

Capítulo 7

FISIOLOGIA DA MANDIOCA

Alfredo Augusto Cunha Alves

Introdução	139
Crescimento e desenvolvimento	139
Estádios de desenvolvimento da planta	139
Emergência - cinco a 15 DAP	141
Início do desenvolvimento foliar e formação do sistema radicular - 15 a 90 DAP ..	141
Desenvolvimento dos ramos e folhas (estabelecimento da copa) - 90 a 180 DAP ..	142
Translocação expressiva de carboidratos para as raízes - 180 a 300 DAP	142
Dormência - 300 a 360 DAP	143
Desenvolvimento da área foliar	143
Divisão e expansão celular	145
Partição de matéria seca e relação fonte-dreno	146
Floração	147
Fotossíntese	148
Cianeto	149
Toxicidade em diferentes ecossistemas	150
Deterioração fisiológica das raízes	151
Influência dos fatores climáticos	151
Temperatura	152
Fotoperíodo	154
Radiação solar	156
Déficit hídrico	157
Tolerância à seca	157
Controle da abertura estomática	158
Crescimento foliar	159
Acumulação de ácido abscísico	160
Ajustamento osmótico	161
Referências bibliográficas	162

INTRODUÇÃO

Devido à tolerância a solos pobres e condições climáticas adversas, a mandioca é geralmente cultivada por pequenos produtores como uma cultura de subsistência, em diferentes tipos de sistemas de produção. Embora seja uma espécie perene, as raízes de reserva podem ser colhidas de 6 a 24 meses, dependendo da variedade e das condições de cultivo. Nos Trópicos Úmidos as raízes podem ser colhidas entre 6 a 7 meses após o plantio. Entretanto, em regiões com prolongado período de seca ou frio, os agricultores normalmente fazem a colheita após 18 a 24 meses. Além disso, as raízes podem ser deixadas no campo, sem colher por um longo período, tornando a mandioca um cultivo de segurança contra a fome.

A mandioca pode ser propagada por estacas ou manivas (pedaços do caule) ou por semente sexual, sendo a estaquia o método mais utilizado. A propagação por sementes sexuais ocorre em condições naturais e é usada, em maior escala, em programas de melhoramento genético. As plantas provenientes de sementes sexuais levam mais tempo para se estabelecer e são menores e menos vigorosas que as plantas oriundas de estacas.

CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO

Estádios de desenvolvimento da planta

Como a mandioca é uma planta perene, ela pode crescer indefinidamente, alternando períodos de crescimento vegetativo, armazenamento de carboidratos nas raízes e até períodos de quase dormência, provocada por condições climáticas severas, tais como baixa temperatura e déficit prolongado de água. Há uma correlação positiva entre a biomassa total e a biomassa das raízes de reserva (Boerbom, 1978; Ramanujam, 1990) (Fig. 1). Ocorrem distintas fases de desenvolvimento durante o crescimento da planta, cuja duração e existência dependem de vários fatores relacionados a diferenças varietais, condições ambientais e práticas culturais. O crescimento da planta em intervalos de 15 e 60 dias, da emergência até 150 e até 360 dias após o plantio (DAP), durante o primeiro ciclo, está representado respectivamente nas Fig. 2 e 3. Os resultados apresentados nessas duas figuras são consistentes com os de outros autores (Howeler & Cadavid, 1983; Ramanujam & Biradar, 1987;

Távora et al., 1995; Peressin et al., 1998). Os períodos e principais eventos fisiológicos durante o crescimento de uma planta de mandioca, sob condições favoráveis no campo, podem ser visualizados nessas figuras e são resumidos a seguir.

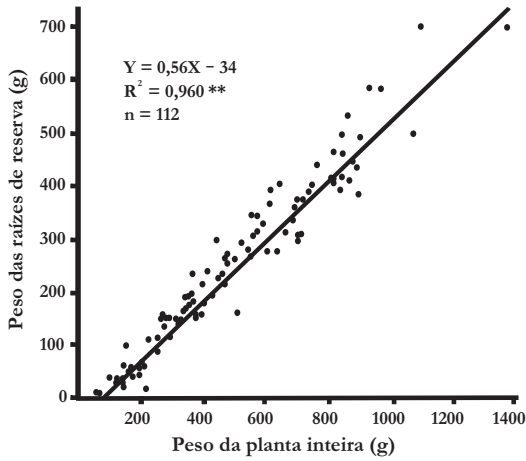


Fig 1. Relação entre matéria seca da planta inteira (X) e das raízes de reserva (Y), em plantas individuais de mandioca cultivadas em campo. Fonte: Boerboom (1978).

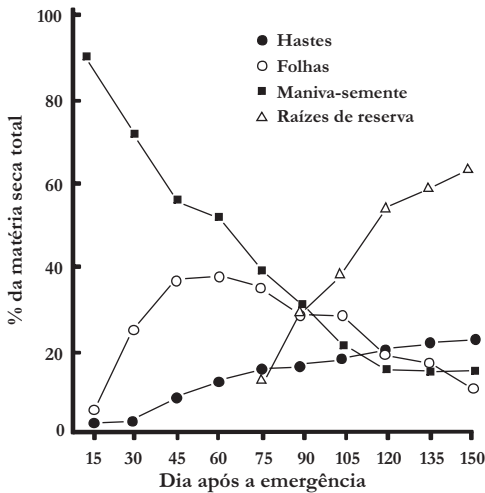


Fig 2. Partição de matéria seca durante o estágio inicial de desenvolvimento da mandioca (até 150 dias após a emergência), variedade Cigana Preta. Cruz das Almas, BA. Fonte: Porto (1986).

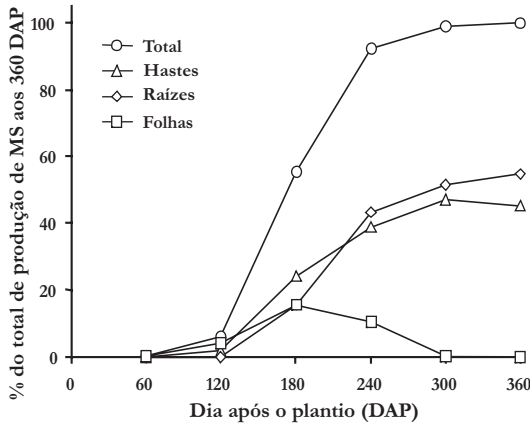


Fig. 3. Crescimento da planta de mandioca durante o primeiro ciclo (12 meses). Média de duas variedades.

Fonte: figura elaborada com dados de Lorenzi (1978).

Emergência - cinco a 15 DAP

- De 5 a 7 DAP surgem as primeiras raízes adventícias a partir da superfície basal da estaca e, ocasionalmente, a partir das gemas sob o solo.
- Entre 10 a 12 DAP ocorre a emergência dos primeiros brotos, seguida pelo surgimento de pequenas folhas (Conceição, 1979).
- A emergência é completada aos 15 DAP.

Início do desenvolvimento foliar e formação do sistema radicular - 15 a 90 DAP

- Até 30 DAP o crescimento da parte aérea e das raízes depende da reserva da maniva-semente.
- As folhas verdadeiras começam a se expandir em torno de 30 DAP (Fig. 2), quando o processo fotossintético começa a contribuir positivamente para o crescimento da planta.
- As raízes fibrosas começam a crescer, substituindo as primeiras raízes adventícias. Essas novas raízes começam a penetrar no solo, alcançando 40 a 50 cm de profundidade, e atuam na absorção de água e nutrientes (Conceição, 1979).
- Poucas raízes fibrosas (3 a 14) tornar-se-ão raízes de reserva, as quais podem ser distinguidas das fibrosas a partir de 60 a 90 DAP (Cock et al., 1979; Fig. 4). Aos 75 DAP as raízes de reserva representam 10% a 15% da matéria seca (MS) total (Fig. 2).



Fig. 4. Definição das raízes de reserva, 60 a 90 dias após o plantio (DAP). Neste período, 3 a 15 raízes fibrosas tornam-se raízes de reserva.

Desenvolvimento dos ramos e folhas (estabelecimento da copa) - 90 a 180 DAP

- As maiores taxas de crescimento das folhas e ramos ocorrem nesse período, quando o padrão de ramificação e a arquitetura da planta são definidos (Fig. 3).
- De 120 a 150 DAP as folhas são capazes de interceptar grande parte da luz que incide na copa (Veltkamp, 1985c).
- O tamanho máximo da copa e a maior partição de MS para as folhas e ramos ocorrem nessa fase (Howeler & Cadavid, 1983; Ramanujam, 1985; Távora et al., 1995).
- As raízes de reserva continuam a tuberização.
- O crescimento vegetativo mais ativo ocorre nesse período (Ramanujam, 1985).

Translocação expressiva de carboidratos para as raízes - 180 a 300 DAP

- A partição de fotoassimilados das folhas para as raízes é acelerada, aumentando, ainda mais, a tuberização das raízes de reserva (Fig. 3).

