

# 4

## Ecofisiologia

José Moacir Pinheiro Lima Filho  
Saulo de Tarso Aidar

# Introdução

A importância social, econômica e ambiental do umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda), em grande parte, pode ser atribuída a sua capacidade de produzir expressiva quantidade de frutos de alto valor nutricional sob as condições climáticas extremas do Semiárido do Nordeste brasileiro. Esta característica justifica amplamente a geração de conhecimentos e de informações sobre seu comportamento fisiológico, e o desenvolvimento de técnicas voltadas para o manejo racional e a domesticação da espécie com o objetivo da conservação do umbuzeiro em áreas de Caatinga e o estabelecimento de sistemas de produção.

Estas informações devem explicar como o umbuzeiro responde a variações nas condições do meio e quais são suas necessidades físicas, químicas e biológicas para que possa crescer de forma eficiente desde a fase juvenil até a reprodutiva com a produção de frutos.

Neste capítulo é apresentada uma revisão dos principais resultados de pesquisa sobre fenologia, relações hídricas e trocas gasosas de umbuzeiro, e busca interpretá-los a fim de se explicar como os principais mecanismos atuam para garantir o crescimento e a reprodução da espécie.

## Fenologia

O estabelecimento inicial de uma plântula até se tornar indivíduo adulto de umbuzeiro, na natureza, depende de vários processos. Com o estabelecimento da plântula, variações sazonais dos fatores ambientais exigem ajustes no comportamento fenológico de forma a viabilizar a sobrevivência e, mais tarde, a reprodução.

Característica de sua especialização em ambiente semiárido, desde as primeiras semanas de vida a planta já desenvolve mecanismos de proteção

contra a seca. Com a germinação da semente, a formação da plântula é favorecida com o uso de reservas dos cotilédones, ao mesmo tempo em que inicia o processo de intumescimento da raiz principal e formação de túberas para o armazenamento de água e reservas nutritivas minerais e orgânicas. A presença da túbera confere ao umbuzeiro a alta capacidade de sobreviver extensos períodos de seca.

O tempo de fase juvenil em plantas oriundas de sementes sob condições naturais pode se modificar dependendo da variabilidade genética e interação com o ambiente em que se desenvolve o umbuzeiro. O início da floração marca a transição da fase juvenil para a adulta, e a planta passa à fase reprodutiva de seu ciclo de vida.

Não há informações precisas sobre a longevidade do umbuzeiro, mas, acredita-se que a espécie possa viver por mais de um século.

As seguintes fases fenológicas podem ser observadas em um ciclo de vida anual de um umbuzeiro adulto: 1) senescência, abscisão foliar e dormência vegetativa; 2) floração; 3) crescimento vegetativo; e 4) frutificação. Essas fases ocorrem em resposta às variações sazonais e devem ser precisamente controladas para garantir o balanço eficiente entre produção e sobrevivência. A capacidade de se ajustar fisiologicamente à variação dos fatores ambientais de maneira a garantir a sobrevivência, o crescimento e a reprodução, está relacionada à plasticidade fenotípica da espécie.

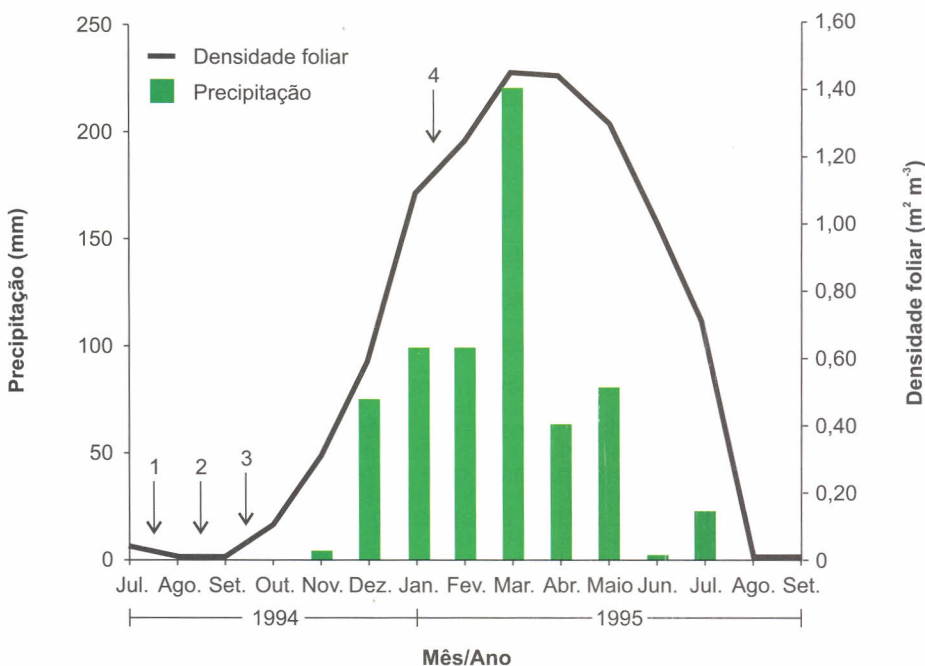
## Fases fenológicas

### **Senescência, abscisão foliar e dormência vegetativa**

Uma das fases fenológicas do umbuzeiro, visualmente mais marcante, resulta da perda, anualmente, de sua cobertura foliar na estação seca. A abscisão de suas folhas neste período reduz a superfície transpiratória e, conseqüentemente, a perda de água (LIMA FILHO, 2011). A abscisão foliar,

comum em outras lenhosas da Caatinga (SILVA et al., 2004), pode ser interpretada como uma estratégia de sobrevivência da espécie para evitar a desidratação sob déficit hídrico progressivo do solo.

A deficiência hídrica ao longo do crescimento vegetativo é a principal condição abiótica a ser superada pelas plantas da Caatinga. Desta forma, a vegetação nativa encontrada neste bioma é, predominantemente, especializada em resistir à seca. O umbuzeiro se destaca entre as espécies mais resistentes à estiagem do Sertão nordestino. De acordo com Lima Filho (2008), durante a seca, as folhas do umbuzeiro entram em processo de senescência e, após sua queda, a planta permanece em estado de dormência vegetativa até a ocorrência das primeiras chuvas (Figura 1).



**Figura 1.** Relação entre a precipitação, densidade foliar e as fases fenológicas do umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) (1, queda de folhas; 2, floração; 3, frutificação; 4, maturação), observada durante o ciclo produtivo 1994-1995, em Petrolina, PE.

Fonte: Lima Filho (2008).

A abscisão foliar do umbuzeiro, em geral, tem início de 30 a 60 dias após a última precipitação que, no Sertão Pernambucano, normalmente, ocorre no segundo trimestre do ano (LIMA FILHO, 2008).

## Floração

Em sua fase adulta, o umbuzeiro passa a apresentar a capacidade de florescer ao final do período seco, antes das primeiras precipitações. Provavelmente, a energia metabólica para este fenômeno é suprida pelas reservas nutritivas da planta, acumulada no período vegetativo anterior, uma vez que a floração normalmente ocorre antes da expansão dos primórdios foliares formados nos ápices caulinares. De acordo com os resultados de Lima Filho (2008), a floração do umbuzeiro tem início em torno de 36 dias após a queda das folhas formadas no ciclo anterior. Este comportamento pode lhe conferir vantagem no aproveitamento da água diretamente para a produção de frutos desde o início das chuvas (SANTOS et al., 2005).

## Crescimento vegetativo

Durante a fase de florescimento, ainda sob condição de seca, é comum observar as primeiras folhas aparecerem na base das inflorescências já em desenvolvimento, as quais, provavelmente, irão fornecer os fotossintatos necessários à formação dos novos frutos (LIMA FILHO, 2008). No entanto, somente após as primeiras chuvas é que o crescimento vegetativo mostra um incremento substancial com a expansão dos folíolos. De acordo com Lima Filho (2008), foi registrado um valor máximo de densidade foliar em torno de  $1,45 \text{ m}^2/\text{m}^3$  no período de maior precipitação no ciclo de 1994–1995 (Figura 1).

