido medidos o comprimento e a largura das folhas, com régua graduada, e a área foliar, com medidor de área foliar (Marca: LI-COR, Modelo: LI-3100C). Foi realizada análise de correlação da área foliar com o comprimento e a largura das folhas, a fim de encontrar a variável que melhor estimasse a área foliar.

Para ambos os híbridos, o comprimento das folhas é o que melhor estima a área foliar (Figura 1). Para o híbrido Hyola 61, foi utilizada a equação proposta por Chavarria et al. (2011), que constatou que a variável que melhor estima a área foliar deste híbrido é o comprimento das folhas. Portanto, foram utilizadas as seguintes equações: $y = 0,2023x^2 - 0,4267x + 20,148$ para o Hyola 61; $y = 0,230x^2 + 0,107x - 2,149$ para o Hyola 571CL; e $y = 0,165x^2 + 1,009x - 4,556$ para o Hyola 555TT, em que y corresponde a área foliar e x ao comprimento das folhas de canola.

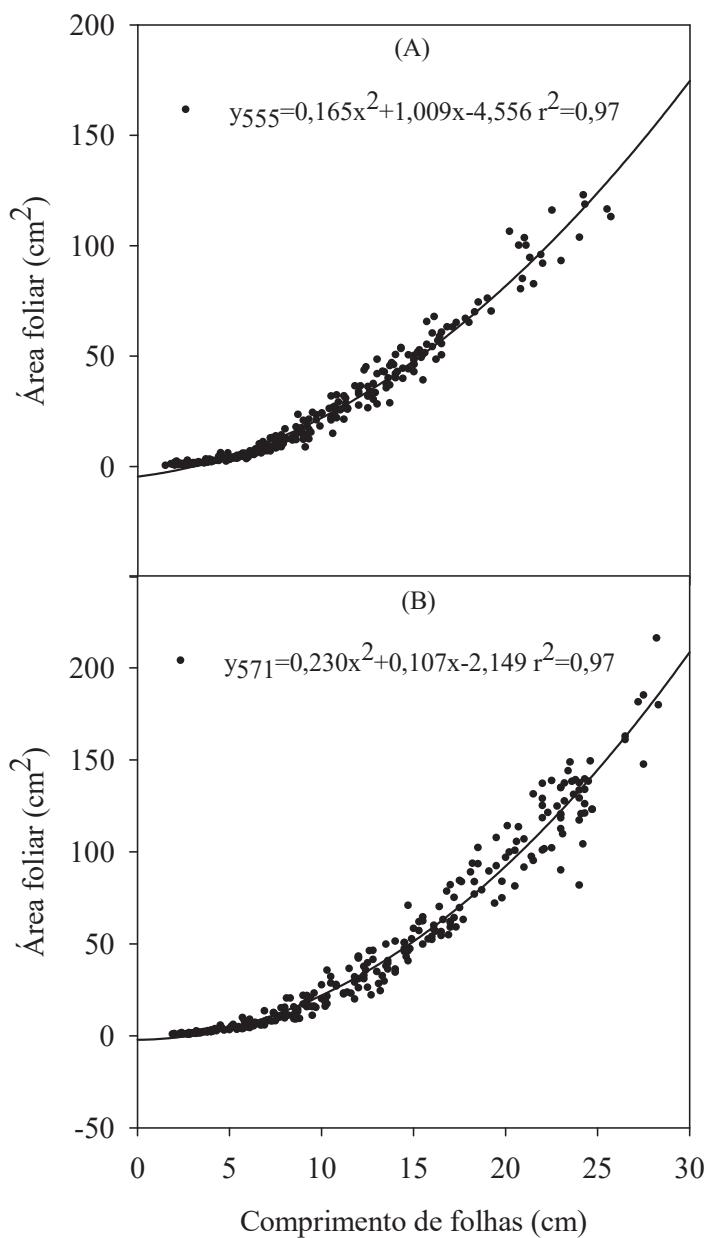


Figura 1 – Correlação da área foliar e do comprimento das folhas dos híbridos de canola (A) Hyola 555TT e (B) Hyola 571CL. Passo Fundo, RS, 2014.

Em ambas as safras, ao final do experimento (maturação fisiológica), avaliou-se a estatura (EST) das plantas, por meio da medição de 10 plantas por parcela utilizando fita métrica. As duas linhas centrais de cada parcela foram colhidas, os grãos pesados e a massa ajustada para a umidade de 10%, sendo o rendimento de grãos (RG) expresso em kg.ha^{-1} . Também foi determinada a massa de mil grãos (MMG).

As variáveis de trocas gasosas (d_{Resp} , compR , satR e A_{\max}) determinadas foram analisadas em esquema unifatorial (fator: híbrido), em função da curva de DFFFA ter sido diferente entre as safras 2013 e 2014. Quando constatada significância, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Para essas variáveis, não houve necessidade de transformação dos dados.

As demais variáveis foram analisadas em esquema bifatorial 2x3 (duas safras x três híbridos). A fim de atender o pressuposto de normalidade dos dados, foram utilizadas as transformações log (x) para as variáveis NF, MMG e RG e a transformação raiz (x) para a AFU. Para as demais variáveis, foram utilizados os dados originais. Quando constatada interação, foi realizado o desdobramento desta e, quando não constatada, os fatores foram analisados separadamente. Para ambos os fatores, quando a análise foi significativa, foi realizado o teste de Tukey ($p \leq 0,05$) para a comparação das médias. Todas as análises foram realizadas no programa estatístico CoStat® (COSTA; CASTOLDI, 2009).

7.4 Resultados e Discussão

Somente houve interação entre os fatores para o índice de clorofila a (Tabela 2). Em 2013, para essa variável, não houve diferenças entre os híbridos, no entanto, em 2014, maior índice de clorofila a foi obtido para o híbrido Hyola 61 e menor índice para o híbrido Hyola 571CL. Quando comparadas as médias entre os anos, observa-se que o híbrido Hyola 571CL não apresentou diferenças, enquanto que o Hyola 61 e o Hyola 555TT apresentaram maiores valores em 2014.

Para os índices de clorofila b , não foi constatada interação, nem efeito isolado dos fatores safras e híbridos (Tabela 2). O índice de clorofila total e relação clorofila a/b foi maior no ano de 2014, na média dos híbridos. Para a média das safras, houve diferenças entre os híbridos para o índice de clorofila total, sendo este valor maior para o Hyola 61, que não diferiu do Hyola 555TT.

Tabela 2 – Índices de clorofila *a*, *b* e total e relação clorofila *a/b*, durante o estádio fenológico G2, e fluorescência total da clorofila *a* e rendimento quântico do fotossistema II, durante os estádios fenológicos G2 e G4, de plantas de canola dos híbridos Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61, nas safras 2013 e 2014. Passo Fundo, RS, 2014

Clorofila <i>a</i> (índice de clorofila Falker)					
Híbridos	2013		2014		Média
Hyola 555TT	36,92	aB	40,34	bA	38,63
Hyola 571CL	37,65	aA	38,95	cA	38,30
Hyola 61	37,75	aB	42,47	aA	40,11
Média	37,44	B	40,58	A	39,01
Clorofila <i>b</i> (índice de clorofila Falker)					
Híbridos	2013		2014		Média
Hyola 555TT	16,05	ns	15,04	ns	15,55
Hyola 571CL	15,14	ns	14,53	ns	14,84
Hyola 61	16,54	ns	15,68	ns	16,11
Média	15,91	NS	15,09	NS	15,50
Clorofila total (índice de clorofila Falker)					
Híbridos	2013		2014		Média
Hyola 555TT	52,98	ns	55,38	ns	54,18
Hyola 571CL	52,79	ns	53,48	ns	53,14
Hyola 61	54,29	ns	58,15	ns	56,22
Média	53,36	B	55,67	A	54,51
Clorofila <i>a/b</i> (índice de clorofila Falker)					
Híbridos	2013		2014		Média
Hyola 555TT	2,32	ns	2,68	ns	2,50
Hyola 571CL	2,49	ns	2,69	ns	2,59
Hyola 61	2,29	ns	2,71	ns	2,50
Média	2,36	B	2,69	A	2,53
Fluorescência total – estádio fenológico G2					
Híbridos	2013		2014		Média
Hyola 555TT	3901,37	aA	4137,88	aA	4019,62
Hyola 571CL	3004,55	cB	3575,56	bA	3290,06
Hyola 61	3355,42	bA	3510,96	bA	3433,19
Média	3420,45	B	3741,47	A	3580,96
Rendimento quântico (mmol CO ₂ .mmol ⁻¹ fôton) – estádio fenológico G2					
Híbridos	2013		2014		Média
Hyola 555TT	0,61	ns	0,59	ns	0,60
Hyola 571CL	0,73	ns	0,67	ns	0,70
Hyola 61	0,64	ns	0,66	ns	0,65
Média	0,66	NS	0,64	NS	0,65
Fluorescência total – estádio fenológico G4					
Híbridos	2013		2014		Média
Hyola 555TT	4356,00	ns	4746,48	ns	4551,24
Hyola 571CL	3363,76	ns	3567,75	ns	3465,76
Hyola 61	3367,18	ns	3852,76	ns	3609,97
Média	3695,65	B	4055,66	A	3875,66
Rendimento quântico (mmol CO ₂ .mmol ⁻¹ fôton) – estádio fenológico G4					
Híbridos	2013		2014		Média
Hyola 555TT	0,67	ns	0,64	ns	0,66
Hyola 571CL	0,77	ns	0,72	ns	0,74
Hyola 61	0,74	ns	0,69	ns	0,71
Média	0,73	A	0,68	B	0,70

*Médias seguidas de letras minúsculas iguais nas colunas e letras maiúsculas iguais nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Em 2013, a relação clorofila *a/b* variou de 2,32 a 2,49 e, em 2014, os valores foram maiores, variando de 2,68 a 2,71. Esse aumento na relação entre as clorofilas *a* e *b* é reflexo do aumento no índice de clorofila *a* observada para os híbridos Hyola 555TT e Hyola 61 no ano de 2014. Maior índice de clorofila *a* leva a um aumento na relação entre as clorofilas *a* e *b*.

A avaliação do teor de clorofilas nas folhas é fundamental para estimar o potencial fotossintético das plantas, pois as clorofilas são responsáveis pela absorção e transferência de energia luminosa (REGO; POSSAMAI, 2006). A clorofila *a* absorve fortemente na faixa de 400 a 450 nm, enquanto a clorofila *b* absorve fortemente entre 450 e 480 nm, dessa forma, ambas se complementam, melhorando a absorção da energia luminosa no ambiente em que se encontram (GROSS, 1991; TAIZ; ZEIGER, 2013).

As plantas possuem a habilidade de se aclimatar e se adaptar a mudanças na qualidade de luz incidente, dessa forma, plantas de sombra apresentam maiores teores de clorofila *b* que plantas cultivadas no sol (GROSS, 1991). A proporção entre clorofila *a* e *b* varia conforme a condição de crescimento, fatores ambientais, etapa no ciclo de vida da planta e espécie vegetal, mas geralmente situa-se em torno de 3:1, embora razões entre 2,5 e 4,0 já foram relatadas (BORRMAN, 2009).

