

AMÉRICO FRÓES GARCEZ NETO

AVALIAÇÃO FISIOLÓGICA, MORFOLÓGICA E ESTRUTURAL DE
FORRAGEIRAS DE CLIMA TEMPERADO SOB DIFERENTES REGIMES DE
LUMINOSIDADE

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2006

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

G215a
2006

Garcez Neto, Américo Fróes, 1972-
Avaliação fisiológica, morfológica e estrutural de
forrageiras de clima temperado sob diferentes regimes
de luminosidade / Américo Fróes Garcez Neto. – Viçosa :
UFV, 2006.
xi, 102f. : il. ; 29cm.

Inclui apêndice.

Orientador: Rasmão Garcia.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de
Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Pastagens - Manejo. 2. Plantas - Efeito da radiação.
3. Plantas forrageiras - Fisiologia. 4. Plantas forrageiras -
Morfologia. 5. Ecologia das pastagens. 6. Agrosilvicultura.
7. Plantas forrageiras. I. Universidade Federal de Viçosa.
II. Título.

CDD 22.ed. 633.2

AMÉRICO FRÓES GARCEZ NETO

AVALIAÇÃO FISIOLÓGICA, MORFOLÓGICA E ESTRUTURAL DE
FORRAGEIRAS DE CLIMA TEMPERADO SOB DIFERENTES REGIMES DE
LUMINOSIDADE

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, para obtenção do título de "Doctor Scientiae".

APROVADA: 21 de fevereiro de 2006

Prof. Odilon Gomes Pereira
(Conselheiro)

Prof. Fabianno Cavalcante
de Carvalho

Prof^a. Karina Guimarães Ribeiro

Prof. Ricardo Andrade Reis

Prof. Rasmô Garcia
(Orientador)

Ao meu pai Américo Garcez (in memoriam).

À minha mãe Graça Garcez.

Ao meu irmão Eduardo.

À Kátia

AGRADECIMENTO

À Universidade Federal de Viçosa e ao Departamento de Zootecnia pela oportunidade de realização do curso.

À Lincoln University, Nova Zelândia, pela oportunidade de execução do trabalho de pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudo no Brasil e na Nova Zelândia.

Aos meus orientadores, Professor Rasmô Garcia (Brasil) e Derrick Moot (Nova Zelândia), pela oportunidade de realização do projeto, confiança e amizade.

Aos professores participantes da banca avaliadora e do comitê de orientação.

Aos funcionários e professores do Field Service Centre, em especial ao Dr. Keith Pollock pelas sugestões e apoio logístico na preparação do campo experimental.

À Guillaume, Abel, Patrik e demais colegas que pela feliz convivência fizeram minha vida na Nova Zelândia se tornar uma experiência inesquecível.

Aos colegas da Universidade Federal de Viçosa e Lincoln University que por suas sugestões, idéias e críticas enriqueceram o meu aprendizado e experiência no desenvolvimento do espírito científico.

À minha família e à Kátia, pelo amor, carinho e dedicação.

BIOGRAFIA

Américo Fróes Garcez Neto, filho de Américo Teixeira Garcez e Maria das Graças Wanderley Garcez, nasceu em Salvador, Bahia, em 04 de março de 1972.

Em fevereiro de 1997, graduou-se em Zootecnia pela Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais.

Em maio de 2001, concluiu o curso de mestrado em Zootecnia, na área de Forragicultura e Pastagens, nesta Universidade.