Entretanto, dependendo da intensidade e distribuição da precipitação, este valor pode variar de ano para ano e de região para região, bem como as datas de início e duração das demais fases fenológicas. A renovação da copa permite a retomada da fotossíntese, consequente produção de

energia e armazenamento de reservas necessárias para a manutenção do metabolismo, do crescimento vegetativo e da produção de frutos.

## Frutificação

O início da frutificação, por sua vez, no estudo de Lima Filho (2008), ocorreu em aproximadamente 25 dias após o início da floração, sendo que a maturação dos frutos aconteceu de um período de 120 dias, aproximadamente.

Em geral, o período de floração do umbuzeiro no Sertão Pernambucano ocorre entre os meses de outubro e dezembro (LIMA FILHO, 2008), enquanto na região do Agreste esta fase fenológica é deslocada para os meses de janeiro a março, portanto, mais tardia, resultando na frutificação entre março e junho (PIRES, 1990). Para Guerra (1981), a frutificação do umbuzeiro ocorre em aproximadamente 75 dias, confirmando os períodos de disponibilidade de frutos em 1 ano-safra tanto no Sertão quanto no Agreste. Informações sobre períodos de brotação, floração e frutificação do umbuzeiro em regiões distintas daquelas já mencionadas também são encontradas nos trabalhos de Duque (1980), Mendes (1990), Pires (1990) e Cavalcanti et al. (2000).

Apesar da rusticidade das plantas de umbuzeiro, de modo geral, é esperado que sua produtividade seja influenciada por variações na disponibilidade hídrica, a qual pode variar em termos de duração, período e intensidade durante toda a fase reprodutiva, dependendo do regime de chuvas. Por este motivo, experiências com o uso de irrigação do umbuzeiro, iniciada logo após o florescimento e mantida somente durante o período de safra, têm resultado boa produtividade e tamanho de frutos compatível com o potencial genético da planta. Esta metodologia foi comprovada na Embrapa Semiárido, e é empregada com sucesso em um cultivo comercial instalado em Januária, MG, considerado pioneiro na produção de umbus "gigantes" na região.

## Idade de maturidade e indução floral

Informações sobre a idade de início da maturidade do umbuzeiro são escassas na literatura. Dependendo da forma de propagação, a idade de início da produção pode variar de 5 (NASCIMENTO et al., 1993) a, aproximadamente, 10 anos (NEVES; CARVALHO, 2005), ou mais (MENDES, 1990). No entanto, o nível de produtividade de uma planta de umbuzeiro, além dos fatores ambientais e genéticos, será dependente, proporcionalmente, do seu porte. Esta relação entre produtividade e porte da planta deve existir uma vez que, quanto maior o nível de desenvolvimento de estruturas como diâmetro e altura de copa, área foliar, volume de tecidos parenquimáticos, superfície radicular e volume de túberas, por exemplo, maior o potencial de produção de compostos do metabolismo e de armazenamento das reservas nutritivas que poderão ser utilizadas na produção de frutos.

Estudos sobre os fatores responsáveis pela indução do florescimento no umbuzeiro também são escassos. De maneira geral, é possível que a indução desta fase fenológica na espécie esteja associada à duração e intensidade do deficit hídrico ocorrido no período imediatamente anterior por causa da ausência de precipitações. O deficit hídrico é um dos principais geradores de estímulos que induzem o florescimento da mangueira (DAVENPORT; NUNEZ-ELISEA, 1997), espécie da mesma família do umbuzeiro. Na cultura da mangueira, a aplicação do regulador de crescimento paclobutrazol (PBZ), associada ao deficit hídrico, constitui uma técnica utilizada em pomares comerciais para a indução da floração (ALBUQUERQUE et al., 1999; FONSECA et al., 2005).

Baseando-se nesta técnica, Lima Filho et al. (2001) realizaram testes similares para verificar o efeito do PBZ sobre a floração do umbuzeiro. Os autores verificaram que a aplicação do produto, na concentração de 1g por metro linear de diâmetro de copa, aliada a duas irrigações para absorção do regulador de crescimento, seguida do deficit hídrico durante todo o período seco, resultou na antecipação da floração em 60 dias comparando-se com

a condição controle. Sabe-se que o PBZ reduz o crescimento vegetativo pela inibição da síntese de giberelina, o que explica sua ação em promover um balanço hormonal favorável à produção de gemas florais (DAVENPORT; NUNEZ-ELISEA, 1997). Apesar de esta técnica não ser considerada compatível com o sistema de exploração extrativista, a viabilidade de sua utilização poderá ser considerada no desenvolvimento de um sistema de produção para a espécie, para a produção fora da época, aumentando assim o tempo de oferta do fruto no mercado (LIMA FILHO et al., 2001).

## Balanço hídrico

O desempenho do umbuzeiro nas condições semiáridas do Nordeste brasileiro reforça alguns aspectos únicos do seu comportamento hídrico. A alta demanda evaporativa da atmosfera impõe à planta um déficit hídrico severo durante períodos extensos do ano, conforme descrito no primeiro capítulo deste livro, no qual foram apresentadas características dos ambientes de ocorrência da espécie. A seguir, são apresentados alguns dos principais resultados de pesquisa que explicam os mecanismos utilizados pela espécie para a manutenção do balanço hídrico interno favorável ao desenvolvimento.

## Controle estomático da transpiração

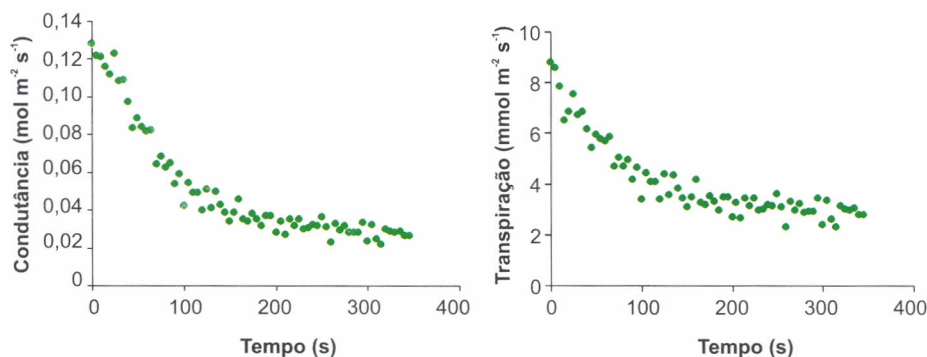
Os primeiros estudos sobre o comportamento hídrico do umbuzeiro sob condições de campo foram realizados por Ferri e Labouriau (1952) e Ferri (1953, 1955), tomando como base o comportamento estomático. Estes autores observaram que a transpiração, obtida pelo método de pesagem, atingiu valor máximo às 9h, antecipando em 7 horas o momento de evapotranspiração máxima. Em outro estudo, a máxima foi registrada às 7h, entretanto, com valores tão baixos que foram considerados transpiração cuticular (FERRI, 1953).



Os resultados obtidos de curvas de andamento diário da transpiração indicaram uma das menores taxas transpiratórias para o umbuzeiro ao longo do dia, comparado com outras espécies, mesmo no período chuvoso (FERRI, 1955). De fato, Ferri (1978) observou que os estômatos do umbuzeiro são pequenos, não possuem estruturas especiais de proteção e fecham-se rapidamente ao primeiro sinal de deficiência hídrica.

Atualmente, a velocidade de fechamento dos estômatos do umbuzeiro pode ser monitorada inserindo-se folhas em uma câmara de avaliação de trocas gasosas de um analisador de gases por infravermelho (IRGA), e destacando-as dos ramos, logo após estabelecimento de estado de equilíbrio dinâmico das trocas gasosas entre a folha e o ar (Figura 2). Este procedimento visa interromper o fluxo de água para as folhas, provocando o fechamento dos estômatos.