As safras 2013 e 2014 foram bastante diferentes entre si quando se refere às condições meteorológicas (Figura 2). A emergência das plântulas se deu nos dias 27/04/2013 e 07/05/2014 e a maturação fisiológica ocorreu aproximadamente nos dias 06/10/2013 e 24/09/2014. Assim, observa-se que, em geral, no ano de 2013, as temperaturas mínimas foram menores e houve menor precipitação pluvial durante o ciclo da cultura. A acentuada diferença nas condições meteorológicas entre as safras possivelmente é a causa das alterações nos índices de clorofila observados nos anos de 2013 e 2014.

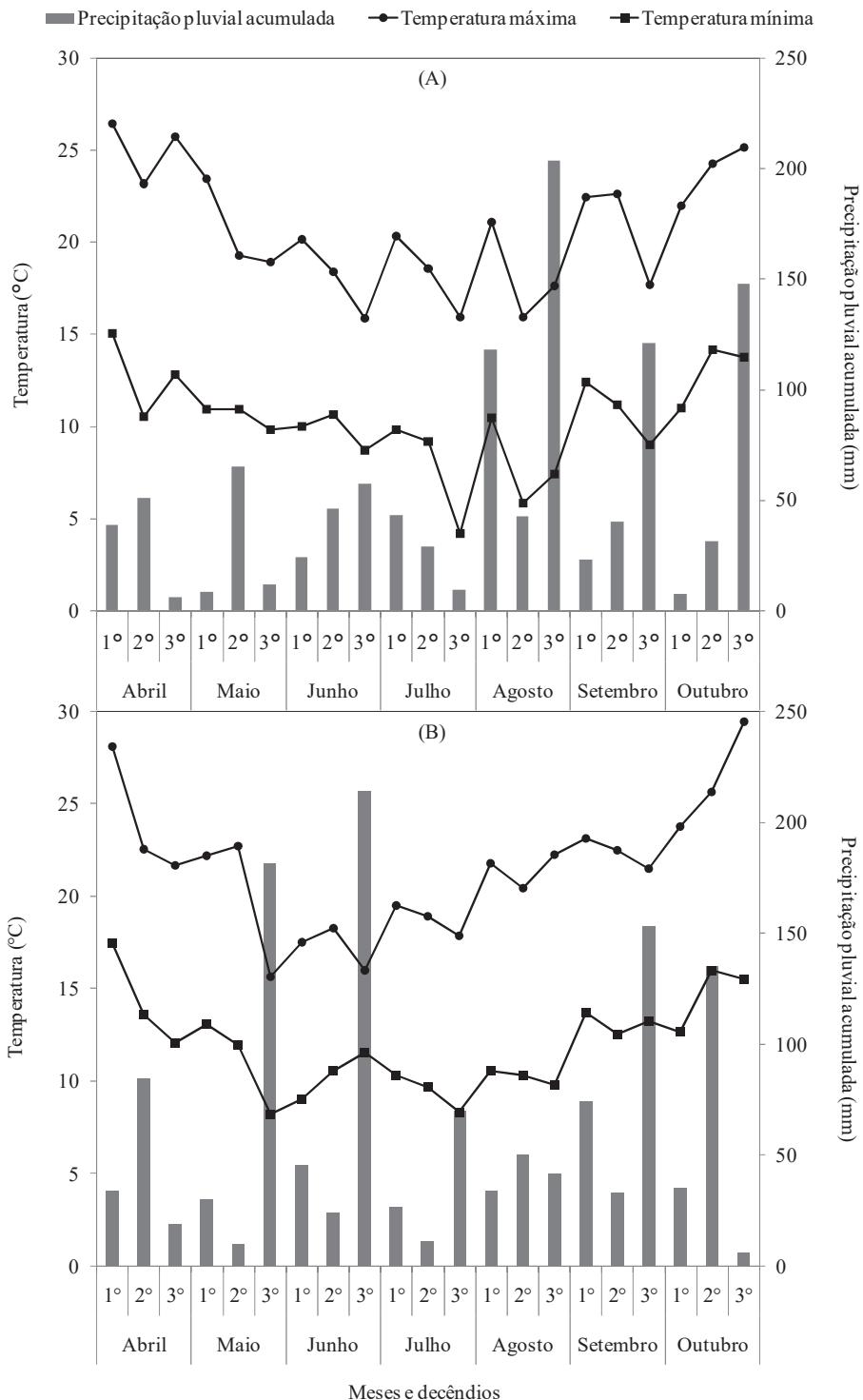


Figura 2 – Temperatura média máxima (°C), temperatura média mínima (°C) e precipitação pluvial acumulada (mm) em cada decêndio dos meses de abril a outubro dos anos de 2013 (A) e 2014 (B).

Fonte: Embrapa Trigo (2016a).

Houve interação entre os fatores para a F_t , no estádio G2 (Tabela 2). O híbrido Hyola 571CL apresentou acréscimo na F_t para o ano de 2014, diferindo do valor observado em 2013. Apesar disso, é o híbrido que apresentou menor valor de fluorescência durante o ano de 2013. Em 2014, o menor valor de F_t foi do Hyola 61, não diferindo do Hyola 571CL.

Nos dois anos de avaliação, foram encontrados maiores valores de fluorescência total da clorofila *a* e menores valores de rendimento quântico para o híbrido Hyola 555TT, em ambos os estádios de avaliação – G2 e G4 (Tabela 2). Considerando a média dos anos, os valores de F_t para o híbrido Hyola 555TT foram superiores de 17,1 a 31,3% e os valores de Q_y inferiores de 7,0 a 14,3%, dependendo do estádio de avaliação e do híbrido tomado para comparação.

O aparelho fotossintético das plantas é muito sensível a estresses ambientais e pequenas alterações na sua estrutura e funcionamento podem ser detectadas através da fluorescência da clorofila *a* (YUSUF et al., 2010). A fluorescência da clorofila *a* representa a dissipação de energia por emissão de luz fluorescente, com comprimento de onda situado na região do vermelho, independentemente de qual comprimento de onda tenha excitado as moléculas (KERBAUY, 2013).

Valores normais de rendimento quântico situam-se entre 0,70 e 0,83, enquanto valores menores que 0,60 representam situações de estresse nas plantas (RITCHIE, 2006). O híbrido Hyola 555TT apresentou valores de Q_y próximos de 0,60, enquanto os demais apresentaram valores superiores. Em plantas resistentes a triazinas, além de não ocorrer a ligação da atrazina com a proteína D1, também ocorre um decréscimo na ligação da plastoquinona à proteína, reduzindo a taxa de transporte de elétrons entre a quinona A e a quinona B (SUNDBY et al., 1993). Por consequência, isso ocasiona menor dissipação fotoquímica da energia absorvida, fazendo com que as plantas resistentes a triazinas tenham menor capacidade em lidar com o excesso de energia luminosa (RENSEN; VREDENBERG, 2011).

No presente experimento, as plantas foram cultivadas no campo, ou seja, com alta intensidade luminosa. A maior fluorescência da clorofila *a* e o menor rendimento

quântico do fotossistema II do híbrido resistente a triazinas vão ao encontro dos resultados e constatações feitas por outros pesquisadores, indicando menor potencial fotossintético desse material em relação aos demais utilizados.

Uma relação inversa entre a fluorescência da clorofila *a* e o rendimento quântico do fotossistema II, conforme ocorreu no presente trabalho, é esperada em função de tais processos serem complementares. A energia luminosa absorvida pelas plantas pode ter como destino final a etapa fotoquímica (redução de NADPH e formação de ATP), a emissão de fluorescência pelas clorofilas, transferência da energia entre as clorofilas ou perda de energia na forma de calor (TAIZ; ZEIGER, 2013). Um aumento na emissão de fluorescência e, portanto, decréscimo no rendimento quântico efetivo, caracteriza uma diminuição da capacidade fotossintética total da planta (BLOCH et al., 2006).

Durante a safra 2013, somente houve diferenças entre os híbridos de canola avaliados quanto à _{satR}, durante o estádio G4, em que o híbrido Hyola 555TT apresentou o maior valor, diferindo dos demais (Tabela 3). A _{satR} foi 48,3 e 33,6% maior para o híbrido Hyola 555TT em relação ao Hyola 571CL e ao Hyola 61, respectivamente.

Na safra 2014, para ambos os estádios avaliados, houve significância para as variáveis _{dResp}, _{compR} e _{satR} (Tabela 3). Durante o estádio G2, o híbrido Hyola 571CL apresentou maior _{dResp} e menor _{compR}, diferindo do Hyola 61, e menor _{satR}, diferindo dos demais. Para o Hyola 571CL, a _{dResp} foi 26,7% superior que a do Hyola 61 e a _{compR} e a _{satR} foram, respectivamente, 25,1 e 14,5% inferiores aos valores obtidos para o Hyola 61. No estádio G4, safra 2014, os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61 apresentaram maiores valores de _{dResp} e menores valores de _{compR} e _{satR}, diferindo do Hyola 555TT (Tabela 3).

Tabela 3 – Taxa de respiração, radiações de compensação e de saturação luminosa e assimilação máxima de carbono em canola dos híbridos Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61 durante os estádios fenológicos G2 e G4, nas safras 2013 e 2014. Passo Fundo, RS, 2014

Safra 2013 – estádio fenológico G2							
Híbridos	dResp ¹	compR ²	satR ³		A _{max} ⁴		
Hyola 555TT	-0,95	ns*	32,17	ns	1592,56	ns	21,31
Hyola 571CL	-0,65		18,18		1087,69		19,73
Hyola 61	-1,20		33,32		1236,95		20,06
C.V. ⁵ (%)	52,99		53,16		25,84		15,74
Safra 2013 – estádio fenológico G4							
Híbridos	dResp	compR	satR		A _{max}		
Hyola 555TT	-0,62	ns	22,72	ns	1191,69	a	15,80
Hyola 571CL	-0,56		19,18		803,45	b	13,10
Hyola 61	-0,76		24,45		891,67	b	14,29
C.V. (%)	36,10		41,26		7,96		15,30
Safra 2014 – estádio fenológico G2							
Híbridos	dResp	compR	satR		A _{max}		
Hyola 555TT	-3,42	ab	95,86	ab	1412,54	a	26,17
Hyola 571CL	-3,07	a	78,88	b	1207,90	b	26,41
Hyola 61	-4,19	b	105,37	a	1412,54	a	27,90
C.V. (%)	12,59		12,02		6,38		7,30
Safra 2014 – estádio fenológico G4							
Híbridos	dResp	compR	satR		A _{max}		
Hyola 555TT	-2,34	b	70,05	a	647,76	a	23,40
Hyola 571CL	-1,70	a	48,58	b	452,11	b	21,91
Hyola 61	-1,69	a	46,48	b	457,03	b	22,69
C.V. (%)	12,31		11,12		12,92		4,86

¹dResp: taxa de respiração ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); ²compR: radiação de compensação ($\mu\text{mol fótons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); ³satR: radiação de saturação ($\mu\text{mol fótons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); ⁴A_{max}: assimilação máxima de carbono ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); ⁵C.V.: coeficiente de variação. *Médias seguidas de letras minúsculas iguais nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). ns:não significativo.