- As maiores taxas de acumulação de MS nas raízes de reserva ocorrem nesse período (Fig. 3) (Boerboom, 1978; Távora et al., 1995; Peressin et al., 1998).
- Aumentam a senescência foliar e a taxa de queda das folhas (Fig. 3).
- As hastes tornam-se mais lignificadas (Conceição, 1979).

Dormência - 300 a 360 DAP

- A taxa de produção de folhas torna-se reduzida.
- Quase todas as folhas caem e o crescimento vegetativo dos ramos é paralizado.
 - Somente a translocação de amido para as raízes é mantida, atingindo-se a máxima partição de MS para as raízes.
 - Essa fase ocorre, principalmente, em regiões onde existe significativa variação de temperatura e chuva.
- A planta completa seu ciclo de 12 meses, o qual pode ser seguido por um novo período de crescimento vegetativo, acumulação de MS nas raízes e nova dormência.

Desenvolvimento da área foliar

A análise de crescimento e produtividade de uma cultura tem sido avaliada com base em dois parâmetros: índice de área foliar - IAF, ou seja, a área foliar por unidade de área do solo, e taxa assimilatória líquida - TAL, que é a taxa de produção de MS por unidade de área foliar. Em mandioca, tem sido observada correlação positiva entre a área foliar ou duração da área foliar e o rendimento das raízes de reserva, indicando que a área foliar é crucial para determinar a taxa de crescimento da cultura e a taxa de tuberização das raízes (Sinha & Nair, 1971; Cock, 1976; Cock et al., 1979). A área foliar total por planta depende do número de ápices ativos (padrão de ramificação), do número de folhas formadas por ápice, do tamanho e longevidade da folha. Considerando que existem significativas variações varietais e influência de condições ambientais (Veltkamp, 1985a), é importante caracterizar o desenvolvimento da área foliar da mandioca e seus componentes. Os valores de alguns parâmetros relacionados com o crescimento da folha de mandioca podem ser observados na Tabela 1.

Após a emergência e sob condições normais, a folha de mandioca alcança seu tamanho final com 10 a 12 dias. A vida da folha (da emergência até a abscisão) depende da variedade, nível de sombreamento, déficit hídrico e temperatura (Cock et al., 1979; Irikura et al., 1979), e pode variar de 40 a 210 dias (Tabela 1), mas comumente persiste de 60 a 120 dias (Cock, 1984).

Tabela 1. Parâmetros relacionados ao crescimento da folha durante o primeiro ciclo (12 meses) e alguns valores encontrados em mandioca.

Parâmetro de crescimento foliar	Valor	Fonte ⁽¹⁾
Área foliar individual	50 a 600 cm ²	1, 2, 7
Período de expansão (da emergência até tamanho final)	12 dias	4
Longevidade foliar (de completamente expandida até abscisão)	36 a 100 dias	3, 4
Vida da folha (da emergência até abscisão)	40 a 210 dias	2, 5, 6, 7
Número de folhas retidas/planta	44 a 146	3
Taxa de produção de folhas/haste	4 a 22 por semana	3
Taxa de queda de folhas/planta	10 a 24 folhas por semana	3
Área foliar total	1,24 a 3,38 m ²	3
Número cumulativo de folhas/ápice	117 a 162	7, 8

⁽¹⁾1. Ramanujam (1982); 2. Splittstoesser & Tunya (1992); 3. Ramanujam & Indira (1983); 4. Conceição (1979); 5. Irikura et al. (1979); 6. Ramanujam (1985); 7. Veltkamp (1985a); 8. Cock et al. (1979).

O tamanho das folhas varia entre diferentes variedades e com o estágio de desenvolvimento da planta. As folhas produzidas entre 3 e 4 meses após o plantio - MAP são as maiores e a área foliar total máxima ocorre entre 4 e 5 MAP (Cock et al., 1979; Irikura et al., 1979). O tamanho da folha é influenciado, também, por alterações no padrão de ramificação, sendo as maiores produzidas quando o número de ápices ativos é reduzido (Tan & Cock, 1979). A taxa de formação de folhas diminui com a idade da planta e é menor em baixas temperaturas (Irikura et al., 1979).

Diferenças no IAF médio estão estreitamente relacionadas com a taxa de tuberização das raízes. O IAF ótimo para a tuberização está entre 3,0 e 3,5 (Cock et al., 1979), em uma grande faixa de temperatura (Irikura et al., 1979). O desenvolvimento inicial da área foliar é lento, levando 60 a 80 DAP para alcançar um IAF igual a 1,0. A partir de 120

a 150 DAP, a interceptação da luz pela copa gira em torno de 90%, com um IAF de 3,0 (Veltkamp, 1985a). Para alcançar alto rendimento de raízes, a planta deve atingir um IAF de 3,0 a 3,5 o mais rápido possível e mantê-lo por um período de tempo o mais longo possível (Cock et al., 1979; Veltkamp, 1985a). Substancial abscisão foliar começa quando os valores de IAF estão entre 5,0 e 6,0 (Keating et al., 1982a).

Divisão e expansão celular

O desenvolvimento da área foliar é essencialmente dependente dos processos de divisão e expansão celular, que determinam o número de células por folha madura e o tamanho da célula, respectivamente. Portanto, a área foliar final é diretamente afetada pela taxa e duração da divisão e expansão da célula (Takami et al., 1981; Lecoeur et al., 1995). O desenvolvimento temporal da divisão e expansão de células da epiderme inferior (adaxial) da folha de mandioca foi proposta por Alves (1998) (Fig. 5). A transição de divisão para expansão celular é discreta e ocorre quando a área da folha alcança 5% do seu tamanho final, correspondendo, aproximadamente, à primeira folha fechada da base para o ápice. Portanto, quando a folha de mandioca começa a abrir, quase toda a divisão celular deixa de ocorrer e um rápido processo de expansão celular se inicia.

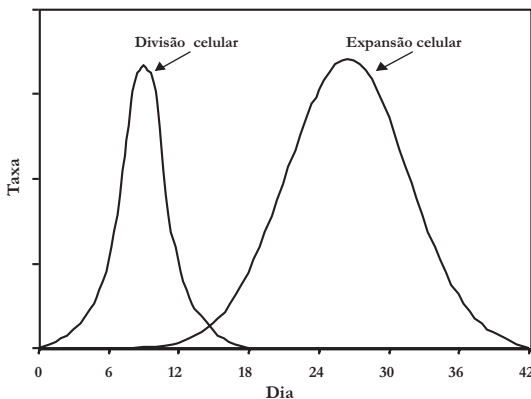


Fig. 5. Desenvolvimento temporal dos processos de divisão e expansão celular durante o desenvolvimento da epiderme inferior da folha de mandioca.

Fonte: Alves (1998).

Partição de matéria seca e relação fonte-dreno

Durante o crescimento da mandioca, os carboidratos produzidos pela fotossíntese devem ser distribuídos para assegurar um bom desenvolvimento da fonte (folhas ativas) e fornecer fotoassimilados para os drenos (raízes de reserva, hastes e folhas em crescimento). Os fotoassimilados são translocados, principalmente, para as hastes e raízes de reserva, e a acumulação nas folhas decresce durante o ciclo da planta. Até 60 a 75 DAP, a mandioca acumula mais MS nas folhas do que nas hastes e raízes, não incluindo a maniva-semente (Fig. 2). Posteriormente, as raízes de reserva aumentam rapidamente, alcançando 50% a 60% da MS total em torno de 120 DAP (Fig. 2) (Howeler & Cadavid, 1983; Távora et al., 1995). Depois do quarto mês, mais MS é acumulada nas raízes que no resto da planta. Na colheita (aos 12 meses), a MS está presente principalmente nas raízes, seguidas pelas hastes e folhas (Fig. 3) (Howeler & Cadavid, 1983). Portanto, durante o ciclo de crescimento, a distribuição da MS para as diferentes partes da planta é constante, com uma alta correlação linear positiva da MS total com a MS das raízes (Fig. 1) (Velkamp, 1985d).

O período das taxas máximas de acumulação de MS depende do genótipo e das condições de crescimento. Oelsgle (1975) e Lorenzi (1978) observaram taxas máximas de acumulação de MS aos 4 a 6 seis meses e aos 7 meses, respectivamente, em altas latitude e altitude. Por outro lado, Howeler & Cadavid (1983) observaram taxas máximas de acumulação de MS mais precocemente, de 3 a 5 MAP, sob condições mais tropicais, onde o crescimento é mais rápido. A distribuição da MS para partes economicamente úteis da planta é medida pelo índice de colheita - IC. Em mandioca, o IC representa a eficiência da produção de raízes de reserva e é, normalmente, determinado pela razão do peso das raízes de reserva pelo peso total da planta. Diferenças significativas no IC têm sido observadas entre variedades, indicando que esse índice pode ser usado como um critério de seleção para maiores rendimentos em mandioca. Valores de IC de 0,49 a 0,77 são encontrados após 10 a 12 MAP (Lorenzi, 1978; Cavalcanti, 1985; Pinho et al., 1995; Távora et al., 1995; Peressin et al., 1998). Embora a distribuição da MS seja constante, sua acumulação depende da disponibilidade de fotoassimilados (atividade da fonte) e da capacidade de dreno das partes de reserva. O

número das raízes de reserva e seus pesos médios são componentes de rendimento que determinam a capacidade de dreno. A significativa correlação positiva da taxa fotossintética com o rendimento de raízes e com a biomassa total, bem como as correlações entre IAF, interceptação da radiação e produção de biomassa, indicam que a demanda por fotoassimilados pelas raízes aumenta a atividade fotossintética (Williams, 1972; Mahon et al., 1976; El-Sharkawy & Cock, 1990; Ramanujam, 1990).