Com este procedimento, observa-se uma rápida diminuição na condutância estomática, caindo de  $0,13 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para cerca de  $0,02 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  em, aproximadamente, 5 minutos, expressando, assim, a velocidade de fechamento dos estômatos (Figura 2). Neste mesmo período, a transpiração do umbuzeiro cai de  $8,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para, aproximadamente,  $2,3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , representando uma diferença em torno de 75% do valor



**Figura 2.** Redução na condutância estomática e transpiração das folhas do umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) em função do tempo, após excisão.

inicial obtido imediatamente antes da excisão foliar (Figura 2). Os valores abaixo deste ponto podem ser considerados como condutância cuticular já que as folhas do umbuzeiro possuem cutícula bastante delgada, possibilitando alguma transpiração mesmo após o fechamento dos estômatos (FERRI, 1978).

Silva et al. (2005), estudando o comportamento estomático de mudas intactas de umbuzeiro, enxertadas com três diferentes acessos do Banco Ativo de Germoplasma do Umbuzeiro (BGU) da Embrapa Semiárido, verificaram que dois deles (BGU 44 e BGU 48) apresentaram uma maior sensibilidade ao estresse hídrico, em função de uma maior velocidade de fechamento estomático. O terceiro (BGU 50) não apresentou fechamento estomático dentro de 15 dias de suspensão da irrigação.

Posteriormente, Silva et al. (2009a) verificaram que o acesso BGU 68 foi ainda mais responsivo à seca apresentando a maior velocidade de fechamento estomático sob condições de seca progressiva comparando-se ao BGU 44, BGU 48 e BGU 50. Além disso, o acesso BGU 68, segundo os autores, também foi um dos mais rápidos a recuperar sua transpiração após a reidratação. Sob condições ótimas de hidratação, apresentou os menores valores de transpiração, e o BGU 48 os maiores.

Desta forma, estes resultados indicam uma diferenciação nas respostas de economia de água entre acessos. No entanto, estes resultados dependem de confirmações em condições de campo para se concluir sobre suas implicações em função do manejo adotado.

De acordo com Grisi (1976), espécies da Caatinga como a baraúna (*Schinopsis brasiliensis* Engl.) e a catingueira (*Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz) apresentaram, no final do período das chuvas e nos momentos mais críticos do dia, reduções na transpiração da ordem de 24,3% e 33%, respectivamente, 5 minutos após excisão foliar. Comparando-se com os dados obtidos para umbuzeiro, *S. brasiliensis* e *P. pyramidalis* apresentam menor velocidade de fechamento estomático.

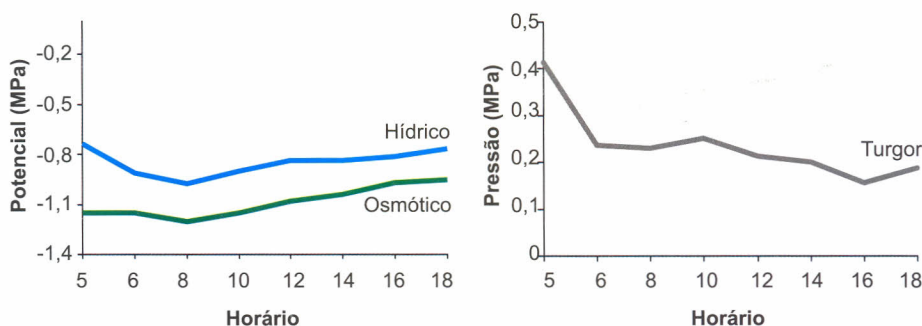
Estas observações suportam as informações de Lima Filho e Silva (1988) de que o umbuzeiro exerce rígido controle sobre a transpiração por meio dos estômatos, mesmo sob condições de boa disponibilidade hídrica, assegurando uma significativa economia de água. Em plantas que habitam regiões semiáridas, a resistência oferecida pelos estômatos à perda de vapor d'água (resistência estomática,  $r_s$ ) constitui uma estratégia vital de sobrevivência, principalmente no horário de maior demanda evaporativa (SILVA et al., 2003).

Silva et al. (2004), verificaram diferentes padrões de resposta do controle estomático ao longo do dia em dez espécies da Caatinga, no início da estação seca. Espécies como *Croton campestris* St. Hill. e *P. pyramidalis* aumentaram a resistência difusiva nas horas mais quentes do dia e recuperaram o grau de abertura dos estômatos à tarde. Já as demais espécies, como *Cynophalla flexuosa* (L.) J. Presl, *Ziziphus joazeiro* Mart., *Bauhinia cheilantha* (Bong.) Steud. e *Aspidosperma pyrifolium* Mart. tenderam a aumentar a  $r_s$  no horário mais quente e se mantiveram assim até o final do dia.

## Controle do potencial hídrico

Lima Filho (2001) estudou as relações hídricas do umbuzeiro por meio do monitoramento do potencial hídrico e seus componentes (TURNER, 1981), objetivando compreender os mecanismos pelos quais esta espécie mantém seu balanço hídrico interno durante as estações de seca e chuva. Este autor informa que, sob condições de seca, os valores mais baixos de potencial hídrico e potencial osmótico foram observados em torno das 8h, atingindo, respectivamente, -0,97 MPa e -1,17 MPa, resultando em uma pressão de turgor de 0,2 MPa. A pressão de turgor mais baixa ocorreu às 16h, atingindo 0,16 MPa (Figura 3). O autor sugere que, sob condições de deficiência hídrica, o umbuzeiro mantém um balanço hídrico relativamente estável durante o dia, por apresentar baixa densidade foliar e por exercer rígido controle estomático. A interação destes fatores deve provocar

uma redução drástica da transpiração da água armazenada nas túberas radiculares.

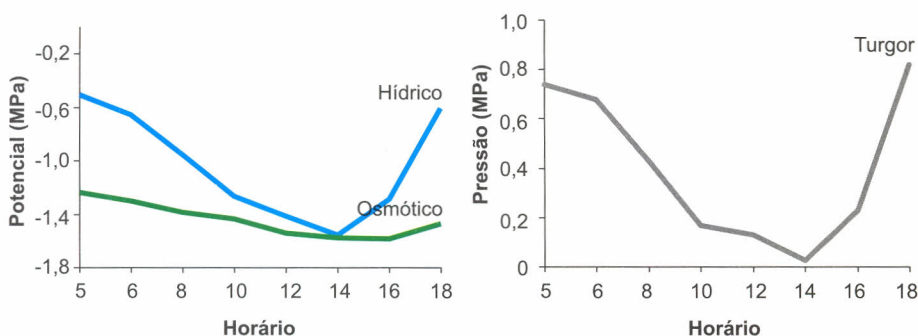


**Figura 3.** Valores de potencial hídrico e osmótico e pressão de turgor das folhas do umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) observados durante a estação seca.

Fonte: Lima Filho (2001).

Durante a estação chuvosa, Lima Filho (2008) observou, durante o dia, um maior desequilíbrio no balanço hídrico interno do umbuzeiro, em comparação à estação seca. Os valores mais baixos de potencial hídrico foram obtidos às 14h, quando foram detectados -1,55 MPa. Neste momento, o potencial osmótico atingiu -1,57 MPa, culminando com uma pressão de turgor de 0,02 MPa (Figura 4). A continuidade na perda de água por transpiração estomática e/ou difusão cuticular de sua copa ampla formada no período chuvoso, deve ter sido responsável pelo menor valor do potencial da água (TAIZ; ZEIGER, 2009) no horário das 14h. Durante o período noturno, na ausência de demanda evapotranspiratória, a planta retoma seu estado de máxima hidratação possível.

De acordo com Lima Filho (2001), o umbuzeiro apresenta uma diminuição progressiva no potencial osmótico, mesmo após a recuperação do potencial hídrico ao final do dia. Tal variação resulta em valores de pressão de turgor semelhante aos observados no início do dia. A diminuição do potencial osmótico pode sugerir a ocorrência de síntese e compartimentalização



**Figura 4.** Valores de potencial hídrico e osmótico e pressão de turgor das folhas do umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) observados durante o período chuvoso.

Fonte: Lima Filho (2001).