Em outubro de 2004 concluiu as atividades de pesquisa no *Plant Sciences Group* da *Lincoln University*, Nova Zelândia, de acordo com o programa de doutorado sanduíche da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

Em fevereiro de 2006, concluiu o curso de doutorado na área de Forragicultura e Pastagens na Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

ÍNDICE

	Página
RESUMO	vii
ABSTRACT	x
Revisão de literatura	
Fatores do ambiente e produção de plantas forrageiras	1
Referências Bibliográficas.....	14
Capítulo	
1. Área foliar específica e concentração de nitrogênio em plantas forrageiras sob diferentes níveis de irradiância	17
Resumo.....	17
Introdução.....	19
Material e Métodos.....	20
Resultados.....	24
Discussão.....	25
Conclusões.....	28
Referências Bibliográficas.....	29
Tabelas e Figuras.....	31
2. Adaptação morfológica de plantas forrageiras a padrões e níveis de sombreamento	34
Resumo.....	34
Introdução.....	35
Material e Métodos.....	36
Resultados.....	40

Discussão.....	41
Conclusões.....	45
Referências Bibliográficas.....	46
Tabelas e Figuras.....	48
3. Características do perfilhamento em plantas forrageiras sob diferentes padrões e níveis de sombreamento.....	52
Resumo.....	52
Introdução.....	54
Material e Métodos.....	55
Resultados.....	59
Discussão.....	61
Conclusões.....	65
Referências Bibliográficas.....	67
Tabelas e Figuras.....	69
4. Tolerância e produtividade de espécies forrageiras sob sombreamento.....	74
Resumo.....	74
Introdução.....	75
Material e Métodos.....	76
Resultados.....	79
Discussão.....	81
Conclusões.....	85
Referências Bibliográficas.....	86
Tabelas e Figuras.....	88
Conclusões gerais.....	94
Apêndice.....	96

RESUMO

GARCEZ NETO, Américo Fróes, D.S., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2006. **Avaliação fisiológica, morfológica e estrutural de forrageiras de clima temperado sob diferentes regimes de luminosidade.** Orientador: Rasmu Garcia. Conselheiros: Odilon Gomes Pereira e Mário Fonseca Paulino.

Com o objetivo de avaliar a capacidade produtiva e a tolerância de forrageiras sob diferentes condições de luminosidade, características de adaptação fisiológica, morfológica e estrutural de folhas e plantas individuais foram analisadas em resposta a diferentes níveis e padrões de irradiância. Para esse estudo foram utilizadas três espécies forrageiras, sendo duas gramíneas, o Azevém perene (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui) e o Dátilo (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision), e uma leguminosa, o Trevo vermelho (*Trifolium pratense* cv. Pawera). O Dátilo foi utilizado por se tratar de uma espécie tida como tolerante ao sombreamento, e o Trevo vermelho por ser uma espécie fixadora de nitrogênio. As forrageiras foram submetidas a diferentes níveis (0, 25, 50 e 75%) e padrões (contínuo e alternado) de sombreamento artificial, em três períodos de crescimento (estabelecimento, primeira e segunda rebrotações), na Nova Zelândia. O estudo foi conduzido sob delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições, entre janeiro e outubro de 2004. Entre as adaptações de natureza fisiológica, foi avaliada a concentração de nitrogênio nas folhas e nos colmos. A concentração de nitrogênio nas folhas foi expressa tanto em termos de massa (N_m) quanto de área foliar (N_a). Embora o aumento nos níveis de sombreamento tenha resultado em aumento significativo ($P < 0,05$) na N_m em todas forrageiras, o aumento no Trevo vermelho foi menor do que nas gramíneas. Apenas as gramíneas apresentaram aumento na N_a com o aumento nos níveis de sombreamento. O maior aumento na N_m do que na área foliar específica no Azevém perene (131% vs. 79%) e no Dátilo (75% vs. 48%)