O balanço entre a atividade fonte e dreno é essencial para a planta alcançar sua produtividade máxima. Estudos têm indicado que uma redução de até 25% no número de raízes de reserva não afeta a MS total ou das raízes e o IAF (Cock et al., 1979). Por outro lado, Ramanujam & Biradar (1987) observaram que a redução de 50% a 75% das raízes de reserva afetou a taxa de crescimento das raízes, sem alterar a taxa de crescimento da parte aérea, indicando que o crescimento dos ramos é independente do crescimento das raízes de reserva. A influência do tamanho da fonte sobre a produção de MS mostra que a taxa assimilatória líquida - TAL e o crescimento das raízes de reserva são reduzidos quando o tamanho da fonte é aumentado de um IAF de 3,0 para 6,0 (Ghosh et al., 1988).

Floração

Pouco é conhecido sobre a floração da mandioca e, em alguns clones, jamais foram observadas flores. A floração pode começar após seis semanas do plantio, embora a época precisa da floração dependa da variedade e do ambiente. Parece que a mandioca floresce melhor em temperaturas moderadas (aproximadamente 24°C). Tem sido sugerido que a ramificação das hastes está relacionada com o início da floração, a qual é promovida por dias longos em algumas variedades. Normalmente, o meristema apical torna-se reprodutivo quando ocorre a ramificação, mas o aborto de flores é muito comum.

Keating et al. (1982a) avaliaram a mandioca em 12 diferentes épocas de plantio em latitude elevada (27° 37' S), onde o fotoperíodo varia de 11,2 a 14,8 horas. A maior concentração da floração e ramificação ocorreu em fotoperíodos maiores do que 13,5 horas. Cunha & Conceição (1975) e Bruijn (1977) sugeriram que floração em mandioca pode ser promovida pelo aumento do comprimento do dia.

FOTOSSÍNTESE

A fotossíntese da mandioca segue o modelo C3 (Veltkamp, 1985e; Edwards et al., 1990; Angelov et al., 1993; Ueno & Agarie, 1997), com taxas máximas variando de 13 a 24 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em condições de casa de vegetação ou câmara de crescimento (Mahon et al., 1977b; Edwards et al., 1990), e de 20 a 35 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em condições de campo (El-Sharkawy & Cock, 1990). A mandioca apresenta um alto ponto de compensação para o CO_2 , de 49 a 68 $\mu\text{L L}^{-1}$, típico de plantas C_3 (Mahon et al., 1977a; Edwards et al., 1990; Angelov et al., 1993). Em condições de campo, a fotossíntese da mandioca apresenta uma temperatura ótima elevada (35°C), um largo platô (25 a 35°C) (El-Sharkawy & Cock, 1990) e não é saturada pela luz até 1800 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (El-Sharkawy et al., 1992b) ou 2000 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Angelov et al., 1993). Portanto, a mandioca é bem adaptada às condições tropicais, necessitando de altas temperatura e radiação solar para um ótimo desenvolvimento foliar e para expressar seu potencial fotossintético. Tanto o rendimento das raízes de reserva como a biomassa total apresentam correlação positiva com a taxa fotossintética (El-Sharkawy & Cock, 1990; Ramanujam, 1990).

Morfologicamente, as folhas de mandioca possuem algumas características especiais relacionadas à alta produtividade e tolerância à seca e, conseqüentemente, à elevada fotossíntese. A superfície inferior do mesófilo possui epiderme com células papiliformes, enquanto que a superfície superior é lisa, com alguns estômatos e tricomas dispersos. As células papilosas adicionam cerca de 15% na espessura da folha e aumentam, cerca de duas a três vezes, a rota de difusão do estômato para a atmosfera (Angelov et al., 1993). As folhas de mandioca possuem células da bainha bem distintas, com células pequenas de parede fina, separadas espacialmente, abaixo das células paliçádicas (diferente da anatomia Kranz). Além de realizar fotossíntese tipo C_3 , essas células podem ser utilizadas no transporte de fotoassimilados na folha. Na anatomia Kranz, típica de plantas C_4 , as células da bainha estão todas em contato direto com muitas células do mesófilo (Edwards et al., 1990).

CIANETO

Todos os órgãos da mandioca, exceto as sementes, contêm glucosídeo cianogênico - GC. Variedades com menos de 100 mg kg⁻¹ de raízes frescas são chamadas “doces”, enquanto que variedades com 100 a 500 mg kg⁻¹ são mandiocas “amargas” (Wheatley et al., 1993). O GC mais abundante é a linamarina (85%), com menores quantidades de latoaustralina. A concentração total de GC depende da variedade, condições ambientais, práticas culturais e estágio de desenvolvimento da planta (McMahon et al., 1995). A variação encontrada em algumas partes da planta de mandioca é apresentada na Tabela 2.

A linamarina, que é sintetizada na folha e transportada para as raízes, é quebrada pela enzima linamarase, também encontrada em tecidos de mandioca (Wheatley & Chuzel, 1993). Quando a linamarina é hidrolisada, libera HCN, um veneno volátil – DL_{50-60mg} para humanos (Cooke & Coursey, 1981) –, que pode ser desintoxicado pelo corpo humano (Oke, 1983). Em células intactas, a compartimentalização da linamarase na parede celular e da linamarina nos vacúolos evita a formação de cianeto livre. Com o processamento, a ruptura dos tecidos garante que a enzima entre em contato com o substrato, resultando numa rápida produção de cianeto livre (Wheatley & Chuzel, 1993). A extração da manipueira (ralação e prensagem), aquecimento, fermentação, secagem ou a combinação desses tratamentos de processamento ajudam a reduzir a concentração de HCN a níveis não tóxicos (O’Hair, 1990).

Tabela 2. Concentração de cianeto em diferentes partes da planta de mandioca.

Parte da planta	Concentração de cianeto total	Fonte ⁽¹⁾
Polpa da raiz (parênquima)	3 a 121 mg/100 g MS ⁽²⁾	1
	3 a 135 mg/100 g MS	2
	1 a 40 mg/100 g MF	1
Casca da raiz	6 a 55 mg/100 g MS	2
	5 a 77 mg/100 g MS	1
	17 a 267 mg/100 g MF	1
Folha	1 a 94 mg/100 g MS	1
	0,3 a 29 mg/100 g MF	1

⁽¹⁾1. Barrios & Bressani (1967); 2. Wheatley & Chuzel (1993).

⁽²⁾MS = matéria seca; MF = matéria fresca.

Toxicidade em diferentes ecossistemas

Com o objetivo de avaliar a influência de ecossistemas contrastantes sobre a toxicidade de variedades de mandioca, foi realizado um estudo em Itaberaba, BA, região caracterizada como semi-árida (precipitação média anual de 715 mm) e em Una, BA, onde não há período de deficiência hídrica, com precipitação média anual de 2011 mm, semelhante à região tropical úmida. Em cada local, foram plantadas 500 variedades de mandioca oriundas do Banco de Germoplasma da **Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical**. Doze meses após o plantio, avaliou-se a toxicidade da polpa da raiz, pelo método do picrato alcalino, no qual o teor de cianeto é estimado qualitativamente em diferentes graus de toxicidade (1 a 9) (Williams & Edwards, 1980). Das 500 variedades, foram avaliadas um total de 409 comuns a ambos os locais.

Nos dois locais houve maior percentual (79,2 %) de variedades com alta toxicidade (grau > 5). A baixa toxicidade (grau ≤ 5) ocorreu em apenas 20,8 % do germoplasma avaliado. Por outro lado, observou-se diferenças na distribuição de frequência das variedades quanto aos graus de toxicidade observados nos dois ecossistemas, mostrando uma ampla variabilidade genética para toxicidade. O ambiente semi-árido proporcionou um maior percentual (88,0 %) de variedades com alta toxicidade, em relação ao trópico úmido (70,4 %), enquanto que a baixa toxicidade foi maior nas condições de trópico úmido (29,6 %) do que o semi-árido (12,0 %) (Alves & Fukuda, 1992; Fig. 6). A elevada toxicidade em condições semi-áridas foi, provavelmente, devido ao prolongado período de deficiência hídrica. Portanto, a toxicidade de mandioca é fortemente influenciada pelas condições ambientais.

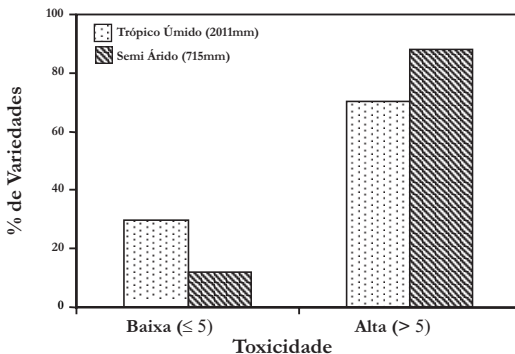


Fig. 6. Influência do ecossistema na toxicidade das raízes (concentração de cianeto) no germoplasma de mandioca. Total de 409 variedades, colhidas aos 12 meses após plantio.