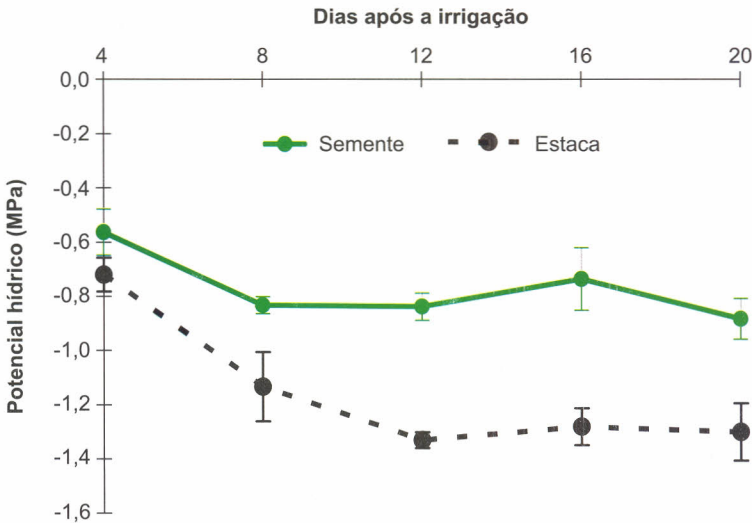
de compostos de ação osmótica e ou síntese e acúmulo temporário de solutos orgânicos no nível foliar favorecida pela condição de umidade do solo. Durante a época chuvosa, a recuperação do balanço hídrico interno do umbuzeiro ocorreu às 18h (LIMA FILHO, 2001).

Trabalhos desenvolvidos por Silva et al. (2006a) com plantas do BGU da Embrapa Semiárido evidenciaram diferenças significativas quanto ao teor de prolina entre diferentes acessos no início da estação seca, tendo sido maior o acúmulo nos acessos BGU 48 e BGU 44 ( $0,143 \text{ mmol g}^{-1} \text{ MF}$  e  $0,119 \text{ mmol g}^{-1} \text{ MF}$ , respectivamente) e menores nos acessos BGU 52 e BGU 68 ( $0,067 \text{ mmol g}^{-1} \text{ MF}$  e  $0,072 \text{ mmol g}^{-1} \text{ MF}$ , respectivamente).

No entanto, embora Silva et al. (2009b) tenham verificado altos valores de potencial da água foliar e alta variabilidade no conteúdo dos solutos orgânicos (carboidratos solúveis totais, aminoácidos livres, proteínas solúveis e prolina livre) em diferentes acessos (BGU 44, BGU 48, BGU 50 e BGU 68) sob condição de seca, concluíram que o armazenamento de água nas túberas, associado ao fechamento estomático, é a causa da manutenção do turgor nas folhas. Todavia, o acúmulo de solutos não se evidenciou como indicador de resistência à seca.

Apesar da variabilidade nas respostas de ajustamento osmótico relacionadas na literatura, Silva et al. (2008) não encontraram acúmulo de solutos orgânicos em plantas jovens, produzidas a partir de sementes coletadas em população natural, quando submetidas à estresse salino (NaCl) com soluções até 100 mM.

O papel das túberas sobre o balanço hídrico do umbuzeiro foi evidenciado por Lima Filho (2007), após estudar o comportamento hídrico de plantas jovens propagadas por sementes e por estaquia e submetidas a estresse hídrico durante 20 dias (Figura 5). Segundo este autor, as plantas propagadas por sementes atingiram -0,56 MPa e -0,88 MPa, respectivamente, no quarto e 20º dia, indicando uma queda de 0,32 MPa no período. Com relação às mudas propagadas por estaquia, os valores de potencial hídrico decresceram de -0,72 MPa para -1,3 MPa resultando em uma diferença de 0,58 MPa.



**Figura 5.** Potencial hídrico de mudas de umbuzeiros (*Spondias tuberosa* Arruda) propagadas por sementes e estaquia.

Fonte: Lima Filho (2007).

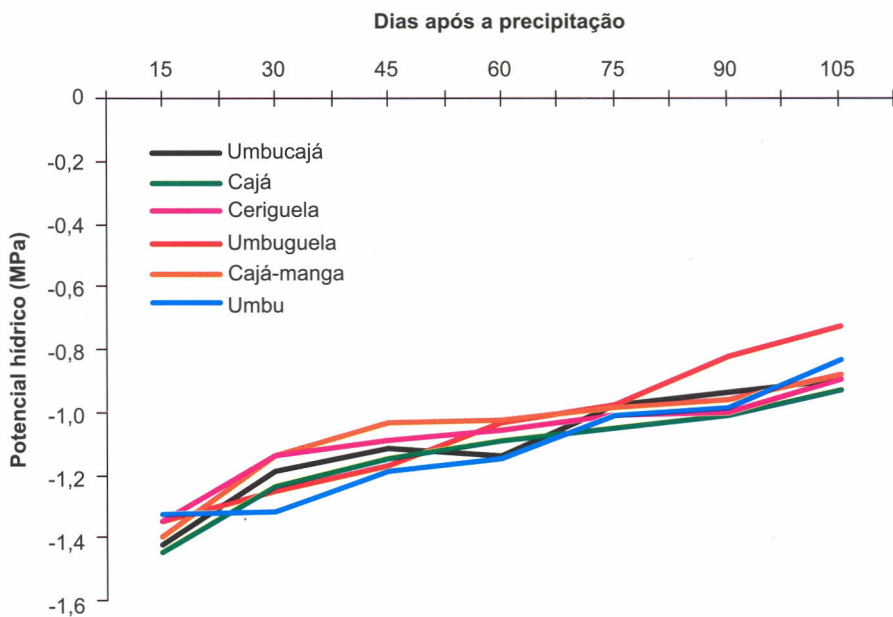
Segundo o autor, as plantas propagadas por sementes desenvolveram um sistema radicular mais eficiente para manutenção de um balanço hídrico interno favorável sob condições decrescentes de disponibilidade de água no solo. As plantas propagadas por estaquia foram incapazes de manter um balanço hídrico adequado por causa da ausência de túberas no sistema radicular.

De acordo com Nascimento et al. (1993), plantas propagadas por estaquia dificilmente formam túberas no sistema radicular. Estes autores verificaram, 24 meses após o transplante para o campo, que mudas de umbuzeiro propagadas por sementes apresentaram um índice de sobrevivência na ordem de 100%, enquanto aquelas propagadas por estaquia atingiram apenas 6%.

Espécies do gênero *Spondias*, como umbu-cajá (*Spondias* sp.), umbuguela (*Spondias* sp.), cajá (*S. mombin* L.), cajá-manga (*S. cytherea* Sonn.) e ceriguela (*S. purpurea* L.), enxertadas em umbuzeiro, apresentaram, durante a progressão de estação seca, um comportamento hídrico semelhante ao observado para o umbuzeiro pé-franco, por causa da presença de túberas no sistema radicular do porta-enxerto (LIMA FILHO; SANTOS, 2009). Apesar da redução na disponibilidade de água no solo, ao longo do período experimental, o potencial hídrico das plantas enxertadas, obtido no início e no final dos trabalhos, ficou em torno de -1,4 MPa e -0,9 MPa, respectivamente, sugerindo uma recuperação hídrica de todas as espécies (Figura 6).

Para os autores, a recuperação ocorreu em decorrência da redução da condutância estomática e da diminuição progressiva da superfície transpiratória, mantendo maior volume de água armazenada nas túberas, utilizada para a manutenção de um balanço hídrico satisfatório durante a estação seca.