A respiração é um processo redox em que a planta absorve oxigênio e libera dióxido de carbono e é afetado pelas condições de temperatura, umidade, oxigênio e dióxido de carbono presentes no ambiente (TAN; ZHOU; REN, 2013). A respiração celular é essencial à planta porque fornece energia e substratos para processos bioquímicos de manutenção e formação de estruturas, no entanto, as perdas decorrentes da respiração ao longo do período de crescimento determinam a produtividade das plantas (KERBAUY, 2013). Maior taxa respiratória pode ser considerada um ponto negativo devido ao consumo de carbono pela planta (CHAVARRIA et al., 2012).

Maiores valores de dResp (menor taxa respiratória) contribuem significativamente para a diminuição da compR e representam uma adaptação básica para

que as plantas, em ambientes sombreados, consigam sobreviver (NASCIMENTO, 2009). Plantas que se desenvolvem sob baixa irradiância devem ser capazes de capturar a energia luminosa disponível e convertê-la em energia química de forma mais eficiente possível e manter o custo energético de produção e manutenção do aparelho fotossintético o mais baixo possível, portanto, devem apresentar maior eficiência respiratória (COSTA, 1996).

Na safra 2014, com elevada precipitação pluviométrica nos estádios iniciais da cultura, é possível inferir que o híbrido Hyola 571CL apresenta maior adaptação à essa condição ambiental que os demais híbridos. Esse híbrido apresenta menor taxa respiratória e menor radiação de compensação e de saturação luminosa, em ambos os estádios avaliados, na safra 2014. Embora não apresente diferenças para a d_{Resp} e compR em relação ao Hyola 555TT, no estádio G2, e ao Hyola 61, no estádio G4, o híbrido Hyola 571CL manteve-se mais constante que os demais nas épocas avaliadas.

O ponto de compensação de luz ocorre quando há um exato equilíbrio entre absorção fotossintética e liberação de CO₂, sendo que o fluxo fotônico em que as folhas alcançam o ponto de compensação luminosa varia conforme a espécie e as condições de desenvolvimento. Para plantas que crescem sob luz solar plena, os pontos de compensação de luz variam de 10 a 20 μmol fóton.m⁻².s⁻¹ (TAIZ; ZEIGER, 2013).

No presente trabalho, a compR variou de 18,18 a 33,32 μmol fóton.m⁻².s⁻¹, na safra 2013, e de 46,48 a 105,37 μmol fóton.m⁻².s⁻¹, na safra 2014. Os valores mais elevados de compR na safra 2014 devem-se à curva de densidade fotônica utilizada, em que os valores iniciais foram de 0 e 500 μmol fóton.m⁻².s⁻¹, enquanto em 2013 esses valores foram de 0 e 250 μmol fóton.m⁻².s⁻¹. Na densidade de 500 μmol fóton.m⁻².s⁻¹ possivelmente já havia uma inflexão na curva e, como a variável compR foi estimada através de equação linear dos primeiros pontos da curva de luz, seus valores foram superestimados. Uma resposta supostamente linear de A_L em relação à DFFFA pode ser observada até uma irradiância de 200 μmol fóton.m⁻².s⁻¹ (LOBO et al., 2013).

Os valores de satR variaram de 1087,69 a 1592,56 μmol fóton.m⁻².s⁻¹ no estádio G2 e de 452,11 a 1191,69 μmol fóton.m⁻².s⁻¹ no estádio G4. Tochetto et al. (2014) constataram que o ponto de saturação luminosa para cinco híbridos de canola, em

condições de campo, não foi atingido mesmo em DFFFA de 1500 $\mu\text{mol fóton.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, diferentemente do padrão de resposta esperado para plantas com metabolismo fotossintético C3, em que esse valor fica próximo à um terço da radiação solar incidente no ambiente. Considerando a safra 2013, em que as condições foram mais propícias ao crescimento e desenvolvimento da canola, os valores de satR , no estádio G2, foram bastante elevados, corroborando os resultados obtidos por Tochetto et al. (2014).

O híbrido Hyola 571CL apresentou, em todas as safras e épocas avaliadas, os menores valores absolutos de satR . Em 2013 e 2014, no estádio G4, a satR do Hyola 571CL não diferiu do Hyola 61 e, em 2014, no estádio G2, diferiu dos demais híbridos. Esses resultados indicam que as folhas do híbrido Hyola 571CL e, em menor escala, do híbrido Hyola 61, apresentam maior capacidade de aclimatação ao sombreamento.

No estádio G4 ocorre maior sombreamento das folhas pelas siliquas, de modo que a aclimatação das folhas a tal condição proporciona maior eficiência fotossintética para a planta. Já, em 2014, o sombreamento foi devido a menor radiação solar incidente no topo do dossel da cultura e menor insolação. A densidade fotônica em que ocorre a saturação luminosa em plantas cultivadas em ambientes mais sombreados é substancialmente mais baixa daquela das plantas cultivadas a pleno sol (NASCIMENTO, 2009).

A A_{\max} variou de 13,10 a 27,90 $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, sendo que em cada safra avaliada, os menores valores foram observados no estádio G4. O estádio G4 ocorre quando as dez primeiras siliquas começam a madurar, havendo o sombreamento das folhas pelas estruturas reprodutivas, reduzindo a taxa fotossintética e aumentando a senescência e morte de folhas (EDWARDS; HERTEL, 2011).

Conforme já citado, as condições meteorológicas foram bastante distintas entre as safras avaliadas, sendo que a elevada precipitação pluviométrica ocorrida na safra 2014, principalmente nos estádios iniciais da cultura, prejudicou seu crescimento e desenvolvimento.

O ano de 2013, durante os meses de cultivo da canola, foi caracterizado por temperaturas mínimas mais baixas e menor precipitação acumulada que em 2014

(Figura 2A e 2B) (EMBRAPA TRIGO, 2016a). Observa-se que em 2013, maiores acumulados de precipitação ocorreram no primeiro e terceiro decêndio de agosto e no terceiro decêndio de setembro (Figura 2A). Já, em 2014, observam-se acumulados de chuva acima de 150 mm no terceiro decêndio de maio e de junho (Figura 2B). Dessa forma, o crescimento e desenvolvimento inicial da canola foram prejudicados na safra 2014, devido ao excesso de chuvas.

Observa-se que, para o ano de 2014, nos meses de maio, junho e setembro, a precipitação acumulada (222,1; 284,4; 261,2 mm, respectivamente) foi superior às normais climatológicas para o município de Passo Fundo (114,3; 133,6; 197,7 mm, respectivamente) (EMBRAPA TRIGO, 2016b). Em 2013, durante o período de cultivo da canola, somente houve precipitação acumulada superior à normal climatológica para o mês de agosto, com 364,3 mm, enquanto a normal climatológica é de 187,8 mm (EMBRAPA TRIGO, 2016b). No entanto, as plantas de canola nesse período já estavam em fase de enchimento de grãos, não tendo prejudicado o seu crescimento vegetativo, o que ocorreu no ano de 2014, em que as chuvas foram mais precoces.

Com relação ao crescimento vegetativo e rendimento, houve interação entre os fatores para as variáveis IAF, MMG e RG e, para as demais variáveis, houve efeito isolado dos fatores (Tabela 4). Somente houve diferença entre os híbridos para o IAF na safra 2014, sendo que o híbrido Hyola 61 apresentou o maior valor, diferindo das demais. Não ocorreu diferença no IAF entre as safras avaliadas para os híbridos Hyola 555TT e Hyola 61, no entanto, o híbrido Hyola 571CL apresentou redução significativa para essa variável em 2014, comparativamente a 2013.

Tabela 4 – Número de folhas, área foliar unitária, área foliar total, índice de área foliar, estatura de plantas, massa de mil grãos e rendimento de grãos de canola dos híbridos Hyola 555TT, Hyola 571CL e Hyola 61, nas safras 2013 e 2014. Passo Fundo, RS, 2014

Número de folhas (unidades)					
Híbridos	2013	2014		Média	
Hyola 555TT	27,30	ns	46,35	ns	36,83
Hyola 571CL	24,00	ns	34,03	ns	29,01
Hyola 61	19,95	ns	27,08	ns	23,51
Média	23,75	B	35,82	A	29,78
Área foliar unitária (cm^2)					
Híbridos	2013	2014		Média	
Hyola 555TT	69,78	ns	8,35	ns	39,07
Hyola 571CL	65,74	ns	11,01	ns	38,38
Hyola 61	132,52	ns	38,43	ns	85,48
Média	89,35	A	19,27	B	54,31
Área foliar total (cm^2)					
Híbridos	2013	2014		Média	
Hyola 555TT	1893,09	ns	398,61	ns	1145,85
Hyola 571CL	1513,40	ns	364,70	ns	939,05
Hyola 61	2492,46	ns	1008,62	ns	1750,54
Média	1966,32	A	590,64	B	1278,48
Índice de área foliar					
Híbridos	2013	2014		Média	
Hyola 555TT	1,89	aA	1,12	bA	1,50
Hyola 571CL	1,97	aA	0,98	bB	1,48
Hyola 61	2,49	aA	2,82	aA	2,66
Média	2,12	A	1,64	B	1,88
Estatura (cm)					
Híbridos	2013	2014		Média	
Hyola 555TT	125,00	ns	92,93	ns	108,96
Hyola 571CL	143,75	ns	109,90	ns	126,83
Hyola 61	131,25	ns	102,95	ns	117,10
Média	133,33	A	101,93	B	117,63
Massa de mil grãos (g)					
Híbrido	2013	2014		Média	
Hyola 555TT	3,81	aA	2,81	bB	3,31
Hyola 571CL	3,87	aA	3,31	aA	3,59
Hyola 61	3,53	aA	2,57	bB	3,05
Média	3,74	A	2,90	B	
Rendimento de grãos (kg.ha^{-1})					
Híbrido	2013	2014		Média	
Hyola 555TT	1810,66	aA	1446,69	aB	1628,68
Hyola 571CL	1832,72	aA	1363,05	aA	1597,88
Hyola 61	1670,04	aA	1278,49	aB	1474,26
Média	1771,14	A	1362,75	B	

*Médias seguidas de letras minúsculas iguais nas colunas e letras maiúsculas iguais nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

O IAF variou de 1,89 a 2,49 em 2013 e de 0,98 a 2,82 em 2014, o que pode ser considerado baixo para interceptação de radiação solar. Um IAF de quatro é necessário para que o dossel da cultura seja capaz de interceptar 90% da radiação solar incidente (CANOLA COUNCIL OF CANADA, 2003). Valores de IAF de 1,48 a 5,73 foram

encontrados para plantas de canola do híbrido Hyola 61, em trabalho avaliando espaçamento e densidade de plantas (CHAVARRIA et al., 2011). Em experimento realizado no município de Passo Fundo, RS, avaliando diferentes híbridos no campo, na safra 2014, foram encontrados valores de IAF de 1,99 a 3,17 (MATTIONI, 2015).

O NF foi maior para o híbrido Hyola 555TT, não diferindo do Hyola 571CL, na média das safras (Tabela 4). Comparando-se as safras, na média dos híbridos, constatou-se maior NF no ano de 2014, com uma média de 36 folhas, enquanto que em 2013 esse valor foi próximo de 24. As variáveis AFU e AFT tiveram resultados semelhantes, em que na comparação entre os híbridos, maiores valores absolutos foram observados para o Hyola 61, diferindo das demais (Tabela 4). Na comparação entre as safras, maiores valores para essas variáveis foram obtidos em 2013.