Fonte: figura elaborada com dados de Alves & Fukuda (1992).

DETERIORAÇÃO FISIOLÓGICA DAS RAÍZES

As raízes de mandioca apresentam o período de pós-colheita mais curto entre as principais culturas que produzem raízes de reserva (Ghosh et al., 1988). As raízes são altamente perecíveis e normalmente tornam-se inadequadas para o consumo dentro de 24 a 72 horas após a colheita, devido ao rápido processo de deterioração, no qual ocorre a síntese de compostos fenólicos simples, formando pigmentos preto, marrom e azul (condensação de taninos) (Wheatley & Chuzel, 1993). Provavelmente, compostos fenólicos nas raízes são oxidados a substâncias tipo quinona, que são complexadas com pequenas moléculas, como aminoácidos, para formar pigmentos coloridos que são depositados no sistema vascular (Ghosh et al., 1988). A desidratação do tecido, principalmente nos locais onde as raízes sofreram injúrias mecânicas, acelera o início da deterioração. As alterações das raízes dependem das condições e duração do armazenamento, estado fisiológico do material armazenado e de características varietais (Ghosh et al., 1988).

A polifenol oxidase - PFO é uma enzima que oxida fenóis à quinona. Qualquer processo que iniba a PFO, tais como aquecimento, frio, atmosfera anaeróbica e tratamento de raízes com inibidores (ácido ascórbico, glutatona e KCN), previne a deterioração fisiológica. A deterioração secundária pode seguir a deterioração fisiológica ou primária, 5 a 7 dias após a colheita. Esse processo é devido à infecção microbiana dos tecidos mecanicamente danificados e resulta na mesma coloração que ocorre na deterioração fisiológica (Wheatley & Chuzel, 1993).

INFLUÊNCIA DOS FATORES CLIMÁTICOS

A mandioca é encontrada em uma grande área de diferentes condições climáticas e edáficas, entre 30°N e 30°S de latitude, crescendo em regiões desde o nível do mar até 2.300 m de altitude, principalmente em áreas consideradas marginais para outras culturas: solos com baixa fertilidade, precipitação anual de menos de 600 mm no Semi-Árido até acima de 1.500 mm nos Trópicos Úmido e Subúmido. Devido à grande diversidade ecológica, a mandioca é submetida a ampla variação de temperatura, fotoperíodo, radiação solar e chuva.

Temperatura

A temperatura afeta a brotação da maniva, a formação e tamanho da folha, a formação das raízes de reserva e, conseqüentemente, o crescimento geral da planta. O comportamento da mandioca, sob variações de temperatura que normalmente ocorrem onde a mandioca é cultivada, indica que seu crescimento é favorecido quando a temperatura média anual varia de 25°C a 29°C (Conceição, 1979), mas pode tolerar de 16°C a 38 °C (Cock, 1984). Os principais efeitos fisiológicos provocados pela temperatura sobre o desenvolvimento da mandioca podem ser observados na Tabela 3.

Em baixas temperaturas (16°C), a brotação da maniva é demorada; a taxa de produção de folhas e o peso seco das raízes (total e de reservas) é reduzido (Cock & Rosas, 1975). A brotação é acelerada quando a temperatura aumenta até 30°C, mas é inibida com temperaturas acima de 37°C (Keating & Evenson, 1979). Quando a temperatura diminui, o desenvolvimento da área foliar torna-se mais lento, porque o tamanho máximo das folhas individuais é menor e menos folhas são produzidas em cada ápice, embora a vida da folha seja aumentada (Irikura et al., 1979). Com temperaturas entre 15°C a 24°C, as folhas mantêm-se na planta até 200 dias (Irikura et al., 1979), enquanto que, com temperaturas mais altas, a vida da folha chega a 120 dias (Splittstoesser & Tunya, 1992).

Tabela 3. Efeito da temperatura sobre o desenvolvimento da mandioca.

Temperatura do ar (°C)	Efeitos fisiológicos
<17 ou >37	Brotação é prejudicada
28,5 a 30	Rápida brotação (ótimo)
<15	Inibição do crescimento da planta
16 a 38	A planta de mandioca pode crescer
25 a 29	Ótimo para o crescimento da planta
<17	Redução da taxa de produção total, de folhas e das raízes
20 a 24	Aumento do tamanho e da taxa de produção de folhas; redução da vida da folha
28	Queda de folhas é acelerada; redução no nº de ramos
25 a 30	Maiores taxas de fotossíntese em casa-de-vegetação
30 a 40	Maiores taxas de fotossíntese no campo
16 a 30	Taxa de transpiração aumenta linearmente e então declina

Fonte: Wholey & Cock (1974); Cock & Rosas (1975); Mahon et al. (1977b); Conceição (1979); Irikura et al. (1979); Keating & Evenson (1979); El-Sharkawy et al. (1992b).

Existe uma interação genótipo versus temperatura para desempenho da planta quanto ao rendimento. Irikura et al. (1979) avaliaram quatro variedades sob diferentes temperaturas e verificaram que maiores rendimentos foram obtidos em diferentes temperaturas de acordo com a variedade, indicando que o efeito da seleção natural é altamente significativo na adaptação varietal (Tabela 4).

O principal efeito da temperatura é sobre a produção biológica, considerando que a partição de matéria seca não altera muito quando a mandioca é cultivada sob diferentes temperaturas (Cock & Rosas, 1975). Altas temperaturas estão associadas com uma maior taxa de crescimento da cultura - TCC e maior taxa fotossintética. El-Sharkawy et al. (1992b) avaliaram, sob diferentes ambientes, a fotossíntese de três variedades procedentes de locais contrastantes, e verificaram que a taxa fotossintética aumentou com o aumento da temperatura, alcançando a taxa máxima entre 30°C e 40°C. Em todas as variedades a fotossíntese foi substancialmente menor nas folhas desenvolvidas em baixas temperaturas, do que naquelas desenvolvidas em clima quente. A alta sensibilidade da fotossíntese à temperatura indica a necessidade de selecionar-se genótipos mais tolerantes às baixas temperaturas, para serem usados nas terras altas dos trópicos e subtropicais.

Tabela 4. Rendimento de raízes frescas de quatro variedades contrastantes de mandioca, aos 12 meses após o plantio, sob três regimes diferentes de temperatura.

Variedade	Temperatura (°C)		
	20	24	28
	----- t/ha -----		
M Col 22	9,3	27,7	39,4
M Mex 59	22,8	38,8	30,4
M Col 113	24,2	26,1	23,9
Popayán	28,9	15,7	9,4

Fonte: Irikura et al. (1979).

Fotoperíodo

O período de luz durante o dia (fotoperíodo) afeta vários processos fisiológicos das plantas. As diferenças de fotoperíodo na Região Tropical são pequenas, variando entre 10 e 12 horas durante todo o ano. Desse modo, o fotoperíodo pode não ser limitante na produção de raízes de mandioca nessa região. Por outro lado, as restrições com relação à distribuição de mandioca fora da zona tropical pode ser devido aos efeitos da variação do fotoperíodo sobre a fisiologia da planta. Embora os estudos sobre o efeito do fotoperíodo em mandioca sejam escassos, alguns deles indicam que a tuberização, partição de fotoassimilados e floração são afetados.

Experimentos nos quais o fotoperíodo foi artificialmente alterado indicaram que o fotoperíodo ótimo para mandioca está em torno de 12 horas, com prováveis diferenças varietais com relação ao fotoperíodo crítico (Bolhuis, 1966). Dias longos promovem o crescimento da parte aérea e diminuem o desenvolvimento das raízes de reserva, enquanto que dias curtos aumentam o crescimento das raízes de reserva e reduzem a parte aérea, sem influenciar a matéria seca total (Fig. 7). O aumento da matéria seca na parte aérea sob dias longos é resultado dos significantes aumentos da altura da planta, da área foliar, do número de ápices por planta e do número de folhas por ápice (Velkamp, 1985b). Isso sugere uma relação antagônica entre o crescimento da parte aérea e o desenvolvimento das raízes de reserva, em resposta à variação do fotoperíodo (Fig. 7).

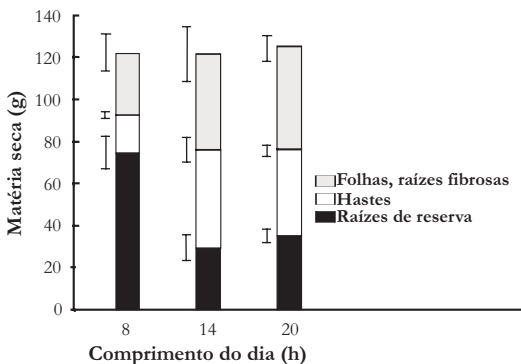


Fig. 7. Efeito do comprimento do dia sobre a distribuição de matéria seca em mandioca, 16 semanas após o plantio. Linhas verticais indicam duas vezes o erro padrão da MS total, MS das hastes e das raízes de reserva.