Entretanto, a melhoria observada no balanço hídrico das espécies não causou reflexos positivos em relação à condutância estomática, transpiração e fotossíntese (Figura 7), podendo indicar uma alta sensibilidade dos

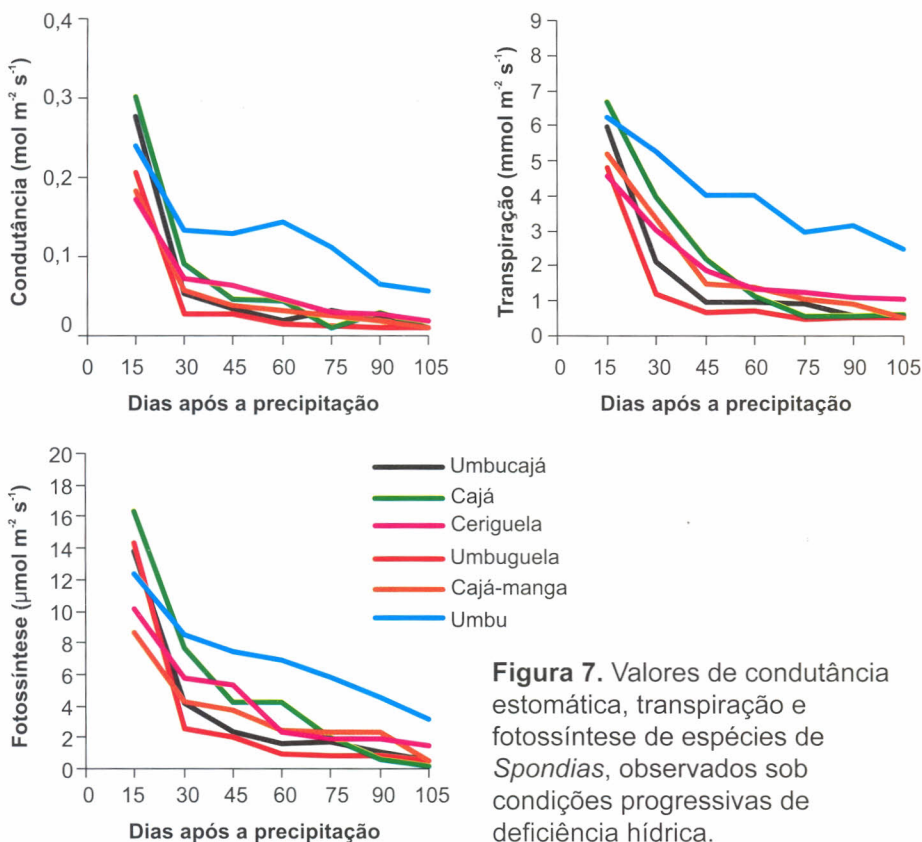


**Figura 6.** Potencial hídrico de espécies de *Spondias* observado sob condições progressivas de deficiência hídrica.

Fonte: Lima Filho e Santos (2009).

estômatos ao deficit de pressão de vapor entre a folha e o ar. Observou-se que, a partir do 15º dia após a última precipitação, os valores obtidos para estas variáveis caíram significativamente ao longo do período para todas as espécies. Para o umbuzeiro, entretanto, estas reduções foram muito menos acentuadas indicando maior adaptação fisiológica às condições semiáridas que as espécies enxertadas. Lima Filho e Santos (2009) sugerem também que a diminuição nos valores destas variáveis, em paralelo à melhoria do balanço hídrico, pode estar associada à existência de algum sinal de controle da abertura estomática originário do sistema radicular do umbuzeiro, espécie utilizada como porta-enxerto. É provável que o ácido abscísico (ABA) esteja envolvido neste mecanismo, conforme sugerido por Zhang e Davies (1989).





**Figura 7.** Valores de condutância estomática, transpiração e fotossíntese de espécies de *Spondias*, observados sob condições progressivas de deficiência hídrica.

Fonte: Lima Filho e Santos (2009).

Os resultados apresentados descrevem algumas das principais estratégias utilizadas pelo umbuzeiro para controlar seu estado hídrico sob as condições climáticas adversas verificadas em seu habitat natural. O desenvolvimento de túberas no sistema radicular, a abscisão das folhas e o controle estomático do fluxo transpiratório parecem ser os mecanismos que mais influenciam no desempenho ecofisiológico do umbuzeiro para o controle de seu balanço hídrico. Desta forma, conclui-se que, no início da época seca, quando a disponibilidade de água no solo diminui rapidamente, as folhas iniciam o processo de abscisão após diminuição drástica da transpiração causada pela restrição da condutância estomática.

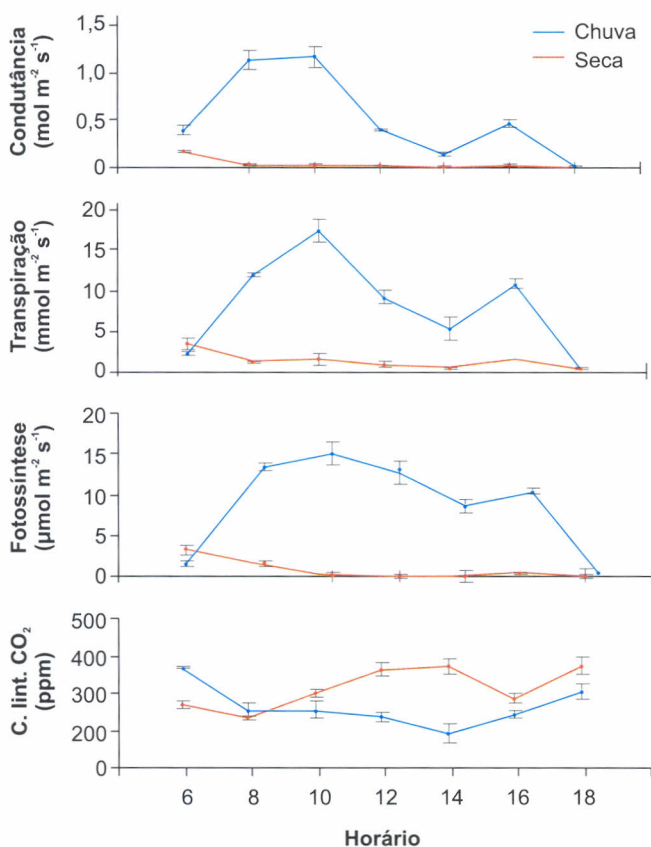
Com a perda progressiva de folhas, diminui-se a superfície transpiratória, e tende-se ao estabelecimento de um equilíbrio no balanço hídrico interno com a redistribuição da água presente nas túberas. Com o lançamento das primeiras folhas, no final da estação seca, o equilíbrio hídrico entre o sistema radicular e a parte aérea ainda se mantém, uma vez que as primeiras folhas formadas, ainda ao final da estação seca, apresentam baixíssima condutância estomática às trocas gasosas. O rápido crescimento da superfície transpiratória que ocorre com a chegada das primeiras chuvas, no entanto, provoca um desequilíbrio entre a absorção de água e a transpiração, principalmente nos horários de maior demanda evapotranspiratória. Assim, no final da estação chuvosa, o umbuzeiro apresenta um balanço hídrico em desequilíbrio durante a maior parte do dia com valores muito mais negativos que durante a época seca. Apesar disso, a turgescência dos tecidos foliares é mantida por causa de uma diminuição muito mais acentuada no potencial osmótico dos tecidos, permitindo à planta se ajustar osmoticamente e manter a condutância estomática favorável às trocas gasosas.

## Trocas gasosas

### Variação diurna e sazonal

O crescimento e a produtividade das espécies vegetais estão intimamente associados à quantidade de carbono fixado nas folhas durante a fotossíntese e subsequente partição de carboidratos para os vários órgãos da planta. Fatores de estresse que influenciam a fotossíntese podem refletir negativamente sobre o crescimento e a produtividade. A diferenciação do comportamento fisiológico com base nas respostas a fatores de estresse contribui para o entendimento dos mecanismos associados à estabilidade da produção. Na maioria dos trabalhos envolvendo frutíferas, o método utilizado para avaliar a fotossíntese refere-se a medições da absorção de CO<sub>2</sub> pelas folhas (SYVERTSEN; LLOYD, 1994), comumente conduzidos em avaliações de trocas gasosas.

O comportamento ecofisiológico envolvendo as trocas gasosas do umbuzeiro, na camada mais superior do dossel, foi estudado durante as estações de seca e chuvosa por Lima Filho (2004). Na estiagem, o umbuzeiro apresentou uma baixa condutividade estomática logo no início do dia, decrescendo à medida que aumentou o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar. De acordo com este autor, os valores mais altos para condutância, transpiração e fotossíntese foram observados em torno de 6h, decrescendo até atingir os valores mais baixos entre 10h e 14h (Figura 8). Embora muito baixa, a transpiração foi mantida, reforçando a importância das túberas na estabilização do balanço hídrico do umbuzeiro.