Houve interação entre os fatores para a MMG e RG (Tabela 4). Para os híbridos Hyola 555TT e Hyola 61, a MMG foi menor no ano de 2014, enquanto que para o Hyola 571CL não houve diferenças entre as safras. Na safra 2013 não houve diferenças entre os híbridos para a MMG, porém, em 2014, o híbrido Hyola 571CL apresentou o maior valor, diferindo das demais.

Os valores de MMG tiveram média de 3,74 g em 2013 e variaram de 2,57 a 3,31 g, em 2014 (Tabela 4). Em trabalho realizado avaliando anos de cultivo e genótipos, a MMG variou de 3,5 a 4,0 g no ano de 2008, para os híbridos Hyola 61 e Hyola 432, respectivamente, enquanto que em 2009, os valores foram de 3,4 e 3,1 g para os mesmos híbridos (KRÜGER et al., 2011). Um decréscimo linear da MMG foi observado com o aumento no espaçamento entre linhas, em experimento realizado em 2012, com o híbrido Hyola 61, tendo sido obtidos os valores de 3,3 e 2,9 g para os espaçamentos de 17 e 68 cm entre linhas, respectivamente (BANDEIRA; CHAVARRIA; TOMM, 2013).

Tanto em 2013 quanto em 2014, não ocorreram diferenças de RG entre os híbridos de canola avaliados (Tabela 4). Foi observada diferença de RG entre as safras avaliadas para os híbridos Hyola 555TT e Hyola 61, em que ambos apresentaram menor RG na safra 2014. Já, o Hyola 571CL não apresentou diferenças de RG entre as safras

avaliadas, apesar do valor absoluto de RG em 2014 ter sido 25,6% inferior ao encontrado para a safra 2013.

Em trabalho conduzido no município de Xanxerê, SC, utilizando cinco híbridos de canola, o híbrido Hyola 60 teve maior produtividade que os demais (1898 kg.ha^{-1}), não diferindo do Hyola 61 (1650 kg.ha^{-1}) (LUZ et al., 2013). Em termos absolutos, no presente trabalho, o híbrido Hyola 61 foi o que apresentou o menor RG, entretanto, é importante ressaltar que os demais genótipos testados são diferentes daqueles utilizados por Luz et al. (2013). Além disso, sabe-se que o ambiente exerce influência sobre o desempenho dos genótipos. Krüger et al. (2011) constataram que os efeitos proporcionados pelo ano de cultivo influenciam mais a produção e os componentes da produtividade de grãos do que o potencial genético da cultivar e a densidade de plantas.

Foi encontrada relação linear entre o espaçamento entre linhas e produtividade de grãos de canola, em experimento realizado em 2011, em Passo Fundo, RS (BANDEIRA; CHAVARRIA; TOMM, 2013). Conforme os autores, no espaçamento de 17 cm entre linhas a produtividade foi de $1041,32 \text{ kg.ha}^{-1}$ e, no de 68 cm, foi de $576,75 \text{ kg.ha}^{-1}$, ou seja, a produtividade decresceu linearmente com o aumento no espaçamento entre linhas adotado.

No presente trabalho, o RG variou de 1670,04 a 1832,72 kg.ha^{-1} em 2013 e, de 1278,49 a 1446,69 kg.ha^{-1} , em 2014 (Tabela 4). A redução de produtividade em 2014, comparativamente a 2013, deve-se às condições meteorológicas observadas durante o cultivo da canola, principalmente o excesso de chuvas no desenvolvimento vegetativo e antes da colheita, ocasionando abertura das siliquas e perda acentuada de grãos. No RS, a produtividade média de canola foi de 1587 kg.ha^{-1} em 2013 e de somente 720 kg.ha^{-1} em 2014 (CONAB, 2016b).

7.5 Conclusões

O híbrido Hyola 555TT apresenta maior dissipação de energia através da fluorescência da clorofila *a* e menor rendimento quântico do fotossistema II em relação aos demais híbridos avaliados.

Sob condição de alta precipitação pluviométrica durante o ciclo da cultura da canola, o híbrido Hyola 571CL, durante o estádio fenológico G2, e os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, durante o estádio fenológico G4, apresentam menor taxa respiratória, radiação de compensação e radiação de saturação luminosa.

O híbrido Hyola 61 possui menor número de folhas, no entanto, maior área foliar unitária e área foliar total que os demais híbridos. O híbrido Hyola 555TT é o que apresenta o maior número de folhas, no entanto, juntamente com o Hyola 571CL, apresenta menor área foliar unitária e área foliar total. O híbrido Hyola 571CL apresenta maior estatura de plantas.

Apesar dos híbridos apresentarem diferenças quanto ao potencial fotossintético e crescimento vegetativo, esses não diferem quanto ao rendimento de grãos nas safras avaliadas.

8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A análise da atividade da enzima acetolactato sintase (ALS) em função da concentração do substrato piruvato comprova que a mutação genética que confere resistência a herbicidas do grupo das imidazolinonas no híbrido Hyola 571CL não causa alterações na funcionalidade da enzima, indicando que este possui a mesma adaptabilidade ecológica que os demais híbridos.

O herbicida imazapique, nas concentrações avaliadas, não reduz a atividade da enzima ALS no híbrido de canola Hyola 571CL, enquanto para os híbridos Hyola 555TT e Hyola 61, a maior concentração (100 µM) de imazapique reduz em 96,5 e 78,5%, respectivamente, a atividade da enzima ALS. O herbicida metsulfurom-metílico, na maior concentração (500 µM), reduz em 76,3; 76,1; e 73,6% a atividade da enzima ALS nos híbridos de canola Hyola 571CL, Hyola 555TT e Hyola 61, respectivamente.

Os híbridos de canola utilizados diferem quanto à alocação de fotoassimilados na planta, em que o Hyola 571CL promove maior alocação para o caule e, o Hyola 61, maior alocação para as folhas. O híbrido Hyola 555TT possui crescimento inicial mais lento que os demais, evidenciado pela menor taxa de crescimento absoluto e menor taxa assimilatória líquida nas primeiras épocas de avaliação. Além disso, na média das épocas de avaliação, esse híbrido apresenta maior área foliar específica e maior relação entre biomassa de parte aérea e de raiz. No entanto, isso não ocasiona diferenças na habilidade competitiva dos híbridos com o nabo, sendo em todos os casos a canola prejudicada e o nabo beneficiado quando em competição.

No híbrido Hyola 555TT, os herbicidas do grupo das triazinas podem ser aplicados sem prejuízos à produção das plantas, embora haja sintomas iniciais de fitotoxicidade e/ou estresse conforme constatado pela avaliação da fluorescência da clorofila *a*.

Em plantas de canola do híbrido Hyola 571CL, a aplicação de herbicidas do grupo das sulfonilureias, no geral, proporcionam maior dissipação de energia pelo

processo de fluorescência da clorofila *a*. No entanto, somente o ingrediente ativo nicossulfurom reduz a taxa assimilatória máxima de carbono em plantas desse híbrido, um dia após a aplicação do herbicida.

Na dose recomendada, o herbicida iodossulfurom-metílico-sódico é o único dentre as sulfonilureias que não ocasiona prejuízos à produção de matéria seca de parte aérea das plantas do híbrido Hyola 571CL, assim como possui poucos efeitos negativos sobre o potencial fotossintético das plantas.

Herbicidas do grupo das imidazolinonas podem ser utilizados em canola do híbrido Hyola 571CL sem que haja prejuízos à fisiologia e à produção de matéria seca de parte aérea das plantas. Apesar de terem ocorrido sintomas de fitotoxicidade pela aplicação de tais herbicidas, esses foram de baixa intensidade e não persistiram ao longo do tempo.

Foi constatado que o uso da atrazina em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, apesar de não ocasionar redução na produção de matéria seca, conforme o ensaio de fitotoxicidade, interfere negativamente na fisiologia das plantas. O herbicida reduz temporariamente a taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas durante a etapa fotoquímica da fotossíntese. No entanto, a utilização do herbicida não inibe de forma permanente as trocas gasosas nas plantas desse híbrido. Os índices de clorofila são aumentados em resposta à aplicação do herbicida em plantas do híbrido Hyola 555TT, incrementando a taxa de assimilatória líquida, aos oito dias após a aplicação.

Em condições de campo, evidencia-se a penalidade da resistência a triazinas no híbrido Hyola 555TT, que apresenta maior dissipação de energia pelo processo de fluorescência da clorofila *a*, ocasionando também menor rendimento quântico do fotossistema II em relação aos demais híbridos.

A elevada precipitação pluviométrica durante o ciclo da cultura da canola, na safra 2014, ocasionou diferenças entre os híbridos quanto às variáveis relacionadas as trocas gasosas. Nessa condição, o híbrido Hyola 571CL, durante o estádio fenológico G2, e os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, durante o estádio fenológico G4,

apresentam menor taxa respiratória, radiação de compensação e radiação de saturação luminosa.

Levando em consideração o crescimento vegetativo, no campo, constata-se que o híbrido Hyola 61 é o mais divergente, possuindo menor número de folhas e maior área foliar unitária e área foliar total que os demais híbridos, semelhante ao que foi observado em casa-de-vegetação. O híbrido Hyola 555TT é o que apresenta o maior número de folhas, no entanto, juntamente com o Hyola 571CL, apresenta menor área foliar unitária e área foliar total. O híbrido Hyola 571CL é o que apresenta maior estatura de plantas.

As diferenças encontradas entre os híbridos quanto ao potencial fotossintético, principalmente para a fluorescência da clorofila *a* e rendimento quântico do fotossistema II, e ao crescimento vegetativo, para a alocação de fotoassimilados e área foliar, não causam reflexos sobre o rendimento de grãos, não havendo diferenças entre os híbridos nas safras avaliadas.

9 CONCLUSÃO GERAL

A mutação genética que ocasiona a resistência a herbicidas do grupo das imidazolinonas no híbrido Hyola 571CL não altera a funcionalidade da enzima acetolactato sintase.

A atividade da enzima acetolactato sintase em canola do híbrido Hyola 571CL não é reduzida pelo herbicida imazapique. A maior concentração (100 µM) de imazapique reduz em 96,5% e 78,5% a atividade da enzima nos híbridos Hyola 555TT e Hyola 61, respectivamente. O herbicida metsulfurom-metílico, na maior concentração (500 µM), reduz em 76,3; 76,1; e 73,6% a atividade da enzima acetolactato sintase nos híbridos de canola Hyola 571CL, Hyola 555TT e Hyola 61, respectivamente.

Ocorre maior alocação de fotoassimilados para o caule no híbrido Hyola 571CL e, para as folhas, no híbrido Hyola 61. O híbrido Hyola 555TT apresenta crescimento inicial mais lento que os demais. A habilidade em competir com o nabo é semelhante entre os híbridos, com prejuízo à cultura e benefício à planta daninha quanto em competição.

Herbicidas triazinas e imidazolinonas não reduzem a produção de matéria seca de plantas de canola dos híbridos Hyola 555TT e Hyola 571CL, respectivamente, apesar de alguns tratamentos causarem sintomas iniciais de fitotoxicidade e/ou prejuízos à fisiologia das plantas. Na dose recomendada, o herbicida iodossulfurom-metílico-sódico é o único dentre as sulfonilureias que não ocasiona prejuízos à produção de matéria seca das plantas do híbrido Hyola 571CL.