Fonte: adaptada de Lowe et al. (1976).

Existem diferenças varietais quanto à sensibilidade aos dias longos (Carvalho & Ezeta, 1983). Em condições de campo, Veltkamp (1985b) submeteu três variedades a dois fotoperíodos (12 e 16 horas), durante toda a fase de crescimento da planta. Ele observou que a porcentagem de decréscimo no rendimento de raízes de reserva, sob dias longos, foi maior na variedade MCol 1684 (47%) e menor na MCol 22 (13%) (Tabela 5). Diferenças no rendimento foram devidas, principalmente, à menor eficiência da produção de raízes de reserva ou índice de colheita sob 16 horas, porque a matéria seca total foi maior nesse fotoperíodo. Nenhum efeito do fotoperíodo foi encontrado para o peso da planta, quando a acumulação de amido nas raízes aparentemente começou (valores de IAAA - início aparente da acumulação de amido) (Tabela 5). Portanto, a redução no rendimento de raízes parece estar mais relacionada à mudança no padrão de distribuição da matéria seca, do que com o atraso no início da formação das raízes de reserva. Considerando que o fotoperíodo afeta, primariamente, a parte aérea, que uma resposta secundária ocorre nas raízes (Keating et al., 1982b) e que o crescimento dos ramos tem preferência sobre as raízes (Cock et al., 1979; Tan & Cock, 1979), fotoperíodos longos podem aumentar a necessidade de crescimento da parte aérea e, assim, reduzir o excesso de carboidratos disponíveis para o crescimento das raízes (Veltkamp, 1985b).

Tabela 5. Produção e distribuição da matéria seca – MS de mandioca, 272 dias após o plantio, sob fotoperíodo natural (aproximadamente 12 horas) e sob 16 horas de fotoperíodo.

Genótipo	Fotoperíodo	MS total (t/ha) ⁽¹⁾	MS da raiz de reserva (t/ha)	Índice de colheita – IC	IAAA ⁽²⁾ (t/ha)
M Col 1684	Natural ⁽³⁾	16,7	9,1	0,54	1,5
	16 horas ⁽⁴⁾	17,3	4,6	0,27	1,2
M Ptr 26	Natural	14,5	8,1	0,61	1,5
	16 horas	15,9	4,9	0,42	1,3
M Col 22	Natural	15,5	9,5	0,56	1,2
	16 horas	19,5	8,3	0,31	1,1

⁽¹⁾Inclui o peso das folhas caídas.

⁽²⁾IAAA = início aparente da acumulação de amido; corresponde ao peso da cultura quando começa a acumulação de amido nas raízes.

⁽³⁾Natural = aproximadamente 12 horas.

⁽⁴⁾16 horas = 12 horas de fotoperíodo natural + 4 horas de luz artificial.

Fonte: Veltkamp (1985b).

Radiação solar

O sistema de produção mais comum em mandioca é o consórcio com outras culturas. Na América Latina e África, a mandioca é normalmente associada com uma espécie granífera de ciclo menor que ela, tal como milho, arroz ou leguminosas (feijão, caupi ou amendoim) (Mutsaers et al., 1993). A mandioca é, também, consorciada com culturas perenes (Ramanujam et al., 1984). Em todos os casos, a mandioca é normalmente plantada após as espécies consorciadas. Mesmo quando plantada ao mesmo tempo, a cultura associada se estabelece mais rapidamente que a mandioca. Portanto, em sistema consorciado, a mandioca está sempre sujeita a diferentes graus de sombreamento e baixa intensidade luminosa nos primeiros estádios de desenvolvimento. Considerando que a mandioca é uma cultura que requer alta radiação solar para realizar a fotossíntese mais eficientemente (El-Sharkawy et al., 1992b), é muito importante saber o efeito do sombreamento sobre o seu desenvolvimento e produção. Ramanujam et al. (1984) avaliaram 12 variedades de mandioca em consórcio com coco (85% a 90% de sombreamento); sob sombreamento, o processo de tuberização (enchimento) das raízes começou cerca de três semanas depois, em relação às plantas crescidas sem sombreamento, e o número de raízes de reserva por planta e a taxa assimilatória líquida foram reduzidas. Okoli & Wilson (1986) submetem a mandioca a seis regimes de sombreamento e observaram que todos os níveis de sombra atrasaram o enchimento das raízes de reserva e que os níveis de 20%, 40%, 50%, 60% e 70% de sombra reduziram o rendimento de raízes em 43%, 56%, 59%, 69% e 80%, respectivamente.

Em relação à parte aérea, sob condições de campo, o sombreamento aumenta a altura da planta e as folhas tendem a tornar-se adaptadas às condições de baixa luminosidade, aumentando a área foliar por unidade de peso (Fukai et al., 1984; Ramanujam et al., 1984; Okoli & Wilson, 1986). Em condições ideais de crescimento, as folhas de mandioca têm uma vida de até 125 dias (Splittstoesser & Tunya, 1992). Níveis de até 75% de sombra têm muito pouco efeito sobre a vida da folha; mas sob 95% a 100% de sombra as folhas caem dentro de dez dias (Cock et al., 1979).

Aresta & Fukai (1984) observaram que com apenas 22% de sombra, a taxa de alongamento das raízes fibrosas foi reduzida em 53% e a de crescimento das raízes de reserva em 36%, sem alterar a taxa de crescimento da parte aérea, que foi significativamente diminuída em 32% somente sob 68% de sombra. Portanto, sob condições de limitação de fotossíntese, causada pela baixa radiação solar, grande parte dos fotoassimilados são utilizados para o crescimento da parte aérea, afetando significativamente o desenvolvimento das raízes de reserva, mostrando que os ramos são drenos mais fortes que as raízes.

Déficit hídrico

A mandioca é normalmente cultivada em áreas que recebem menos de 800 mm de chuva por ano, com uma estação seca de quatro a seis meses, onde a tolerância ao déficit hídrico é uma característica importante. Embora a mandioca seja considerada uma espécie tolerante à seca, o crescimento e rendimento são reduzidos por prolongados períodos de seca. A redução no rendimento de raízes depende da duração do déficit hídrico e é determinada pela sensibilidade de um particular estágio de crescimento ao estresse. O período crítico para o efeito do déficit hídrico em mandioca é de 1 a 5 meses após o plantio - MAP, período que corresponde aos estádios de iniciação e tuberização das raízes. Um déficit hídrico de, pelo menos, dois meses neste período pode reduzir o rendimento de raízes de 32% a 60% (Connor et al., 1981; Oliveira et al. 1982; Porto et al., 1989). Um déficit hídrico aplicado por 2 meses, desde 1 até 11 MAP, reduz o rendimento de raízes (Fig. 8) (Oliveira et al. (1982). Claramente, observa-se que o efeito mais severo ocorre no período de 1 a 5 MAP, ou seja, no período de tuberização e de rápido crescimento foliar.

TOLERÂNCIA À SECA

As plantas respondem ao déficit hídrico em diferentes níveis: morfológico, fisiológico, celular e metabólico. As respostas dependem da duração e severidade do estresse, do genótipo, do estágio de desenvolvimento e do tipo de célula ou órgão em questão (Bray, 1994). Sob déficit hídrico, as plantas devem ser capazes de perceber que as

condições do ambiente foram alteradas e, então, traduzir esta percepção em respostas apropriadas. Respostas múltiplas permitem que as plantas tolerem o estresse hídrico. Algumas dessas respostas com relação a mandioca são discutidas a seguir.

Controle da abertura estomática

Uma resposta primária ao estresse hídrico é o fechamento dos estômatos, que diminui a assimilação fotossintética do CO_2 e, conseqüentemente, o crescimento da planta. Os estômatos têm uma grande capacidade de responder às alterações no status de água da planta e da atmosfera. Eles se fecham quando o potencial hídrico da folha decresce e quando o déficit de pressão de vapor, entre a folha e o ar, aumenta (geralmente devido ao decréscimo na umidade relativa). Como o estômato é o caminho pelo qual o CO_2 entra na folha, a diminuição da abertura estomática, causada pelo estresse hídrico, pode limitar a taxa de difusão do CO_2 para dentro da folha e, conseqüentemente, a taxa fotossintética.

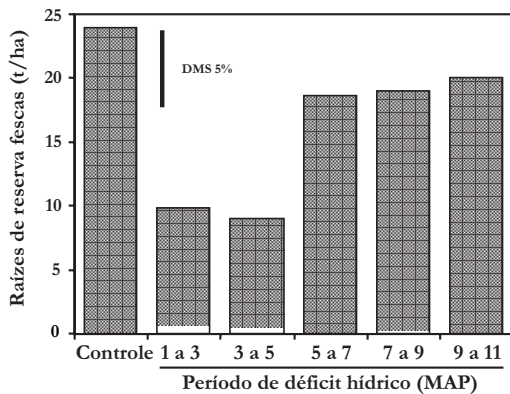


Fig. 8. Efeito do déficit de água sobre o rendimento de mandioca, durante diferentes períodos de crescimento da planta. MAP = meses após o plantio.