**Figura 8.** Variação diurna da condutância estomática, transpiração, fotossíntese e concentração intercelular de CO<sub>2</sub> do umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) observada durante as épocas seca e chuvosa.

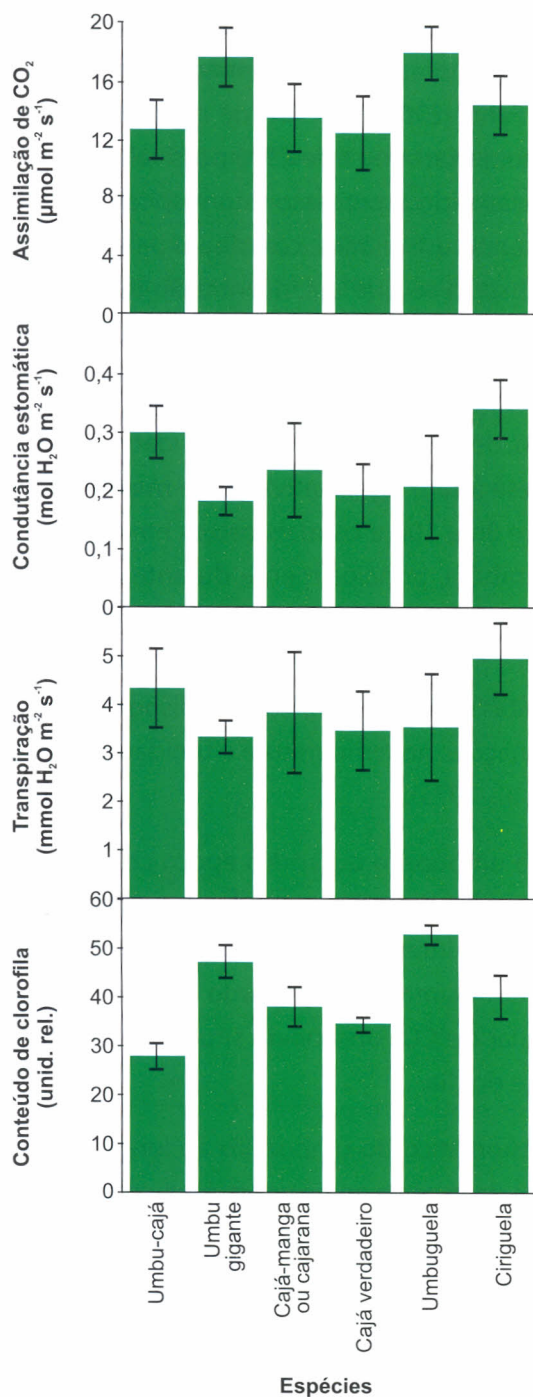
Fonte: Lima Filho (2004).

Já a assimilação de  $\text{CO}_2$  foi mais afetada que a transpiração, atingindo valores próximos a  $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nas horas de maior demanda evapotranspiratória. Ainda segundo Lima Filho (2004), em virtude de o umbuzeiro apresentar mecanismo de fixação de carbono tipo  $\text{C}_3$ , é possível que as altas temperaturas tenham desencadeado o processo fotorrespiratório que, juntamente com a baixa condutância estomática, contribuiu para a queda da assimilação fotossintética. Observa-se que a concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  aumentou de 250 ppm pela manhã para 370 ppm às 14h, indicando que a fotossíntese tornou-se nula sob baixíssima condutância estomática.

Durante a estação chuvosa, de modo geral, a condutividade estomática, a transpiração e a fotossíntese foram significativamente maiores, atingindo os valores mais altos entre 8h e 10h e os mais baixos em torno das 14h (Figura 8). Constatou-se, também, principalmente durante a estação chuvosa, um pequeno acréscimo destas variáveis às 16h, sugerindo que o umbuzeiro exibe dois picos diários de trocas gasosas. Este comportamento pode ser notado mesmo em plantas sob boas condições de disponibilidade de água, em decorrência das variações na temperatura e umidade relativa do ar durante o dia (SCHULZE et al., 1975).

O melhor desempenho do umbuzeiro durante a época chuvosa em relação à assimilação fotossintética pode ser visualizado através do comportamento horário da concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  que, tipicamente, situa-se em torno de 220 ppm em plantas  $\text{C}_3$ . De acordo com Lima Filho (2004), a concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  observada situou-se em torno deste valor durante a maior parte do dia.

Além do rígido controle estomático do umbuzeiro ao longo do dia, verifica-se que mudas enxertadas da espécie apresentam uma condutância estomática intrinsecamente menor mesmo sob condições de plena hidratação, comparando-se com outras *Spondias* também enxertadas sobre porta-enxerto de umbuzeiro (Figura 9) (AIDAR et al., 2013), reforçando a importância desta característica para a estratégia de sobrevivência da espécie à seca.



**Figura 9.** Assimilação de dióxido de carbono, transpiração e condutância estomática medidas com IRGA Li-6400xt (LICOR) e conteúdo relativo de clorofilas medido com clorofilômetro CFL1030 (FALKER) de espécies de *Spondias* após 2 meses da enxertia sobre umbuzeiro sob condição de plena hidratação. Medidas realizadas entre 9h e 11h da manhã em dia com céu limpo, sem nuvens (abril de 2011), em viveiro do Campo Experimental da Caatinga, Embrapa Semiárido, Petrolina, PE.

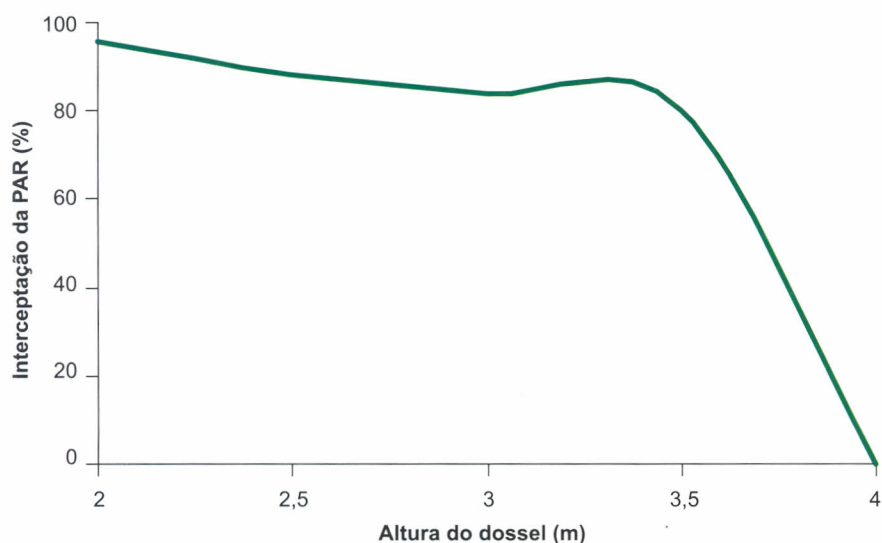
Interessante notar neste estudo que, embora com uma menor condutância estomática, o umbuzeiro apresentou uma das maiores taxas fotossintéticas, o que esteve correlacionada a um maior conteúdo de clorofilas.

Silva et al. (2006b), comparando o andamento diário das trocas gasosas foliares de quatro diferentes acessos do BAG de Umbuzeiro da Embrapa Semiárido (BGU 44, BGU 48, BGU 52 e BGU 68), verificaram que o acesso BGU 68 apresentou a maior fotossíntese líquida. Estes acessos foram caracterizados por Santos et al. (1999) como portadores de frutos grandes com pesos médios de 86,7 g, 85 g, 41,8 g, e 96,7 g, respectivamente. Desta forma, os resultados encontrados por Silva et al. (2006b) podem sugerir um maior potencial fotossintético para o acesso com maior peso médio de frutos.