A aplicação de atrazina não inibe de forma permanente as trocas gasosas em plantas de canola do híbrido Hyola 555TT, mas reduz temporariamente a taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas, e aumenta os índices de clorofila, incrementando a taxa assimilatória líquida aos oito dias após a aplicação.

Em condições de campo, evidencia-se o menor potencial fotossintético do híbrido Hyola 555TT. O híbrido Hyola 61 apresenta menor número de folhas, porém, maior área foliar unitária e total que os demais e o híbrido Hyola 571CL apresenta maior estatura de plantas.

Sob condição de alta precipitação pluviométrica durante o ciclo da cultura da canola, o híbrido Hyola 571CL, durante o estádio fenológico G2, e os híbridos Hyola 571CL e Hyola 61, durante o estádio fenológico G4, apresentam menor taxa respiratória, radiação de compensação e radiação de saturação luminosa.

Os híbridos apresentam diferenças quanto ao potencial fotossintético e crescimento vegetativo em condições de campo, mas não diferem quanto ao rendimento de grãos nas safras avaliadas.

REFERÊNCIAS

- AGOSTINETTO, D.; FONTANA, L. C.; VARGAS, L.; MARKUS, C.; OLIVEIRA, E. Habilidade competitiva relativa de milhã em convivência com arroz irrigado e soja. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 48, n. 10, p. 1315-1322, 2013.
- AGOSTINETTO, D.; RIGOLI, R. P.; SCHAEDELER, C. E.; TIRONI, S. P.; SANTOS, L. S. Período crítico de competição de plantas daninhas com a cultura do trigo. *Planta Daninha*, v. 26, n. 2, p. 271-278, 2008.
- ANTUNIASSI, U. R. *Conceitos básicos da tecnologia de aplicação de defensivos para a cultura da soja*. Rondonópolis: Fundação Mato Grosso, v. 13, 2009. p. 299-317. (Boletim de Pesquisa de Soja, 2009).
- ARENDONK, J. J. C. M.; POORTER, H. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*, v.17, p.963-970, 1994.
- BAKER, B. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v. 59, p. 89-113, 2008.
- BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, v. 55, p. 1607-1621, 2004.
- BALBINOT Jr., A. A.; FLECK, N. G.; BARBOSA NETO, J. F.; RIZZARDI, M. A. Características de plantas de arroz e a habilidade competitiva com plantas daninhas. *Planta Daninha*, v. 21, n. 2, p. 165-174, 2003.
- BANDEIRA, T. P.; CHAVARRIA, G.; TOMM, G. O. Desempenho agronômico de canola em diferentes espaçamentos entre linhas e densidades de plantas. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.48, n.10, p. 1332-1341, 2013.
- BATTISTI, R.; PILAU, F. G.; SCHWERZ, L.; SOMAVILLA, L.; TOMM, G. O. Dinâmica floral e abortamento de flores em híbridos de canola e mostarda castanha. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.48, n.2, p. 174-181, 2013.

BEGNA, S. H.; HAMILTON, R. I.; DWYER, L. M.; STEWART, D. W.; CLOUTIER, D.; ASSEMAT, L.; FOROUTAN-POUR, K.; SMITH, D. L. Morphology and yield response to weed pressure by corn hybrids differing in canopy architecture. *European Journal of Agronomy*, v. 14, n. 4, p. 293-302, 2001.

BENINCASA, M. M. P. *Análise de crescimento de plantas: noções básicas*. Jaboticabal: Funep, 2003. 41p.

BERTOL, T. M.; MAZZUCO, H. *Farelo de canola: uma alternativa protéica para alimentação de suínos e aves*. Concórdia: Embrapa Suínos e Aves, 1998. 56p. (Documentos, 55).

BIANCHI, M. A.; FLECK, N. G.; LAMEGO, F. P. Proporção entre plantas de soja e plantas competidoras e as relações de interferência mútua. *Ciência Rural*, v.36, n.5, p.1380-1387, 2006.

BLOCH, D.; HOFFMANN, C. M.; MÄRLÄNDER, B. Impact of water supply on photosynthesis, water use and carbon isotope discrimination of sugar beet genotypes. *European Journal of Agronomy*, v.24, p.218-225, 2006.

BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; OQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, E. G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, v. 3, p. 497–514, 1989.

BORRMANN, D. *Efeito do déficit hídrico em características químicas e bioquímicas da soja e na degradação da clorofila, com ênfase na formação de metabólitos incolores*. 2009. 107 f. Tese (Doutorado em Ciência dos Alimentos) – Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the qualification of microgram quantities of protein utlizy the principle of protein dye binding. *Analytical Biochemistry*, v. 72, n. 1-2, p. 248-254. 1976.

BRIGHENTI, A. M.; OLIVEIRA, M. F. Biologia de plantas daninhas. In: OLIVEIRA JUNIOR, R. S.; CONSTANTIN, J.; INOUE, M. H. *Biologia e manejo de plantas daninhas*, 2011. Cap. 1, p. 1-36.

CALEGARI, A. *Plantas para adubação verde de inverno no sudoeste do Paraná*. Londrina: Iapar, 1990. 37p. (Boletim Técnico, 35).

CANADIAN FOOD INSPECTION AGENCY. *Determination of environmental safety of Pioneer Hi-Bred International Inc.'s imidazolinone-tolerant canola*. 1995. (Decision Document DD95-03). Disponível em: <<http://www.inspection.gc.ca/english/plaveg/bio/dd/dd9503e.shtml>>. Acesso em: 21 maio 2015.

CANOLA COUNCIL OF CANADA. *Canola Grower's Manual*. Chapter 3: Growth Stages. [2003?]. Disponível em: <<http://www.canolacouncil.org/crop-production/canola-grower's-manual-contents/>>. Acesso em: 10 abr. 2016.

_____. *Canola*. Winnipeg, [2013?]. 26p. Disponível em: <http://www.canolacouncil.org/media/533615/long-term%20strategy_v8_LR.pdf>. Acesso em: 21 jan. 2014.

CARVALHO, S. J. P.; MOREIRA, M. S.; NICOLAI, M.; LOPEZ-OVEJERO, R. F.; CHRISTOFFOLETI, P. J.; MEDEIROS, D. Crescimento e desenvolvimento da planta daninha capim-camalote. *Bragantia*, v.64, n. 4, p.591-600, 2005.

CHANG, A. K.; DUGGLEBY, R. G. Expression, purification and characterization of *Arabidopsis thaliana* acetohydroxyacid synthase. *Biochemical Journal*, v. 327, p. 161-169, 1997.

CHANNAPPAGOUDAR, B. B.; KOTI, R. V.; BIRADAR, N. R.; BHARMAGOUDAR, T. D. Influence of herbicides on growth parameters and yield in radish. *Journal of Agricultural Sciences*, v. 20, n. 4, p. 710-714, 2007.

CHAVARRIA, G.; SANTOS, H. P.; CASTRO, L. A. S.; MARODINS, G. A. B.; BERGAMASCHI, H. Anatomy, chlorophyll content and photosynthetic potential in grapevine leaves under plastic cover. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 34, n. 3, p. 661-668, 2012.

CHAVARRIA, G.; TOMM, G. O.; MULLER, A.; MENDONÇA, H. F.; MELLO, N.; BETTO, M. S. Índice de área foliar em canola cultivada sob variações de espaçamento e de densidade de semeadura. *Ciência Rural*, v.41, n.12, p.2084-2089, 2011.

CHEUNG, W. Y.; CÔTÉ, J.; BENOIT, D. L.; LANDRY, B. S. A rapid assay for chloroplast-encoded triazine resistance in higher plants. *Plant Molecular Biology Reporter*, v. 11, n. 2, p. 142-155, 1993.

CHIPMAN, D.; BARAK, Z.; SCHLOSS, J. V. Biosynthesis of 2-Aceto-2-Hydroxy Acid, Acetolactate Synthases and Acetohydroxyacid Synthases. *Biochimica et Biophysica Acta – Protein Structure and Molecular Enzymology*, v. 1385, n. 2, p. 401-419, 1998.

CHRISTOFFOLETI, P. J. Resistência de plantas daninhas aos herbicidas. In: SIMPÓSIO SOBRE HERBICIDAS E PLANTAS DANINHAS, 1., 1997, Dourados, MS. *Palestras...* Dourados: Embrapa, 1997. p. 75-94.

COMISSÃO DE QUÍMICA E FERTILIDADE DO SOLO – CQFS RS/SC. *Manual de adubação e calagem para os Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina*. Porto Alegre, SBCS, 2004. 400p.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO – CONAB. *Acompanhamento da safra brasileira de grãos – safra 2015/16*, v. 3, n. 10, Brasília: Conab, 2016a. 174p. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>>. Acesso em: 30 jul. 2016.

_____. *Séries históricas – canola*. Brasília: Conab, 2016b. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>>. Acesso em: 25 maio 2016.

_____. *Acompanhamento da safra brasileira de grãos – safra 2015/16*, v. 3, n. 9, Brasília: Conab, 2016c. 174p. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>>. Acesso em: 10 jul. 2016.

CONCENÇO, G.; STAUT, L. A.; CORREIA, I. V. T.; VIEIRA, L. C. Y.; SILVA, C. J. Crescimento de crambe na presença ou ausência de competição interespecífica. *Revista Ceres*, v. 62, n. 5, p. 460-468, 2015.

COPPING, L. G.; DAVIS, D. E.; PILLAI, C. G. P. Growth regulator-like activity of atrazine and ametryne. *Weed Science*, v. 20, p. 274–281, 1972.

CORDEIRO, L. A. M.; REIS, M. S.; ALVARENGA, E. M. *A cultura da canola*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1999. 50p.

COSTA, C.; CASTOLDI, F. L. *CoStat: um programa para quem pensa que não gosta de estatística*. Passo Fundo: Universidade de Passo Fundo, 2009. 384p.

COSTA, L. C. B. *Trocas gasosas, atividade da redutase do nitrato, composição química e estrutura anatômica em plantas de Theobroma cacao submetidas a diferentes irradiações e doses de nitrogênio*. 1996. 88 f. Dissertação (Mestrado em Biologia/Botânica) – Universidade Federal da Bahia, Salvador, 1996.

COUSENS, R. Aspects of the design and interpretation of competition (interference) experiments. *Weed Technology*, v. 5, n. 3, p.664-673, 1991.

COUSENS, R.; O'NEILL, M. Density dependence of replacement series experiments. *Oikos*, v.66, n.2, p.347-352, 1993.

CRUZ, S. J. S. *Características morfofisiológicas de plantas e produtividade de milho.* 2013. 60 f. Tese (Doutorado em Agronomia) – Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2013.

CURWIEL, V. B.; SCHANSKER, G.; VOS, O. J.; RENSEN, J. J. S. Comparison of photosynthetic activities in triazine-resistant and susceptible biotypes of *Chenopodium album*. *Zeitschrift für Naturforschung*, v. 48, p. 278–282, 1993.