Fonte: figura elaborada com base nos dados de Oliveira et al. (1982).

Quando a água está disponível, a mandioca mantém uma alta condutância estomática e pode manter a concentração interna de CO_2 alta; mas, quando a água torna-se limitante, a planta fecha os estômatos em resposta a pequenos decréscimos do potencial hídrico do solo (El-Sharkawy & Cock, 1984). O fechamento rápido dos estômatos evita uma grande redução no potencial hídrico da folha e do solo, protegendo

assim os tecidos foliares da dessecação (Ike, 1982; El-Sharkawy & Cock, 1984; Palta, 1984; Cock et al., 1985).

A condutância da folha à difusão do vapor de água tem sido avaliada como um indicador da capacidade de diferentes genótipos de mandioca de evitar a perda de água sob seca prolongada. Consideráveis variações têm sido observadas na condutância foliar (Porto et al., 1988), e este parâmetro parece ser muito útil para pré-selecionar genótipos com adaptação a período de seca prolongado.

Crescimento foliar

O crescimento da área foliar é, também, reduzido em resposta ao estresse hídrico, mas é rapidamente revertido após a eliminação do estresse (Connor et al., 1981; Palta, 1984; El-Sharkawy & Cock, 1987; Baker et al., 1989). Essa resposta limita o desenvolvimento da superfície transpiratória da planta durante o déficit hídrico e mantém a demanda do dreno bem balanceada com a capacidade assimilatória.

Em um estudo para determinar os efeitos do déficit hídrico e da rehidratação sobre a taxa de expansão de folhas em diferentes estádios de desenvolvimento, plantas de mandioca, cultivadas em casa-de-vegetação, foram submetidas a 8 dias de déficit hídrico, seguidos de rehidratação. Folhas de 15 estádios de desenvolvimento (desde meristemáticas até quase completamente expandidas) foram analisadas e observou-se que o desenvolvimento foliar foi praticamente interrompido durante o estresse hídrico, mas retomou vigorosamente após a rehidratação do solo. As folhas que estavam num estágio mais avançado (grupo 1), onde o desenvolvimento era somente por expansão celular, a expansão foliar foi retomada após a rehidratação, mas não o suficiente para que o tamanho das células fossem o mesmo das folhas controle, no final do crescimento foliar. Nas folhas que estavam no estágio de proliferação celular (grupo 2, somente divisão celular), a recuperação do desenvolvimento foliar foi também parcial, de modo que a perda da área foliar foi devido ao decréscimo do número de células por folha (efeito na divisão celular). Nas folhas do grupo 3 (folhas em início do desenvolvimento meristemático) a área foliar final não foi afetada pelo estresse, mas o desenvolvimento foi atrasado por 4 a 6 dias. Portanto, embora os processos envolvidos no crescimento

celular tenham sido sensíveis a moderado deficit hídrico, eles recuperaram em grande extensão e grande parte da redução na área foliar foi devido ao atraso no desenvolvimento e a redução da divisão celular nas folhas mais jovens (Alves & Setter, 2004a).

Acumulação de ácido abscísico

Muitos autores têm relatado que grande número de respostas à seca em plantas pode ser reproduzido por meio da aplicação externa de ácido abscísico - ABA, em plantas irrigadas (Davies et al., 1986; Trewavas & Jones, 1991). Esse tratamento promove alterações que podem ajudar a planta a conviver com o déficit hídrico, incluindo diminuição da condutância estomática (MacRobbie, 1991; Trejo et al., 1993), restrição do crescimento dos ramos (Creelman et al., 1990) e da expansão foliar (Van Volkenburgh & Davies, 1983; Lecoœur et al., 1995) e estímulo ao crescimento radicular (Sharp et al., 1993; Sharp et al., 1994; Griffiths et al., 1997). Todos esses efeitos da aplicação de ABA, juntamente com a observação de que o estresse ambiental estimula a biossíntese e liberação de ABA, dos locais de síntese para os locais de ação, sugerem um papel para o ABA como um hormônio de estresse em plantas. Além disso, estudos indicam que, para certas respostas da planta, a sensibilidade ao déficit hídrico está correlacionada com alterações nas concentrações de ABA (Trejo et al., 1995; Borel et al., 1997) e com respostas genótípicas ao ABA (Blum & Sinmena, 1995; Cellier et al., 1998).

Alves & Setter (2000) publicaram o primeiro relato sobre ácido abscísico em mandioca. Eles cultivaram cinco genótipos de mandioca em casa de vegetação e avaliaram a acumulação de ABA em folhas maduras e jovens (em expansão), durante o déficit hídrico e após a eliminação do estresse, para determinar como o crescimento da área foliar sob estresse está associado com a acumulação temporal de ABA. Três e seis dias após a interrupção da irrigação, todos os genótipos acumularam grandes quantidades de ABA, tanto nas folhas maduras como nas jovens, mas os altos níveis de ABA foram quase completamente revertidos aos níveis do controle, após um dia de rehidratação (Fig. 9). As folhas jovens pararam sua expansão e a taxa de transpiração decresceu durante o déficit hídrico. O rápido retorno

aos níveis de controle de ABA correspondeu a uma rápida recuperação das taxas de crescimento foliar. A rápida redução do crescimento da área foliar e o fechamento dos estômatos podem ser devido à habilidade da mandioca de sintetizar rapidamente e acumular ABA, no estágio inicial de um período de déficit hídrico.

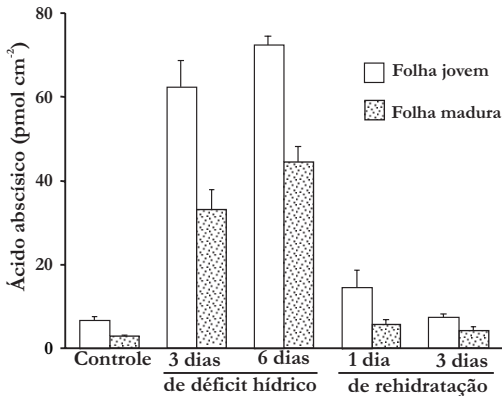


Fig. 9. Concentração de ácido abscísico em folhas jovens e maduras de mandioca no controle (sem déficit hídrico) e após 3 e 6 dias de déficit hídrico, seguido de 1 e 3 dias de rehidratação. Média de 5 genótipos com 3 repetições. As barras verticais representam o erro padrão da média (n = 15).

Fonte: figura elaborada com base nos dados de Alves & Setter (2000).

Ajustamento osmótico

Uma maneira de aumentar a tolerância à seca é por meio da acumulação de solutos osmoticamente ativos (osmólitos), de modo que o turgor e os processos que dependem de turgor possam ser mantidos durante os períodos de seca. O ajustamento osmótico - AO, definido como a diferença em potencial osmótico entre o controle e plantas estressadas, permite a expansão celular e o crescimento da planta sob elevado estresse hídrico e possibilita que os estômatos mantenham-se parcialmente abertos, fazendo com que a assimilação de CO₂ continue, mesmo em níveis baixos de potencial hídrico (Pugnaire et al., 1994).

Em mandioca, o AO não tem sido amplamente examinado. Embora o potencial hídrico da folha mantenha-se relativamente não alterado durante o déficit hídrico (Connor & Palta, 1981; Cock et al., 1985; El-Sharkawy et al., 1992a), fato que sugere pouco ou nenhum AO, não se deve descartar a existência dele em mandioca. Além disso, esses estudos envolveram folhas maduras, não órgãos jovens, os quais podem ser beneficiados com o acúmulo de solutos.

Alves & Setter (2004b) avaliaram o papel do AO em mandioca por meio da medição do componente osmótico do potencial hídrico em folhas maduras, em expansão e fechadas. O maior acúmulo de solutos causado pelo déficit hídrico ocorreu no tecido mais jovem (folhas fechadas) e a extensão do AO aumentou, progressivamente, da folha madura para as folhas fechadas. Sais de potássio foram os principais contribuintes para a concentração total de osmólitos, tanto nas folhas maduras como nas jovens, representando, aproximadamente, 60% do potencial osmótico. A concentração de sais de potássio aumentou em resposta ao estresse hídrico e foi positivamente correlacionada com a extensão do AO. Por outro lado, açúcares totais (sacarose + glicose + frutose) diminuíram durante o déficit hídrico e, embora a concentração de prolina tenha sido aumentada, sua contribuição para a mudança total do potencial osmótico foi insignificante (Alves & Setter, 2004b).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES, A. A. C. **Physiological and developmental changes in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) under water deficit**. 1998. 160 p. Thesis (PhD) – Cornell University, Ithaca, 1998.

ALVES, A. A. C.; FUKUDA, W. M. G. Toxicidade de variedades de mandioca em ecossistemas contrastantes. In: VII CONGRESSO BRASILEIRO DE MANDIOCA, 1992, Recife-PE. **Resumos...** Recife: Sociedade Brasileira de Mandioca, 1992. p.92.

ALVES, A. A. C.; SETTER, T. L. Response of cassava to water deficit: leaf area growth and abscisic acid. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 131-137, 2000.