fez com que essas espécies apresentassem um mecanismo de adaptação oposto ao observado no Trevo vermelho (7% vs. 22%). A adaptação morfológica das forrageiras ao sombreamento dependeu da escala de medida e da espécie utilizada, assim como do regime de luminosidade avaliado. As únicas variáveis morfológicas que apresentaram efeito significativo do padrão de sombreamento foram os comprimentos do pseudocolmo do Azevém perene e do pecíolo do Trevo vermelho. No entanto, a variação observada foi pequena e inconsistente entre as espécies. A área foliar específica, por ser um dos componentes da N_a , representou a adaptação morfológica com caráter funcional de resposta mais imediata e duradoura, enquanto a área foliar representou uma adaptação mais tardia e de maior demanda fisiológica. Entre as espécies, o Azevém perene e o Trevo vermelho tiveram maior aumento na área foliar entre 25 e 50% de sombreamento. Embora a área foliar do Dátilo não tenha variado significativamente com os níveis de sombreamento, o comprimento das lâminas foliares das gramíneas foi maior sob sombreamento. Essa diferença pode ter sido uma das razões para o Dátilo desenvolver um mecanismo de partição de carbono mais favorável à interceptação de luz em comparação com as outras espécies. O Dátilo sob 75% de sombreamento interceptou praticamente a mesma radiação incidente que o Trevo vermelho e o Azevém perene a 25 e 50% de sombreamento, respectivamente. A análise estrutural das forrageiras indicou que esse mecanismo implicou em uma menor redução na população de perfilhos e a ausência de variações significativas na proporção de colmos na massa de forragem colhida do Dátilo. Essas adaptações de natureza estrutural foram fundamentais para a melhor tolerância do Dátilo ao sombreamento e a sua boa capacidade produtiva. Em termos gerais, a redução na produção de forragem foi aproximadamente proporcional aos níveis de sombreamento. A exceção foi na segunda rebrotação do Azevém perene, onde a maior produção de forragem ocorreu com 25% de sombreamento. Os resultados encontrados demonstram que pode ter havido uma interação significativa entre a disponibilidade de luz e nitrogênio no solo na segunda rebrotação do Azevém perene, fazendo com que a maior exportação de nitrogênio na massa colhida do tratamento sem sombreamento fosse mais limitante a produção do que a disponibilidade de luz. A redução linear na produção de forragem do Trevo vermelho na mesma rebrotação comprovou o efeito da luz na ausência de interações significativas com a disponibilidade de

nitrogênio. O Dátilo foi a espécie de melhor desempenho sob sombreamento. No entanto, a produção relativa do Azevém perene e Trevo vermelho foi muito semelhante nos níveis de sombreamento avaliados.

ABSTRACT

GARCEZ NETO, Américo Fróes, D.S., Universidade Federal de Viçosa, February, 2006. **Physiological, morphological and structural evaluation of temperate forages under different light regimes.** Adviser: Rasmô Garcia. Committee Members: Odilon Gomes Pereira and Mário Fonseca Paulino.

With the objective to evaluate the yield capacity and tolerance of forages species under different light conditions, physiological, morphological, and structural characteristics of forages were analyzed in response to different patterns and levels of irradiance. Three forages species were used in the study, two grasses, Perennial Ryegrass (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui) and Cocksfoot (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision), and one legume, Red Clover (*Trifolium pratense* cv. Pawera). The Cocksfoot was used because it is a species known by its high tolerance to shade, and the Red Clover because its capacity to fixing nitrogen in the soil. The forages were grown under different levels (0, 25, 50, and 75%) and patterns (alternate and continuous) of artificial shade over three periods of growth (establishment, first regrowth, second regrowth) in New Zealand. The study was conducted following a complete randomized block design with three replicates from January to October 2004. Among the physiological adjustments, it was studied the nitrogen content in the leaves and stems. The nitrogen content of leaves was evaluated in both leaf mass (N_m) and area (N_a) basis. Although the N_m increased significantly ($P < 0.05$) with shade levels to all species, the increase to Red Clover was lower than to the grasses. Only the grasses increased N_a with shade levels. It is likely that the higher increase in the N_m than in the specific leaf area to Perennial Ryegrass (131% vs. 79%) and Cocksfoot (75% vs. 48%) is the reason to these species show contrary response to that found to Red Clover (77% vs. 22%). The morphological adaptation of the species to shade varied with the unit of measure, species, and the light regime. The pseudostem length of Perennial