DALMAGO, G. A.; FOCHESSATTO, E.; KOVALESKI, S.; TAZZO, I. F.; BOLIS, L. M.; CUNHA, G. R.; NIED, A. H.; BERGAMASCHI, H.; SANTI, A. Filocrono e número de folhas da canola em diferentes condições ambientais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 48, n. 6, p. 573-581. 2013.

DURIGON, M. R.; CAMERA, A. S.; GRADIN, R. S.; CHAVARRIA, G.; TOMM, G. O. Potencial fotossintético de híbridos de canola. In: SIMPÓSIO LATINO AMERICANO DE CANOLA, 1., 2014, Passo Fundo, RS. *Anais...* Brasília: Embrapa, 2014.

EBERT, E.; DUMFORD, S. W. Effects of triazine herbicides on the physiology of plants. In: GUNTHER, F. A.; GUNTHER, J. D. (Eds.) *Residue Reviews: Residues of pesticides and other contaminants in the total environment.* New York: Springer Science+Business Media, 1976. v. 65, p. 1-98.

EDWARDS, L; HERTEL, K. *Canola growth and development.* 2011. Disponível em: <<http://www.dpi.nsw.gov.au/aboutus/>>. Acesso em: 7 fev. 2015.

ELLSTRAND, N. C.; PRENTICE, H. C.; HANCOCK, J. F. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology Systematic*, v. 30, p. 539-563, 1999.

EMBRAPA TRIGO. *Informações meteorológicas.* 2016a. Disponível em: <<http://www.cnpt.embrapa.br/pesquisa/agromet/app/principal/agromet.php>>. Acesso em: 21 jan. 2016.

_____. *Normais climatológicas (1961-1990).* 2016b. Disponível em: <<http://www.cnpt.embrapa.br/pesquisa/agromet/app/principal/normais.php>>. Acesso em: 16 fev. 2016.

ENDO, M.; SHIMIZU, T.; FUJIMORI, T.; YANAGISAWA, S.; TOKI, S. Herbicide-resistant mutations in acetolactate synthase can reduce feedback inhibition and lead to accumulation of branched-chain amino acids. *Food and Nutrition Sciences*, v. 4, p. 522-528, 2013.

ESCALONA, J. M.; FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiology*, v. 26, 421–433, 1999.

FAO. FAOSTAT. 2008. Disponível em: <<http://faostat.fao.org>>. Acesso em: 10 maio 2016.

FLACH, B.; LIEBERZ, S.; BENDZ, K.; DAHLBACKA, B. *EU-27 Annual biofuels report*. The Hague: USDA, 2011. 37 p. (Global Agricultural Information Network. Report number NL1013). Disponível em: <http://gain.fas.usda.gov/Recent%20GAIN%20Publications/Biofuels%20Annual_The%20Hague_EU-27_6-22-2011.pdf>. Acesso em: 25 out. 2013.

FLECK, N. G. *Princípios do controle de plantas daninhas*. Porto Alegre: UFRGS, 1992. 70p.

FLORA, G.; GLORY, M.; RANI, M. V. Atrazine effect on photosynthesis of *Pistria stratiotes* L. *International Journal of Pharm Tech Research*, v. 5, n. 2, p. 800-803, 2013.

FRIESEN, L. J. S.; POWLES, S. B. Physiological and molecular characterization of atrazine resistance in a wild radish (*Raphanus raphanistrum*) population. *Weed Technology*, v. 21, n. 4, p. 910-914. 2007.

FUERST, E. P.; NORMAN, M. A. Interactions of herbicides with photosynthetic electron transport. *Weed Science*, v. 39, n. 3, p. 458-464, 1991.

GALON, L.; AGAZZI, L. R.; VARGAS, L.; ONEMACHER, F.; BASSO, F. J. M.; PERIN, G. F.; FERNANDES, F. F.; FORTE, C. T.; ROCHA, A. A.; TREVISOL, R.; WINTER, F. L. Competitive ability of canola hybrids with weeds. *Planta Daninha*, v. 33, n. 3, p. 413-423, 2015.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; BAKER, N. R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, v. 990, p. 87-92, 1989.

GIROTTTO, M.; ARALDI, R.; VELINI, E. D.; JASPER, S. P.; GOMES, G. L. G. C.; CARBONARI, C. A. Eficiência fotossintética da cana-de-açúcar após a aplicação dos herbicidas S-metolachlor e atrazine em pós-emergência. *Revista Brasileira de Herbicidas*, v. 9, n. 3, p. 109-116, 2010.

GOODWIN, M. *Three potential sources for increased canola oil production in the Canadian prairies to meet the needs of biodiesel demand.* 2006. Disponível em: <http://www.canolacouncil.org/media/509070/prairies_biodiesel_demand_may_2006.pdf>. Acesso em: 17 jun. 2014.

GRESSEL, J. Molecular biochemistry of resistances that have evolved in the field. In: *Molecular Biology of Weed Control.* London: Taylor and Francis, 2002. p. 122–218.

GROSS, J. *Pigments in vegetables:* chlorophylls and carotenoids. New York: Van Nostrand Reinhold, 1991. 351p.

HART, J. J.; STEMLER, A. High light-induced reduction and low light enhanced recovery of photon yield in triazine-resistant *Brassica napus* L. *Plant Physiology*, v. 94, p. 1301–1307, 1990.

HATTORI, J.; BROWN, D.; MOURAD, G.; LABBE, H.; OUELLET, T.; SUNOHARA, G.; RUTLEDGE, R.; KING, J.; MIKI, B. An acetohydroxy acid synthase mutant reveals a single site involved in multiple herbicide resistance. *Molecular and General Genetics*, v. 246, p. 419–425, 1995.

HOFFMAN, M. L.; BUHLER, D. D. Utilizing Sorghum as functional model of crop-weed competition. I. Establishing a competitive hierarchy. *Weed Science*, v.50, n.4, p.466-472, 2002.

HORTON, P.; RUBAN, A. Molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection. *Journal of Experimental Botany*, v. 56, p. 365–373, 2005.

HUGIE, J. A.; BOLLERO, G. A.; TRANEL, P. J.; RIECHERS, D. E. Defining therate requirements for synergism between mesotrione and atrazine in redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Science*, v. 56, p. 265–270, 2008.

IBGE. Sistema IBGE de Recuperação Automática - SIDRA. 2012. *Pesquisa de orçamentos familiares 2008-2009.* Tabela 2393 - Aquisição alimentar domiciliar per capita anual por grupos, subgrupos e produtos. Disponível em: <<http://www.sidra.ibge.gov.br/bda/tabela/listabl.asp?c=2393&z=t&o=23>>. Acesso em: 20 set. 2013.

IRIARTE, L. B.; VALETTI, O. E. *Cultivo de colza.* 1. ed. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, 2008. 156p.

JANSEN, M. A. K.; PFISTER, K. Conserved kinetics at the reducing side of reaction-center II in photosynthetic organisms; changed kinetics in triazine-resistant weeds. *Zeitschrift für Naturforschung*, v. 45, 441–445, 1990.

JURSINIC, P. A.; MCCARTHY, S. A.; BRICKER, T. M.; STEMLER, A. Characteristics of two atrazine-binding sites that specifically inhibit Photosystem II function. *Biochimica et Biophysica Acta*, v. 1059, p. 312-322, 1991.

KERBAUY, G. B. *Fisiologia vegetal*. 2. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013. 431p.

KOBLÍZEK, M.; KAFTAN, D.; NEDBAL, L. On the relationship between the non-photochemical quenching of the chlorophyll fluorescence and the Photosystem II light harvesting efficiency. A repetitive flash fluorescence induction study. *Photosynthesis Research*, v. 68, p. 141-152, 2001.

KRATO, C.; HARTUNG, K.; PETERSEN, J. Response of imidazolinone-tolerant and -susceptible volunteer oilseed rape (*Brassica napus* L.) to ALS inhibitors and alternative herbicides. *Pest Management Science*, v. 68, p. 1385-1392, 2012.

KRAUSE, G. H.; JAHNS, P. Non-photochemical energy dissipation determined by chlorophyll fluorescence quenching: characterization and function. In: PAPAGEORGIOU, G. C.; GOVINDJEE (ed.). *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Dordrecht: Springer, 2004. p. 463–495.

KRAUSE, G. H.; VERNOTTE, C.; BRIANTAIS, J. M. Photoinduced quenching of chlorophyll fluorescence in intact chloroplasts and algae. Resolution into two components. *Biochimica et Biophysica Acta*, v. 679, p. 116–124, 1982.

KRÜGER, C. A. M. B.; SILVA, J. A. G.; MEDEIROS, S. L. P.; DALMAGO, G. A.; SARTORI, C. O.; SCHIAVO, J. Arranjo de plantas na expressão dos componentes da produtividade de grãos de canola. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.46, p. 1448-1453, 2011.

KULCZYNSKI, S. M.; TOMM, G. O.; CALDERAM, A.; KUHN, P. R.; BELLÉ, C.; KIRSCH, V. G.; PEDROSO, D. S.; WILLE, R. M.; PINHEIRO, M. O.; JASTER, T.; ABREU, C. C.; COSTA, K.; SCARANTTI, V. Reação de genótipos de canola à *Leptosphaeria maculans* no norte do Rio Grande do Sul. In: SIMPÓSIO LATINO AMERICANO DE CANOLA, 1., 2014, Passo Fundo, Brasil. *Anais eletrônicos...* Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2014. Disponível em: <<http://www.alur.com.uy/eventos/2014/simposio-canola/presentacion-57.pdf>>. Acesso em: 28 abr. 2015.

KYLE, D. J. The 32,000 dalton QB protein of photosystem II. *Photochemistry and Photobiology*, v. 41, p. 107–116, 1985.

LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos: Rima, 2004. 531p.

LI, X. P.; BJORKMAN, O.; SHIH, C.; GROSSMAN, A. R.; ROSENQUIST, M.; JANSSON, S.; NIYOGI, K. K. A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature*, v. 403, p. 391-395, 2000.

LI, X. P.; GILMORE, A. M.; CAFFARRI, S.; BASSI, R.; GOLAN, T.; KRAMER, D.; NIYOGI, K. K. Regulation of photosynthetic light harvesting involves intrathylakoid lumen pH sensing by the PsbS protein. *Journal of Biological Chemistry*, v. 279, n. 22, p. 22866–22874, 2004.

LIMA, J. F.; PEIXOTO, C. P.; LEDO, C. A. S. Índices fisiológicos e crescimento inicial de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em casa de vegetação. *Ciência e Agrotecnologia*, v. 31, n. 5, p. 1358-1363, 2007.

LIN, L.; ALLEMEKINDERS, H.; DANSBY, A.; CAMPBELL, L.; DURANCE-TOD, S.; BERGER, A.; JONES, P. J. H. Evidence of health benefits of canola oil. *Nutrition Reviews*, v. 71, n. 6, p. 370-385, 2013.

LOBO, F. A.; BARROS, M. P.; DALMAGRO, H. J.; DALMOLIN, A. C.; PEREIRA, W. E.; SOUZA, E. C.; VOURLITIS, G. L.; ORTÍZ, C. E. R. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. *Photosynthetica*, v. 51, n. 3, p. 445-456, 2013.

LOPEZ-OVEJERO, R. F.; CHRISTOFFOLETI, P. J.; VARGAS, L. Resistência de plantas daninhas a herbicidas. In: VARGAS, L.; ROMAN, E. S. (Eds.). *Manual de manejo e controle de plantas daninhas*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2008. p. 213-242.