## Características fotossintéticas do dossel

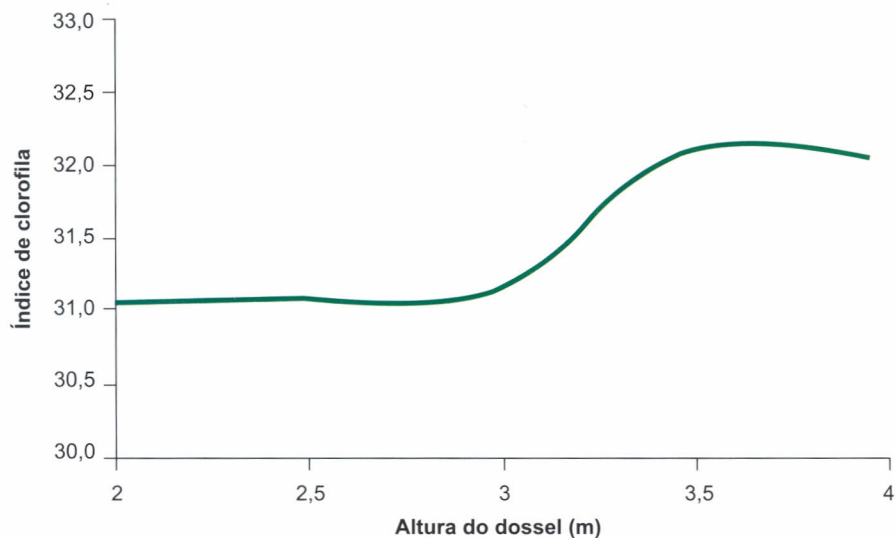
A estrutura do dossel do umbuzeiro adulto apresenta formato hemisférico, com características que lhe conferem atenuação intensa da radiação solar em seu interior. Medidas realizadas em plantas adultas (LIMA FILHO, 2008) com densidade foliar em torno de  $2,0 \text{ m}^2 \text{ m}^{-3}$ , obtidas com auxílio de um analisador de dossel LI-2000, segundo metodologia de Welles e Norman (1991), indicam uma atenuação em torno de 80% da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) ao penetrar a primeira camada de um metro da parte superior da copa nos horários próximos do meio dia. As folhas localizadas na camada mais inferior do dossel, de acordo com Lima Filho (2008), são alcançadas por, aproximadamente, 4,4% da RFA total que irradia o superior da copa (Figura 10).

Interessante notar que as folhas da camada superior do dossel apresentam maiores índices de clorofila, de acordo com dados obtidos utilizando-se um clorofilômetro portátil (LIMA FILHO, 2008), com valores médios em torno de 32,1. As folhas localizadas em alturas mais inferiores do interior do dossel, por sua vez, apresentam menores índices de clorofila (Figura 11).



**Figura 10.** Porcentagem da radiação fotossinteticamente ativa (PAR), interceptada pelo umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) em função da altura das observações no dossel.

Fonte: Lima Filho (2008).



**Figura 11.** Variação no índice de clorofila observada em folhas de umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) em função da localização no dossel.

Fonte: Lima Filho (2008).

De acordo com Lima Filho (2008), na camada de folhas expostas à radiação solar direta ( $RFA = 1.750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), foram obtidos valores de condutância estomática ( $g_s$ ), transpiração ( $E$ ) e fotossíntese ( $A$ ) com auxílio de um IRGA (LONG et al., 1996) em torno de  $0,16 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $6,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $8,79 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. As mesmas avaliações realizadas em folhas de camadas mais inferiores do dossel em que a radiação encontrava-se atenuada em, aproximadamente, 98% ( $RFA = 30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), tanto  $g_s$  quanto  $E$  apresentaram valores significativamente mais baixos, em torno de  $0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $2,2 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. A fotossíntese, por sua vez, apresentou taxa negativa,  $-2,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , aproximadamente.

Desta forma, estes resultados indicam que a camada superior do dossel é mais importante no que se refere às trocas gasosas da planta como um todo, ou seja, onde se concentra a assimilação de dióxido de carbono e a perda de vapor de água pela transpiração. Além disso, folhas da camada mais baixa do dossel do umbuzeiro, por apresentarem uma menor disponibilidade luminosa, podem, momentaneamente, atuar como drenos de fotossintatos (LIMA FILHO, 2008).

Entretanto, dependendo do horário do dia, a entrada da radiação no interior do dossel deve ser modificada, podendo alcançar com maior eficiência as camadas de folhas de menor altura dentro do dossel, principalmente nas primeiras horas da manhã. Nestes períodos, a interceptação da radiação pelas primeiras camadas do topo do dossel é, provavelmente, minimizada por causa do menor ângulo de incidência da radiação na copa como um todo. Desta forma, a entrada de RFA é favorecida podendo alcançar folhas menos expostas a altas temperaturas e ventos secos. Nestas condições, as taxas fotossintéticas de tais folhas menos expostas podem ser favorecidas com maiores valores de  $g_s$ , contribuindo para a manutenção de suas demandas energéticas básicas e para o balanço positivo de carbono na planta como um todo.

Estas características indicam a alta exigência do umbuzeiro pela radiação luminosa e uma possível diferenciação entre suas camadas de



folhas dentro do dossel para manter eficientemente a assimilação líquida fotossintética ao longo do dia.

## Considerações finais

De maneira geral, conforme apresentado neste capítulo, informações básicas sobre fenologia, balanço hídrico e trocas gasosas em plantas de umbuzeiro em resposta às variações ambientais diurnas e sazonais são, relativamente, bem conhecidas.

Informações sobre idade de produção, embora imprecisas, indicam um tempo relativamente longo para se alcançar uma produtividade com potencial comercial, o que constitui um entrave para o aproveitamento da espécie em sistemas de produção. Neste sentido, surge a demanda para a identificação de alternativas que acelerem o desenvolvimento de plantas de umbuzeiro até o alcance da maturidade, com rendimento produtivo satisfatório.

Em busca deste objetivo, estudos futuros são necessários para a seleção de acessos promissores em bancos de germoplasma, bem como para a caracterização das condições ambientais ideais para o crescimento, uma vez que constituem temas pouco explorados e que podem contribuir significativamente para o desenvolvimento de modelos de sistema de produção para a espécie.

## Referências

- AIDAR, S. T.; ARAÚJO, F. P.; CHAVES, A. R. de M. **Crescimento inicial e trocas gasosas de mudas de *Spondias enxertadas sobre umbuzeiro***. Petrolina: Embrapa Semiárido, 2013. (Embrapa Semiárido. Boletim de pesquisa e desenvolvimento, 107). Disponível em: <<http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/89081/1/Saulo-2013.pdf>>. Acesso em: 4 maio 2015.
- ALBUQUERQUE, J. A. S.; MOUCO, M. A.; REIS, V. C. **Floração da mangueira através do uso de reguladores de crescimento**. Petrolina: EMBRAPA-CPATSA, 1999. (EMBRAPA-CPATSA. Instruções técnicas, 12).

CAVALCANTI, N. de B.; LIMA, J. L. S.; RESENDE, G. M.; BRITO, L. T. de L. Ciclo reprodutivo do imbuzeiro (*Spondias tuberosa*, Arr. Cam.) no Semi-Árido do Nordeste brasileiro. **Revista Ceres**, Viçosa, MG, v. 47, n. 272, p. 421-439, 2000.

DAVENPORT, T. L.; NÚÑEZ-ELIZEA R. Reproductive physiology. In: LITZ, R. E. (Ed.) **The mango**: botany, production and uses. 2nd ed. Wallingford: Cabi, 1997. p. 69-146.

DUQUE, G. **O Nordeste e as lavouras xerófilas**. 3. ed. Mossoró: Fundação Guimarães Duque, 1980. 316 p. (Coleção mossoroense, 142).

FERRI, M. G.; LABOURIAU, L. G. Water balance of plants from "Caatinga" I. Transpiration of some of the most frequent species of the "caatinga" of Paulo Afonso (Bahia) in the rainy season. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 3, n. 12, p. 301-312, 1952.

FERRI, M. G. Water balance of plants from Caatinga II. Further information on transpiration and stomate behavior. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 3, n.13, p. 237-244, 1953.

FERRI, M. G. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da Caatinga: estudo comparativo da economia de água da sua vegetação. **Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo**. Botânica, São Paulo, v. 12, n. 195, p. 1-70, 1955.