ALVES, A. A. C.; SETTER, T. L. The response of cassava leaf area expansion to water deficit. Cell proliferation, cell expansion, and delayed development. **Annals of Botany**, v. 94, p. 605-613, 2004a.

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

ANGELOV, M. N.; SUN, J.; BYRD, G. T.; BROWN, R. H.; BLACK, C. C. Novel characteristics of cassava, *Manihot esculenta* Crantz, a reputed C3-C4 intermediate photosynthesis species. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v. 38, p. 61-72, 1993.

- ARESTA, R. B.; FUKAI, S. Effects of solar radiation on growth of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). II. Fibrous root length. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 9, p. 361-371, 1984.
- BAKER, G. R.; FUKAI, S.; WILSON, G. L. The response of cassava to water deficits at various stages of growth in the subtropics. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 40, p. 517-528, 1989.
- BARRIOS, E. A.; BRESSANI, R. Composición química de la raíz y de la hoja de algunas variedades de yuca *Manihot*. **Turrialba**, Turrialba, v. 17, p. 314-320, 1967.
- BLUM, A.; SINMENA, B. Isolation and characterization of variant wheat cultivars for ABA sensitivity. **Plant, Cell and Environment**, Logan, v. 18, p. 77-83, 1995.
- BOERBOOM, B. W. J. A model of dry matter distribution in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Netherlands Journal of Agricultural Science**, Wageningen, v. 26, p. 267-277, 1978.
- BOLHUIS, G. G. Influence of length of the illumination period on root formation in cassava (*Manihot utilisima* Pohl). **Netherlands Journal of Agricultural Science**, Wageningen, v. 14, p. 251-254, 1966.
- BOREL, C.; SIMONNEAU, T.; THIS, D.; TARDIEU, F. Stomatal conductance and ABA concentration in the xylem sap of barley lines of contrasting genetic origins. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 24, p. 607-615, 1997.
- BRAY, E. A. Alterations in gene expression in response to water deficit. In: BASRA, A. S. (Ed.). **Stress-induced gene expression in plants**. Chur, Switzerland: Harwood Academic Publishers, 1994. p. 1-23.
- BRUIJN, G. H. Influence of daylength on the flowering of cassava. **Tropical Root Tuber and Crops Newsletter**, Lima, v. 10, p. 1-3, 1977.
- CARVALHO, P. C. L. de; EZETA, F. N. Efeito do fotoperíodo sobre a “tuberização” da mandioca. **Revista Brasileira de Mandioca**, Cruz das Almas, v. 2, p. 51-54, 1983.
- CAVALCANTI, J. **Desenvolvimento das raízes tuberosas em mandioca (*Manihot esculenta* Crantz)**. 1985. 66 p. Tese (Mestrado) – Univ. Federal do Ceará, Fortaleza, 1985.
- CELLIER, F.; CONÉJÉRO, G.; BREITLER, J. C.; CASSE, F. Molecular and physiological responses to water deficit in drought-tolerant and drought-sensitive lines of sunflower. Accumulation of dehydrin transcripts correlates with tolerance. **Plant Physiology**, Washington, v. 116, p. 319-328, 1998.
- COCK, J. H. Characteristics of high yielding cassava varieties. **Experimental Agriculture**, London, v. 12, p. 135-143, 1976.

COCK, J. H. Cassava. In: GOLDSWORTHY, P. R.; FISHER, N. M. (Ed.). **The physiology of tropical field crops**. New York: John Wiley, 1984. p. 529-549.

COCK, J. H.; FRANKLIN, D.; SANDOVAL, G.; JURI, P. The ideal cassava plant for maximum yield. **Crop Science**, Madison, v. 19, p. 271-279, 1979.

COCK, J. H.; PORTO, M. C. M.; EL-SHARKAWY, M. A. Water use efficiency of cassava. III. Influence of air humidity and water stress on gas exchange of field grown cassava. **Crop Science**, Madison, v. 25, p. 265-272, 1985.

COCK, J. H.; ROSAS S., C. Ecophysiology of cassava. In: SYMPOSIUM ON ECOPHYSIOLOGY OF TROPICAL CROPS, 1975, Manaus. Ilhéus/Itabuna: CEPLAC, 1975. p. 1-14.

CONCEIÇÃO, A. J. da. **A mandioca**. Cruz das Almas: UFBA/Embrapa/BNB/Brascan Nordeste, 1979. 382 p.

CONNOR, D. J.; COCK, J. H.; PARRA, G. E. Response of cassava to water shortage. I. Growth and yield. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 4, p. 181-200, 1981.

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

COOKE, R. D.; COURSEY, D. G. Cassava: a major cyanide-containing food crop. In: VENNESLAND, B.; CONN, E. E.; KNOWLES, C. J. (Ed.). **Cyanide in biology**. New York: Academic Press, 1981. p. 93-114.

CREELMAN, R. A.; MASON, H. S.; BENSON, R. J.; BOYER, J. S.; MULLET, J. E. Water deficit and abscisic acid cause differential inhibition of shoot versus root growth in soybean seedlings. Analysis of growth, sugar accumulation, and gene expression. **Plant Physiology**, Washington, v. 92, p. 205-214, 1990.

CUNHA, H. M. P. da; CONCEIÇÃO, A. J. da. Indução ao florescimento da mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) - Nota prévia. In: UFBA. Escola de Agronomia (Cruz das Almas, BA). **Projeto Mandioca**. Cruz das Almas: Convênio UFBA/Brascan Nordeste, 1975. p. 11-14.

DAVIES, W. J.; METCALFE, J.; LODGE, T. A.; DA COSTA, A. R. Plant growth substances and the regulation of growth under drought. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 13, p. 105-125, 1986.

EDWARDS, G. E.; SHETA, E.; MOORE, B. D.; DAI, Z.; FRANCESCHI, V. R.; CHENG, S-H.; LIN, C-H.; KU, M. S. B. Photosynthetic characteristics of cassava (*Manihot esculenta* Crantz), a C3 species with chlorenchymatous bundle sheath cells. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 31, p. 1199-1206, 1990.

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

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

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

EL-SHARKAWY, M. A.; HERNANDEZ, A. D. P.; HERSHEY, C. Yield stability of cassava during prolonged mid-season water stress. **Experimental Agriculture**, London, v. 28, p. 165-174, 1992a.

EL-SHARKAWY, M. A.; TAFUR, S. M. D.; CADAVID, L. F. Potential photosynthesis of cassava as affected by growth conditions. **Crop Science**, Madison, v. 32, p. 1336-1342, 1992b.

FUKAI, S. ALCOY, A. B.; LLAMELO, A. B.; PATTERSON, R. D. Effects of solar radiation on growth of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). I. Canopy development and dry matter growth. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 9, p. 347-360, 1984.

GHOSH, S. P.; RAMANUJAM, T.; JOS, J. S.; MOORTHY, S. N.; NAIR, R. G. **Tuber crops**. New Delhi: Oxford & IBH Publishing, 1988. 146 p.

GRIFFITHS, A.; JONES, H. G.; TOMOS, A. D. Applied abscisic acid, root growth and turgor pressure response of roots of wild-type and the ABA-deficient mutant, *Notabilis*, of tomato. **Journal of Plant Physiology**, Leipzig, v. 151, p. 60-62, 1997.

HOWELER, R. H.; CADAVID, L. F. Accumulation and distribution of dry matter and nutrients during a 12-month growth cycle of cassava. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 7, p. 123-139, 1983.

IKE, I. F. Effect of water deficits on transpiration, photosynthesis and leaf conductance in cassava. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 55, p. 411-414, 1982.

IRIKURA, Y.; COCK, J. H.; KAWANO, K. The physiological basis of genotype-temperature interactions in cassava. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 2, p. 227-239, 1979.

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

KEATING, B. A.; EVENSON, J. P.; FUKAI, S. Environmental effects on growth and development of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). I. Crop development. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 5, p. 271-281, 1982a.

KEATING, B. A.; EVENSON, J. P.; FUKAI, S. Environmental effects on growth and development of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). III. Assimilate distribution and storage organ yield. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 5, p. 293-303, 1982b.

LECOEUR, J.; WERY, J.; TURC, O.; TARDIEU, F. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: Cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 46, p. 1093-1101, 1995.

LORENZI, J. O. **Absorção de macronutrientes e acumulação de matéria seca para duas cultivares de mandioca**. 1978. 92 p. Tese (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Univ. de São Paulo, Piracicaba, 1978.

LOWE, S. B.; MOHON, J. D.; HUNT, L. A. The effect of daylength on shoot growth and formation of root tubers in young plants of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Plant Science Letters**, Amsterdam, v. 6, p. 57-62, 1976.

MACROBBIE, E. A. C. Effect of ABA on ion transport and stomatal regulation. In: DAVIES, W. J.; JONES, H. G. (Ed.). **Abscissic acid: Physiology and biochemistry**. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1991. p. 153-168.

MAHON, J. D.; LOWE, S. B.; HUNT, L. A. Photosynthesis and assimilate distribution in relation to yield of cassava grown in controlled environments. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 54, p. 1322-1331, 1976.