LUZ, G. L. da; BRUNETTO, S. P.; MENEGHINI, A. L.; PETRI, G.; CARPENEDO, M. C.; NESELLO, R. Produtividade de cinco híbridos de canola em Xanxerê, SC. *Unoesc & Ciência – ACET*, v.4, n.1, p.7-12, 2013.

MAJEROWICZ, N. Fotossíntese. In: KERBAUY, G. B. *Fisiologia Vegetal*, 2. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013. p. 82-133.

MARIANI, F. *Caracterização de biótipos de Lolium multiflorum Lam. resistentes a herbicidas inibidores da enzima acetolactato sintase (ALS)*. 2014. 112 f. Tese (Doutorado em Fitossanidade) – Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2014.

MATHIS, P.; PALLOTIN, G. Primary process of photosynthesis. In: HATCH, M. D.; BOARDMAN, N. K. (Ed.). *The biochmistry of plants*. New York: Academic Press, 1981. p.97-161.

MATTIONI, T. C. *Crescimento radicial, de parte aérea e componentes do rendimento de híbridos de canola convencionais e tolerantes à herbicidas em ambientes contrastantes*. 2015. 116 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2015.

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

MAZUR, B. J.; FALCO, S. C. The development of herbicide resistant crops. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v. 40, p. 441-470, 1989.

MCCOURT, J. A.; PANG, S. S.; KING-SCOTT, J.; GUDDAT, L. W.; DUGGLEBY, R. G. Herbicide-binding sites revealed in the structure of plant acetohydroxyacid synthase. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, v. 103, n. 3, p. 569-573, 2006.

MEHTA, P.; JAJOO, A.; MATHUR, S.; BHARTI, S. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on PS II in wheat leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 48, p. 16–20, 2010.

MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO – MAPA. *Cultivarweb: gerenciamento de informação*. 2016. Disponível em: <http://extranet.agricultura.gov.br/php/snpc/cultivarweb/cultivares_registradas.php>. Acesso em: 17 mar. 2016.

MORI, C.; TOMM, G. O.; FERREIRA, P. E. P. *Aspectos econômicos e conjunturais da cultura da canola no mundo e no Brasil*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2014. 36 p. (Documentos online, 149). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do149.htm>. Acesso em: 13 abr. 2016.

MORRISON, M. J.; MCVETTY, B. E. Leaf appearance rate of summer rape. *Canadian Journal of Plant Science*, v. 71, p. 405-412, 1991.

NANDA, R.; BHARGAVA, S. C.; RAWSON, H. M. Effect of sowing date on rates of leaf appearance, final leaf numbers and areas in *Brassica campestris*, *B. juncea*, *B. napus* and *B. carinata*. *Field Crops Research*, v. 42, p. 125-134, 1995.

NASCIMENTO, J. L. Crescimento e assimilação de carbono em plantas jovens de *Attalea funifera* Mart. submetidas ao sombreamento e ao estresse hídrico. 2009. 97 f. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, 2009.

NELSON, D. L.; COX, M. M. Enzimas. In: *Lehninger princípios de bioquímica*. 3.ed. São Paulo: SARVIER, 2002. p. 189-224.

OETTMEIER, W. Herbicide resistance and supersensitivity in photosystem II. *Cellular and Molecular Life Sciences*, v. 55, p. 1255–1277, 1999.

OLIVEIRA JUNIOR, R. S. Mecanismos de ação de herbicidas. In: OLIVEIRA JUNIOR, R. S.; CONSTANTIN, J.; INOUE, M. H. *Biologia e manejo de plantas daninhas*, 2011. Cap. 7, p. 141-192.

OLIVEIRA L. M.; PAIVA, R.; ALVARENGA, A. A.; NOGUEIRA R. C. Análise do crescimento. In: PAIVA, R.; OLIVEIRA, L. M. (Eds.). *Fisiologia e produção vegetal*. Lavras: UFLA, 2006. p. 93-104.

PACIFIC SEEDS. *Canola*. 2013. Disponível em: <<https://www.pacificseeds.com.au/products/canola.html>>. Acesso em: 10 fev. 2016.

PANDOLFI, F.; PENCHEL, R. M.; REIS, E. F. dos; NAPPO, M. E.; SILVA, A. G. da. Caracterização da clorofila, fluorescência e nitrogênio foliar de mudas de eucalipto e seus efeitos sobre o crescimento no campo. In: ENCONTRO LATINO AMERICANO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 13., E ENCONTRO LATINO AMERICANO DE PÓS-GRADUAÇÃO, 9., 2009, Campos do Jordão, SP. *Anais...* Campos do Jordão: Universidade do Vale do Paraíba, 2009.

PASCAL, A. A.; LIU, Z.; BROESS, K.; OORT, B.; AMERONGEN, H.; WANG, C.; HORTON, P.; ROBERTO, B.; CHANG, W.; RUBAN, A. Molecular basis of photoprotection and control of photosynthetic light-harvesting. *Nature*, v. 436, p. 134–137, 2005.

PASSINI, T. *Competitividade e predição de perdas de rendimento da cultura de feijão quando em convivência com Brachiaria plantaginea (Link) Hitchc.* 2001. 130f. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2001.

PEDÓ, T.; AUMONDE, T. Z.; MARTINAZZO, E. G.; VILLELA, F. A.; LOPES, N. F.; MAUCH, C. R. Análise de crescimento de plantas de rabanete submetidas a doses de adubação nitrogenada. *Bioscience Journal*, v. 30, n. 1, p. 1-7, 2014.

PEIXOTO, C. P.; CRUZ, T.V.; PEIXOTO, M.F.S. Análise quantitativa de plantas: conceitos e prática. *Enciclopédia Biosfera*, v. 7, n. 13, p. 51-76, 2011.

PERBONI, A. T. *Estresses abióticos em híbridos de canola: efeito do alagamento e de baixas temperaturas*. 2011. 53p. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2011.

PITELLI, R. A.; PITELLI, R. L. C. M. Biologia e ecofisiologia das plantas daninhas. In: VARGAS, L.; ROMAN, E. S. (Eds.). *Manual de manejo e controle de plantas daninhas*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2008. Cap. 1, p. 11-38.

PIZOLOTTO, C. A. *Sistemas de manejo de colheita mecanizada em canola*. 2015. 167p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2015.

POEHLMAN, J. M.; SLEPER, D. A. *Breeding field crops*. Iowa: Iowa State University Press, 1995.

POWLES, S. B.; YU, Q. Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, v. 61, p. 317-347, 2010.

PRADO, C. H. B. A.; MORAES, J. A. P. V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, v. 33, n. 1, p. 103-112, 1997.

QUERO, J. L.; VILLAR, R.; MARANHÓN, T.; ZAMORA, R. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, v. 170, p. 819–834, 2006.

RADOSEVICH, S. R. Methods to study interactions among crops and weeds. *Weed Technology*, v.1, n.3, p.190-198, 1987.

RADOSEVICH, S. R.; HOLT, J.; GHERSA, C. *Weed ecology*: implications for vegetation management. 2. ed. Wiley, 1997. 589p.

_____. *Ecology of weeds and invasive plants*: Relationship to agriculture and natural resource management. 3.ed. John Wiley & Sons, 2007. 454p.

RAO, A. N. Residual effect of a few herbicides on chlorophyll content and primary productivity of succeeding crops and associated weeds. *Acta Agrobotanica*, v. 35, n. 1, p. 133-143, 1982.

RASHID, A.; RENSEN, J. J. S. Uncoupling and photoinhibition in chloroplasts from a triazine-resistant and a susceptible *Chenopodium album* biotype. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, v. 28, n. 3, p. 325-332, 1987.

REGO, G. M.; POSSAMAI, E. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do Jequitibá-rosa. *Boletim de Pesquisa Florestal*, Embrapa Florestas, n.53, p.179-194, 2006.

RENSEN, J. J. S.; VREDENBERG, W. J. Adaptation of photosystem II to high and low light in wild-type and triazine-resistant canola plants: analysis by a fluorescence induction algorithm. *Photosynthesis Research*, v. 108, n. 2-3, p. 191-200, 2011.

RIES, S. K.; CHMIEL, H.; DILLEY, D. R.; FILNER, P. The increase in nitrate reductase activity and protein content of plants treated with simazine. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 58, p. 526-532, 1967.

RIES, S. K.; LARSEN, R. P.; KENWORTHY, A. L. The apparent influence of simazine on nitrogen nutrition of peach and apple trees. *Weeds*, v. 11, p. 270-273, 1963.

RITCHIE, G. A. Chlorophyll fluorescence: what is it and what do the numbers mean? In: RILEY, L. E.; DUMROESE, R. K.; LANDIS, T. D. (tech. coords.). *National Proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations*. Fort Collins: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 2006. p.34-42.

RIZZARDI, M. A.; VARGAS, L.; ROMAN, E. S.; KISSMANN, K. Aspectos gerais do manejo e controle de plantas daninhas. In: VARGAS, L.; ROMAN, E. S. (Eds.) *Manual de Manejo e Controle de Plantas Daninhas*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2008. Cap. 5, p. 107-131.

ROUSH, M. L.; RADOSEVICH, S. R.; WAGNER, R. G.; MAXWELL, B. D.; PETERSEN, T. D. A comparison of methods for measuring effects of density and proportion in plant competition experiments. *Weed Science*, v.37, p.268-275, 1989.

RUTLEDGE, R. G.; QUELLET, T.; HATTORI, J.; MIKI, B. L. Molecular characterization and genetic origin of the *Brassica napus* acetohydroxyacid synthase multigene family. *Molecular and General Genetics*, v. 229, p. 31–40, 1991.

SÁ, R. O. *Variabilidade genética entre progêneres de meios irmãos de nabo forrageiro (*Raphanus sativus L. var. oleiferus*) cultivar CATI AL 1000*. 2005. 47f. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Agricultura) – Universidade Estadual de São Paulo, Botucatu, 2005.

SAARI, L. L.; COTTERMAN, J. C.; THILL, D. C. Resistance to acetolactate synthase inhibiting herbicides. In: POWLES, S. B.; HOLTUM, J. A. M. *Herbicide resistance in plants: biology and biochemistry*. Boca Raton: CRC Press, 1994. p. 83-139.

SANCHES, A. S.; GOMES, E. P.; RAMOS, W. B.; MAUAD, M.; SANTOS, S.; BISCAR, G. A. Produtividade da canola sob irrigação e doses de adubação nitrogenada. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v. 18, n. 7, p. 688-693, 2014.

SANTOS, H. P.; TOMM, G. O.; BAIER, A. C. *Avaliação de germoplasmas de colza (Brassica napus L. var. oleifera) padrão canola introduzidos no Sul do Brasil, de 1993 a 1996, na Embrapa Trigo*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2001. 10 p.

SCOPEL, W.; BARBOSA, J. Z.; VIEIRA, M. L. Extração de pigmentos foliares em plantas de canola. *Unoesc & Ciência – ACET*, v.2, n.1, p.87-94, 2011.

SHANER, D. L.; BASCOMB, N. F.; SMITH, W. Imidazolinone resistant crops: selection, characterization and management. In: DUKE, S. O. (ed.). *Herbicide resistant crops*. Boca Raton: CRC Press, 1996. p. 143–157.