Ryegrass and petiole length of Red Clover were the only morphological variables which showed significant effect to the patterns of shade. However, the variation found was small and not consistent between species. Because of its influence on the N_a , the specific leaf area was the morphological adaptation of faster and longer response. The leaf area represented a later and high demand morphological adjustment. Between species, Perennial Ryegrass and Red Clover had highest leaf area from 25 to 50% shade. Although the leaf area of Cocksfoot didn't change significantly with the shade levels, the leaf lamina length of all grasses increased to shade. That difference between Perennial Ryegrass and Cocksfoot may explain why the Cocksfoot developed a better carbon partition approach to the light interception in comparison to the other species. The Cocksfoot under 75% shade intercepted almost the same incident radiation than the Red Clover and Perennial Ryegrass under 25 and 50% shade, respectively. The structural analysis of the species suggests that this approach resulted in lower decrease on the tiller population density and lack of significant variation on the stems percentage in the herbage mass. These structural responses were determinant to the better tolerance and yield capacity of Cocksfoot under shade. In general, the decrease in herbage mass was almost proportional to the shade level. The exception was to Ryegrass in the second regrowth, where the highest herbage mass was found to 25% shade. The results showed that an interaction may have risen between soil nitrogen availability and shade level in the second regrowth. It is likely that highest herbage mass harvested in the fullsun treatment over the previous harvests may have resulted in a significant nitrogen deficit in the second regrowth, so that the nitrogen in that treatment was more limiting than the light availability to growth. The linear decrease in herbage yield of Red Clover on the same regrowth confirmed the light effect when there is no significant interaction between nitrogen and light availability. The Cocksfoot was the species with better performance under shade. However, the relative yield of Perennial Ryegrass and Red Clover was similar between the light levels.

REVISÃO DE LITERATURA

FATORES DO AMBIENTE E PRODUÇÃO DE PLANTAS FORRAGEIRAS

A produção agropecuária tem se constituído, ao longo dos anos, como uma das atividades produtivas de maior importância para o desenvolvimento econômico e social do país, com milhões de hectares ocupados por lavouras e pastagens que correspondem a aproximadamente 27% de todo território brasileiro (IBGE, 1996). Na maior parte (76%) dessas áreas se desenvolve uma atividade pecuária ainda muito heterogênea e caracterizada, na maioria dos casos, como sistemas mal manejados e de baixa remuneração. A baixa eficiência resultante desse tipo de manejo tem feito com que a produção desses sistemas fique cada vez mais dependente de uma escala de produção incompatível com as atuais necessidades de uso da terra, onde o produto final da exploração deve ser obtido sem que haja danos ao meio ambiente, mantendo a biodiversidade e sendo econômica e socialmente sustentáveis.

A constante pressão por maiores rendimentos econômicos associada a baixa eficiência geral do sistema de produção pecuário tem sido um dos fatores que tem levado a expansão desordenada da fronteira pecuária no país. Essa expansão tem proporcionado drástica mudança na vegetação original de diferentes ecossistemas florestais, à medida que um número expressivo de árvores é eliminado para a formação de novas áreas para pastejo. Outro importante fator que também tem contribuído para esse processo de transformação no uso da terra está associado ao conceito de monocultivo, onde o pasto constitui o único meio de exploração econômica viável e de interesse geral.

Diversas alternativas de manejo têm sido propostas por técnicos e pesquisadores como forma de reduzir ou mesmo deter o impacto negativo do crescimento descontrolado da atividade pecuária. Dentre essas alternativas, os sistemas agroflorestais e, ou, silvipastoris têm se constituído como uma

alternativa viável capaz de agregar importantes aspectos relativos a sustentabilidade, biodiversidade e produção (Sánchez, 2001).