FERRI, M. G. Ecologia comparada del "cerrado" y da la "caatinga". In: CONGRESO VENEZOLANO DE BOTANICA, 5., 1978, Barquisimeto. **Anais...** Barquisimeto: Universidad Centro Occidental, 1978. p. 189-243.

FONSECA, N.; CASTRO NETO, M. T. de; LEDO, C. A. S. Paclobutrazol e estresse hídrico no florescimento e produção da mangueira (*Mangifera indica*) 'Tommy Atkins'. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 27, n. 1, p. 21-24, 2005.

GUERRA, P. de B. **O umbuzeiro**: a civilização da seca. Fortaleza: DNOCS, 1981. p. 186-188.

GRISI, B. M. Ecofisiologia da Caatinga: comportamento hídrico de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. e *Schinopsis Brasiliensis* Engl. **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 28, n. 4, p. 417-425, 1976.

LIMA FILHO, J. M. P. Internal water relations of the umbu tree under semi-arid conditions. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 23, n. 3, p. 518-521, 2001.

LIMA FILHO, J. M. P. Gas exchange of the umbu tree under semiarid conditions. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 26, n. 2, p. 206-208, 2004.

LIMA FILHO, J. M. P. Water status and gas exchange of umbu plants (*Spondias tuberosa* Arr. Cam.) propagated by seeds and stem cuttings. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 29, n. 2, p. 355-358, 2007.

LIMA FILHO, J. M. P. Ecofisiologia do umbuzeiro: In: LEDERMAN, E.; LIRA JÚNIOR, J. S. de; SILVA JÚNIOR, F. da (Ed.) **Spondias no Brasil**: umbu, cajá e espécies afins. Recife: Universidade Federal de Pernambuco, 2008. p. 31-39.

LIMA FILHO, J. M. P. **Ecofisiologia do umbuzeiro (*Spondias tuberosa*, Arr. Cam.)**. Petrolina: Embrapa Semiárido, 2011. (Embrapa Semiárido. Documentos, 240).

LIMA FILHO, J. M. P.; SILVA, C. M. M de S. Aspectos fisiológicos do umbuzeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v.10, n. 23, p.1091-1094, 1988.

- LIMA FILHO, J. M. P.; SANTOS, C. A. S. Avaliações fenotípicas e fisiológicas de espécies de *Spondias* tendo como porta-enxerto o umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Cam.). **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 22, n. 1, p. 59-63, 2009.
- LIMA FILHO, J. M. P.; MOUCO, M. P.; NASCIMENTO, C. E. S.; REIS, C. S. Indução floral do umbuzeiro. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 8., 2001, Ilhéus. **Anais...** Ilhéus: SBFV, 2001. 1 CD-ROM.
- LONG, S. P.; FARAGE, D. K.; GARCIA, R. L. Measurement of leaf and canopy photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange in the field. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 47 p. 1.629-1.642, 1996.
- MENDES, B. V. **Umbuzeiro (*Spondias tuberosa*, Arr. Camara)**: importante fruteira do Semi-Árido. Mossoró, ESAM, 1990. 67 p. (ESAM. Coleção mossoroense. Série C, 564).
- NASCIMENTO, C. E. de S.; OLIVEIRA, V. R. de; NUNES, R. F. de; ALBUQUERQUE, T. C. S. de. Propagação vegetativa do umbuzeiro. In: CONGRESSO FLORESTAL PANAMERICANO, 1.; CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 7., 1993, Curitiba. **Resumos...** Curitiba: SBS; SBEF, 1993. v. 2, p. 454-456.
- NEVES, O. S. C.; CARVALHO, J. G. **Tecnologia da produção do umbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arr. Cam.)**. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2005. Disponível em: <<http://www.editora.ufla.br/index.php/component/phocadownload/category/56-boletins-de-xtensao?download=1094:boletinsextensao>>. Acesso em: 15 set. 2015.
- PIRES, M. G. M. **Estudo taxonômico e área de ocorrência de *Spondias tuberosa* Arr. Cam. (umbuzeiro) no estado de Pernambuco- Brasil**. 1990. 290 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- SANTOS, C. A. F.; NASCIMENTO, C. E. S.; CAMPOS, C. O. Preservação da variabilidade genética e melhoramento do umbuzeiro. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 21, n. 2, p. 104-109, 1999.
- SANTOS, C. A. F.; CAVALCANTI, N. de B.; NASCIMENTO, C. E.; ARAÚJO, F. P. de; LIMA FILHO, J. M. P.; ANJOS, J. B. dos; OLIVEIRA, V. R. de. Umbuzeiro: pesquisas, potenciais e desafios. In: ROMÃO, R. R.; RAMOS, S. R. R. (Org.). **Recursos genéticos vegetais no Estado da Bahia**. Feira de Santana: Ed. da UEFS, 2005. p. 69-81.
- SCHULZE, E. D.; LANGE, O. L.; KAPPEN, L.; EVENARI, M.; BUSHBON, U. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L. under desert conditions. II. The significance of leaf water status and internal carbon dioxide concentration. **Oecologia**, Heidelberg, v.18, p. 219-233, 1975.
- SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; AZEVEDO NETO, A. D.; SANTOS, V. F. Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico. **Acta Botanica Brasilica**, Belo Horizonte, v. 17, p. 231-246, 2003.
- SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; AZEVEDO NETO, A. D.; BRITO, J. Z.; CABRAL, E. L. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de Caatinga no Município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia Série Botânica**, Porto Alegre, v. 59, n. 2, p. 201-205, 2004.
- SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, F. P.; MELO, N. F. Influência do estresse hídrico no comportamento estomático de mudas enxertadas de três acessos de umbuzeiro. In:

CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 10.; CONGRESSO LATINO AMERICANO DE FISILOGIA VEGETAL, 12. Recife. **Anais...** Recife: SBFV, 2005.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; AZEVEDO NETO, A. D.; MARTINS, M. O.; ARAUJO, F. P. de Solutos orgânicos em quatro acessos de umbuzeiro no início da estação seca, Petrolina, PE. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 19., 2006, Cabo Frio. **Frutas do Brasil: saúde para o mundo: palestras e resumos.** Cabo Frio: SBF, 2006a. p. 541.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; LIMA-FILHO, J. M. P.; ARAÚJO, F. P.; LIMA, D. R. M. Trocas gasosas em quatro acessos de umbuzeiro no início da estação seca, Petrolina, PE. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FRUTICULTURA, 19., 2006, Cabo Frio. **Frutas do Brasil: saúde para o mundo: palestras e resumos.** Cabo Frio: SBF, 2006b. p. 334.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, F. P.; MELO, N. F.; AZEVEDO NETO, A. D. Physiological responses to salt stress in young umbu plants. **Environmental and Experimental Botany**, [Amsterdam], v. 63, p. 147-157, 2008.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; VALE, F. H. A.; ARAÚJO, F. P.; PIMENTA, M. A. Stomatal changes induced by intermittent drought in four umbu tree genotypes. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Campos dos Goytacazes, v. 21, n. 1, p. 33-42, 2009a.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; VALE, F. H. A.; MELO, N. F.; ARAÚJO, F. P. Water relations and organic solutes production in four umbu tree (*Spondias tuberosa*) genotypes under intermittent drought. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Campos dos Goytacazes, v. 21, n. 1, p. 43-53, 2009b.

SYVERTSEN, J.; LLOYD, J. J. Citrus. Handbook of environmental physiology of fruits crops. V.II In: SCHAFFER, B.; ANDERSON, P. C. (Ed.). **Sub-tropical and tropical crops.** Florida: CRC Press, 1994. p. 65-99.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology.** 3rd ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2009. 690 p.

TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and Soil**, Dordrecht, v.58, 339-366, 1981.

WELLES, J. M.; NORMAN, J. M. Instrument for indirect measurement of canopy architecture. **Agronomy Journal**, Madison, v. 83, p. 818-825, 1991.

ZHANG, J.; DAVIES, W. J. Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. **Plant, Cell and Environment**, Hoboken, v. 12, p. 73-81, 1989.