SILVA, A. C.; FERREIRA, L. R.; SILVA, A. A.; FERREIRA, F. A. Análise de crescimento de *Brachiaria brizantha* submetida a doses reduzidas de fluazifop-p-butil. *Planta Daninha*, v. 23, n. 1, p. 85-91, 2005.

SILVA, A. F. *Ação de herbicidas sobre cultivares de cana-de-açúcar e na atividade da microbiota do solo*. 2010. 58p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2010.

SILVA, L. C.; BELTERÃO, N. E. M.; AMORIM NETO, M. S. *Análise do crescimento de comunidades vegetais*. Campina Grande, 2000. 18p. (Circular Técnica, 34).

SINGH, B. K.; STIDHAM, M. A.; SHANER, D. L. Assay of acetohydroxyacid synthase. *Analytical Biochemistry*, v.171, n.1, p. 173-179, 1988.

SOUSA, C. P. de; FARIAS, M. E.; SCHOCK, A. A.; BACARIN, M. A. Photosynthesis of soybean under the action of a photosystem II-inhibiting herbicide. *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 36, p. 3051-3062, 2014.

STIRBET, A.; GOVINDJEE. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*, v. 104, p. 236–257, 2011.

STRECK, E. V.; KÄMPF, N.; DALMOLIN, R. S. D.; KLAMT, E.; NASCIMENTO, P. C.; SCHNEIDER, P.; GIASSON, E.; PINTO, L. F. S. *Solos do Rio Grande do Sul*. 2. ed. Porto Alegre: Emater, 2008. 222p.

SUNDBY, C.; CHOW, W. S.; ANDERSON, J. M. Effects on photosystem II function, photoinhibition, and plant performance of the spontaneous mutation of serine-264 in the photosystem II reaction center D1 protein in triazine-resistant *Brassica napus* L. *Plant Physiology*, v. 103, p. 105-113, 1993.

SWANSON, E. B.; HERRGESELL, M. J.; ARNOLDO, M.; SIPPELL, D. W.; WONG, R. S. C. Microspore mutagenesis and selection: canola plants with field tolerance to the imidazolinones. *Theoretical and Applied Genetics*, v. 78, p. 525-530, 1989.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia vegetal*. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 954p.

TAN, K. Y.; ZHOU, G. S.; REN, S. X. Response of leaf dark respiration of winter wheat to changes in CO₂ concentration and temperature. *Chinese Science Bulletin*, v. 58, n. 15, p. 1795-1800, 2013.

TAN, S.; EVANS, R. R.; DAHMER, M. L.; SINGH, B. K.; SHANER, D. L. Imidazolinone-tolerant crops: history, current status and future. *Pest Management Science*, v. 61, p. 246-257, 2005.

TAN, X. L.; KONG, F. M.; ZHANG, L. L.; CHEN, S.; QI, C. K. Cloning and analysis of hemoglobin gene in *Cyanobacterium* and transformation into *Brassica napus* (L.). *Acta Agronomica Sinica*, v. 35, n. 1, p. 66-70, 2009.

TANAKA, Y.; SHIRAIWA, T.; NAKAJIMA, A.; SATO, J.; NAKAZAKI, T. Leaf gas exchange activity in soybean as related to leaf traits and stem growth habit. *Crop Science*, v.48, p.1925–1932, 2008.

THOMAS, P. *Canola growers' manual*. Winnipeg: Canola Council of Canada, 2003. Disponível em: <http://www.canolacouncil.org/canola_growers_manual.aspx>. Acesso em: 18 dez. 2013.

TOCHETTO, C.; SARTOR, E. G. C.; TUREK, T. L.; GORDEICHUK, A. L.; DALPIVA, D.; FIOREZE, S. L. Comportamento fotossintético de híbridos de canola em resposta à irradiância. In: SIMPÓSIO LATINO AMERICANO DE CANOLA, 1., 2014, Passo Fundo, RS. *Anais...* Brasília: Embrapa, 2014.

TOMM, G. O. *Situação em 2005 e perspectivas da cultura de canola no Brasil e em países vizinhos*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2005. 21 p. (Boletim de pesquisa e desenvolvimento online, 26). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/bp/p_bp26.htm>. Acesso em: 25 abr. 2015.

_____. Canola: alternativa de renda e benefícios para os cultivos seguintes. *Revista Plantio Direto*, Passo Fundo, v. 15, n. 94, p. 4-8, 2006.

_____. *Indicativos tecnológicos para a produção de canola no Rio Grande do Sul*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2007. 68p. (Sistemas de produção online, 03).

TOMM, G. O.; FERREIRA, P. E. P.; AGUIAR, J. L. P.; CASTRO, A. M. G.; LIMA, S. M. V.; MORI, C. *Panorama atual e indicações para aumento de eficiência da produção de canola no Brasil*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2009a. 27p. (Documentos Online, 118). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do118.htm>. Acesso em: 17 dez. 2013.

TOMM, G. O.; FERREIRA, P. E. P.; VIEIRA, V. M. *Canola*: híbridos avaliados em rede coordenada pela Embrapa. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2014. 1 folder.

TOMM, G. O.; GARRAFA, M.; BENETTI, V.; WOLBOLT, A. A.; FIGER, E. *Efeito de épocas de semeadura sobre o desempenho de genótipos de canola em Três de Maio, RS*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2004. 11 p. (Circular Técnica, 17). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/ci/p_ci17.htm>. Acesso em: 20 abr. 2015.

TOMM, G. O.; WIETHOLTER, S.; DALMAGO, G. A.; SANTOS, H. P. *Tecnologia para produção de canola no Rio Grande do Sul*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2009b. 41p. (Documentos Online, 113). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do113.htm>. Acesso em: 15 dez. 2013.

TRANEL, P. J.; HORVATH, D. P. Molecular biology and genomics: new tools for weed science. *BioScience*, v. 59, n. 3, p. 207-215, 2009.

TRANEL, P. J.; WRIGHT, T. R. Resistance of weeds to ALS-inhibiting herbicides: what have we learned? *Weed Science*, v. 50, p. 700-712, 2002.

TRANEL, P. J.; WRIGHT, T. R.; HEAP, I. M. *Mutations in herbicide-resistant weeds to ALS inhibitors*. 2016. Disponível em: <<http://www.weedscience.com>>. Acesso em: 08 out. 2016.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE – USDA. *Oilseeds: world markets and trade*. Washington: USDA, 2016. 37 p. (Circular series. FOP 07-16). Disponível em: <<http://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/oilseeds.pdf>>. Acesso em: 25 jul. 2016.

VARGAS, L.; ROMAN, E. S. *Resistência de plantas daninhas a herbicidas: conceitos, origem e evolução*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2006a. 22p. (Documentos Online, 58). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do58.htm>. Acesso em: 25 maio 2014.

_____. *Conceitos e aplicações dos adjuvantes*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2006b. 10 p. (Documentos Online, 56). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do56.htm>. Acesso em: 14 set. 2015.

VARGAS, L.; TOMM, G. O.; RUCHEL, Q.; KASPARY, T. E. *Seletividade de herbicidas para a canola PFB-2*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2011. 14p. (Documentos online, 130). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do130.pdf>. Acesso em: 10 fev. 2015.

VAUGHN, K. C. Characterization of triazine-resistant and –susceptible isolines of canola (*Brassica napus* L.). *Plant Physiology*, v. 82, p. 859-863, 1986.

VAUGHN, K. C; DUKE, S. O. Ultrastructural alterations to chloroplasts in triazine-resistant weed biotypes. *Physiologia Plantarum*, v. 62, p. 510–520, 1984.

VIEIRA, D. A. P.; PORTES, T. A.; STACCIARINI-SERAPHIN, E.; TEIXEIRA, J. B. Fluorescência e teores de clorofilas em abacaxizeiro cv. Pérola submetido a diferentes concentrações de sulfato de amônio. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 32, n. 2, p. 360-368, 2010.

VILÁ, M.; WILLIAMSON, M.; LONSDALE, M. Competition experiments on alien weeds with crops: lessons for measuring plant invasion impact? *Biological Invasions*, v. 6, n. 1, p. 59-69, 2004.

VILA-AIUB, M. M.; NEVE, P.; POWLES, S. B. Fitness costs associated with evolved herbicide resistance alleles in plants. *New Phytologist*, v. 184, n. 4, p. 751–767, 2009.

WALSH, M. J.; STRATFORD, K.; STONE, K.; POWLES, S. B. Synergistic effects os atrazine and mesotrione on susceptible and resistant wild radish (*Raphanus raphanistrum*) populations and the potential for overcoming resistance to triazine herbicides. *Weed Technology*, v. 26, n. 2, p. 341-347, 2012.

WU, M. T.; SINGH, B.; SALUNKHE, D. K. Influence of foliar application of simazine, igran and GS-14254 on delta-aminolevulinic acid dehydratase of pea seedlings. *Phytochemistry*, v. 10, n. 9, p. 2025-2027, 1971.

YU, Q.; HAN, H.; VILA-AIUB, M. M.; POWLES, S. B. AHAS herbicide resistance endowing mutations: effect on AHAS functionality and plant growth. *Journal of Experimental Botany*, v. 61, n. 14, p. 3925-3934, 2010.

YUSUF, M. A., KUMAR, D., RAJWANSI, R., STRASSER, R. J., TSIMILLIMICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N. B. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. *Biochimica et Biophysica Acta*, p.1-11, 2010.

ANEXOS

Anexo I – Análise química do solo utilizado nos experimentos realizados em casa-de-vegetação. Passo Fundo, RS, 2014.

DESCRICAO AMOSTRAS: 001 ---> CASA DA TERRA - EMBRAPA TRIGO - COLETA:23/06/14
 PESQ. RESP. EXPERIMENTO: ---> LEANDRO VARGAS
 DATA ENTRADA: 26/06/14 DATA ANALISE: 14/07/14

REG	IDENTIFICACAO	Arg g/dm ³	pH Text	Ind Agua	P SMP -----mg/dm ³ -----	K MO g/dm ³	Al -----mmolc/dm ³ -----	Ca	Mg		
02923/14	CASA DA TERRA	620	1	6.2	6.4	15.6 MA	166 MA	20 MB	0.0	63.8 A	38.0 A

Interpretacao: MB = muito baixo; B = baixo; M = medio; A = alto; MA = muito alto; EA = excessivamente alto.

P em funcao de argila e K em funcao da CTC.

Metodos: Argila = densimetro; P e K = Mehlich-I; MO = combustao umida; Al, Ca e Mg = trocavel em KCl 1 mol/L.

REG	IDENTIFICACAO	H+Al -----mmolc/dm ³ -----	CTC mmolc/dm ³	CTCe mmolc/dm ³	S	V %	Ca -----% de saturacao da CTC-----	Mg	K	H+Al -----mmolc/dm ³ -----	Al -----%
02923/14	CASA DA TERRA	27.5	133.6	106.0	106.0	79.4	47.8	28.4	3.2	20.6	0.0

H+Al = acidez total a pH 7, calculado com base no indice SMP.

CTCe = CTC efetiva, no pH natural do solo.

S = soma de bases.

V = saturacao por bases.

Al = saturacao em relacao a CT Ce.