MAHON, J. D.; LOWE, S. B.; HUNT, L. A. Variation in the rate of photosynthesis CO₂ uptake in cassava cultivars and related species of *Manihot*. **Photosynthetica**, Praga, v. 11, p. 131-138, 1977a.

MAHON, J. D.; LOWE, S. B.; HUNT, L. A.; THIAGARAJAH, M. Environmental effects on photosynthesis and transpiration in attached leaves of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Photosynthetica**, Praga, v. 11, p. 121-130, 1977b.

McMAHON, J. M.; WHITE, W. L. B.; SAYRE, R. T. Cyanogenesis in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Journal of Experimental Botany**, London, v. 46, p. 731-741, 1995.

MUTSAERS, H. J. W.; EZUMAH, H. C.; OSIRU, D. S. O. Cassava-based intercropping: A review. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 34, p. 431-457, 1993.

OELSLIGLE, D. D. Accumulation of dry matter, nitrogen, phosphorus, and potassium in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Turrialba**, Turrialba, v. 25, p. 85-87, 1975.

O'HAIR, S. K. Tropical root and tuber crops. **Horticultural Reviews**, New York, v. 12, p. 157-166, 1990.

OKE, O. L. The mode of cyanide detoxification. In: NESTEL, B.; MACINTYRE, R. (Ed.). **Chronic cassava toxicity**. Ottawa: International Development Research Centre, 1983. p. 97-104.

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

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

PALTA, J. A. Influence of water deficits on gas-exchange and the leaf area development of cassava cultivars. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 35, p. 1441-1449, 1984.

PERESSIN, V. A.; MONTEIRO, D. A.; LORENZI, J. O.; DURIGAN, J. C.; PITELLI, R. A.; PERECIN, D. Acúmulo de matéria seca na presença e na ausência de plantas infestantes no cultivar de mandioca SRT 59 – Branca de Santa Catarina. **Bragantia**, Campinas, v. 57, p. 135-148, 1998.

PINHO, J. L. N. de; TAVORA, F. J. A. F.; MELO, F. I. O.; QUEIROZ, G. M. de. Componentes de produção e capacidade distributiva da mandioca no Litoral do Ceará. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, São Carlos, v. 7, p. 89-96, 1995.

PORTO, M. C. M. **Fisiologia da mandioca**. Cruz das Almas: Embrapa/CNPMPF, 1986. 21 p. (Monografia apresentada no VI Curso Intensivo Nacional de Mandioca, 14 a 24 out. 1986).

PORTO, M. C. M.; BESSA, J. M. G.; LIRA FILHO, H. P. Diferenças varietais no uso da água em mandioca, sob condições de campo no Estado de Pernambuco. **Revista Brasileira de Mandioca**, Cruz das Almas, v. 7, p. 73-79, 1988.

PORTO, M. C. M.; COCK, J. H.; CADENA, G. G.; PARRA, G. E.; HERNANDEZ, A. P. Acúmulo e distribuição de matéria seca em mandioca submetida a deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 24, p. 557-565, 1989.

PUGNAIRE, F. I.; ENDOLZ, L. S.; PARDOS, J. Constraints by water stress on plant growth. In: PESSARAKLI, M. (Ed.). **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker, 1994. p. 247-259.

RAMANUJAM, T. Leaf area in relation to petiole length in cassava. **Turrialba**, Turrialba, v. 32, p. 212-213, 1982.

RAMANUJAM, T. Leaf density profile and efficiency in partitioning dry matter among high and low yielding cultivars of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Field Crops Research**, St. Paul, v. 10, p. 291-303, 1985.

RAMANUJAM, T. Effect of moisture stress on photosynthesis and productivity of cassava. **Photosynthetica**, Praga, v. 24, p. 217-224, 1990.

RAMANUJAM, T.; BIRADAR, R. S. Growth analysis in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Indian Journal of Plant Physiology**, Ahmedabad, v. 30, p. 144-153, 1987.

RAMANUJAM, T.; INDIRA, P. Canopy structure on growth and development of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Turrialba**, Turrialba, v. 33, p. 321-326, 1983.

RAMANUJAM, T.; NAIR, G. M.; INDIRA, P. Growth and development of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) genotypes under shade in a coconut garden. **Turrialba**, Turrialba, v. 34, p. 267-274, 1984.

SHARP, R. E.; VOETBERG, G. S.; SAAB, I. N.; BERNSTEIN, N. Role of abscisic acid in the regulation of cell expansion in roots at low water potentials. In: CLOSE, T. J.; BRAY, E. A. (Ed.). **Plant response to cellular dehydration during environmental stress**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 1993. p. 57-66.

SHARP, R. E.; WU, Y.; VOETBERG, G. S.; SAAB, I. N.; LeNOBLE, M. E. Confirmation that abscisic acid accumulation is required for maize primary root elongation at low water potentials. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 45, p. 1743-1751, 1994.

SINHA, S. K.; NAIR, T. V. Leaf area during growth and yielding capacity of cassava. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, New Delhi, v. 31, p. 16-20, 1971.

SPLITTSTOESSER, W. E.; TUNYA, G. O. Crop physiology of cassava. **Horticultural Reviews**, New York, v. 13, p. 105-129, 1992.

TAKAMI, S.; TURNER, N. C.; RAWSON, H. M. Leaf expansion of four sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in relation to water deficits. I. Patterns during plant development. **Plant Cell and Environment**, Logan, v. 4, p. 399-407, 1981.

TAN, S. L.; COCK, J. H. Branching habit as a yield determinant in cassava. **Field Crops Research**, St. Paul, v. 2, p. 281-289, 1979.

TÁVORA, F. J. A. F.; MELO, F. I. O.; PINHO, J. L. N. de; QUEIROZ G. M. de. Produção, taxa de crescimento e capacidade assimilatória da mandioca no Litoral do Ceará. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, São Carlos, v. 7, p. 81-88, 1995.

TREJO, C. L.; CLEPHAN, A. L.; DAVIES, W. J. How do stomata read abscisic acid signals? **Plant Physiology**, Washington, v. 109, p. 803-811, 1995.

TREJO, C. L.; DAVIES, W. J.; RUIZ, L. D. M. P. Sensitivity of stomata to abscisic acid. An effect of the mesophyll. **Plant Physiology**, Washington, v. 102, p. 497-502, 1993.

TREWAVAS, A. J.; JONES, H. G. An assessment of the role of ABA in plant development. In: DAVIES, W. J.; JONES, H. G. (Ed.). **Abscisic acid: Physiology and biochemistry**. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1991. p. 169-188.

UENO, O.; AGARIE, S. The intercellular distribution of glycine decarboxylase in leaves of cassava in relation to the photosynthetic mode and leaf anatomy. **Japanese Journal of Crop Science**, Tokyo, v. 66, p. 268-278, 1997.

VAN VOLKENBURGH, E.; DAVIES, W. J. Inhibition of light-stimulated leaf expansion by abscisic acid. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 34, p. 835-845, 1983.

VELTKAMP, H. J. Canopy characteristics of different cassava cultivars. **Agricultural University Wageningen Papers**, Wageningen, v. 85, p. 47-61, 1985a.

VELTKAMP, H. J. Growth, total dry matter yield and its partitioning in cassava at different daylengths. **Agricultural University Wageningen Papers**, Wageningen, v. 85, p. 73-86, 1985b.

VELTKAMP, H. J. Interrelationships between LAI, light interception and total dry matter yield of cassava. **Agricultural University Wageningen Papers**, Wageningen, v. 85, p. 36-46, 1985c.

VELTKAMP, H. J. Partitioning of dry matter in cassava. **Agricultural University Wageningen Papers**, Wageningen, v. 85, p. 62-72, 1985d.

VELTKAMP, H. J. Photosynthesis, transpiration, water use efficiency and leaf and mesophyll resistance of cassava as influenced by light intensity. **Agricultural University Wageningen Papers**, Wageningen, v. 85, p. 27-35, 1985e.

WHEATLEY, C. C.; CHUZEL, G. Cassava: The nature of the tuber and use as a raw material. In: MACRAE, R.; ROBINSON, R. K.; SADLER, M. J. (Ed.). **Encyclopedia of food science, food technology, and nutrition**. San Diego: Academic Press, 1993. p. 734-743.

WHEATLEY, C. C.; SÁNCHEZ, T.; ORREGO, J. J. Quality evaluation of cassava core collection at CIAT. In: ROCA, W. M.; THRO, A. M. (Ed.). **Proceedings of the First International Scientific Meeting of the Cassava Biotechnology Network**. Cartagena: CIAT, 1993. p. 255-264.

WHOLEY, D. W.; J. H. COCK. Onset and rate of root bulking in cassava. **Experimental Agriculture**, London, v. 10, p. 193-198, 1974.

WILLIAMS, C. N. Growth and productivity of tapioca (*Manihot utilissima*). III. Crop ratio, spacing and yield. **Experimental Agriculture**, London, v. 8, p. 15-23, 1972.

WILLIAMS, H. J.; EDWARDS, T. G. (1980). Estimation of cyanide with alkaline picrate. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 31, p. 15-22.