Os sistemas agroflorestais podem ser definidos como sistemas de uso da terra que intencionalmente integram o componente arbóreo às culturas agrícolas tradicionais. Essa integração adiciona um elemento de diversidade biológica significativo aos sistemas agrícolas, ao mesmo tempo em que promove o uso sustentável, conservativo e produtivo da terra. Nas agroflorestas, as interações biológicas entre os principais componentes do sistema são de fundamental importância e introduzem desafios e complexidades que não estão presentes nas culturas tradicionais em monocultivo (Lin et al., 1999). Os sistemas agroflorestais representam a aplicação de práticas agrícolas e silviculturais ao crescimento de árvores e culturas agrícolas e, ou, forrageiras sob consorciação em ambientes que permitem produções adequadas de alimentos, fibra e forragem sem degradação ambiental (Lassoie e Buck, 1991, Berlyn e Cho, 2000).

Carvalho e Botrel (2002) relatam que a presença do componente arbóreo na pastagem tem trazido inúmeros benefícios ao sistema, tanto para a recuperação e sustentabilidade da produção de forragem, como para os aspectos de importância ecológica. Por exemplo, há várias razões que podem levar ao processo de degradação da pastagem. Uma delas está relacionada a deterioração física e química do solo, o qual constitui componente essencial ao funcionamento de todo sistema. Essa deterioração pode ser evitada com a presença do componente arbóreo, uma vez que as copas das árvores atuam reduzindo o impacto da chuva sobre o solo e a velocidade dos ventos (Houghton, 1984). Os ventos podem, ainda, reduzir o crescimento das plantas por meio de danos mecânicos, diminuição da temperatura e aumento na perda de umidade. Como resultado, pode haver uma diminuição na fotossíntese de algumas espécies, diminuição da produção e qualidade de produtos agrícolas e efeitos adversos sobre a saúde e bem-estar animal (Mead et al., 2000). O sistema radicular das árvores contribui para a sustentação do solo e melhoria das propriedades físicas, tais como porosidade, infiltração e capacidade de retenção de água. O componente arbóreo pode ser benéfico, também, por utilizar nutrientes de horizontes mais profundos do solo na produção de biomassa e repô-los na superfície do solo por meio da decomposição de folhas, frutos, galhos, cascas, etc (Menezes et al., 2002). Esse material que se

acumula na camada mais superficial, além de poder promover a ciclagem de nutrientes, pode constituir uma proteção adicional contra a erosão (Payne, 1985).

Pode-se citar ainda o prolongamento da disponibilidade de forragem verde, uma vez que o microclima criado sob as árvores favorece a retenção de umidade e o enriquecimento de nutrientes, o menor risco de ataque de pragas e doenças devido a associação de grande variedade de espécies vegetais, o aumento de nitrogênio no sistema pela fixação biológica (Mahecha, 1999), o armazenamento de carbono ao recuperar-se a fertilidade do solo, a biodiversidade da fauna devido a presença de diferentes extratos vegetais, o aumento no potencial de diversificação da fazenda reduzindo o impacto das flutuações dos preços agrícolas, entre outros.

No entanto, o manejo de tais sistemas demanda uma mão-de-obra mais qualificada na medida em que é introduzido ao sistema um novo componente. Sánchez (2001) destaca que os sistemas silvipastoris podem ser divididos em dois grandes grupos. Aqueles em que o componente arbóreo constitui elemento secundário na exploração pecuária (baixa densidade de árvores), e aqueles em que o componente arbóreo constitui elemento principal e a produção pecuária representa uma atividade paralela na exploração do sistema (alta densidade de árvores). A distinção desses dois grupos representa ponto fundamental na definição de regras de manejo específicas e que, quando não devidamente reconhecidas, tem sido fator determinante para o fracasso ou insucesso da atividade como um todo. Holechek et al. (2001) destacam que freqüentemente os manejadores de sistemas silvipastoris têm sido levados a tomadas de decisão sobre o tipo de equilíbrio a ser mantido entre produção madeireira e animal. Em alguns casos essas produções podem ser competidoras, em outros casos complementares.

O uso múltiplo de tais sistemas tem exigido um conhecimento cada vez mais amplo e diversificado dos conceitos e processos envolvidos na produção silvipastoril. A influência da densidade de árvores sobre a produção de madeira (Teklehaimanot et al., 2002), forragem (Silva-Pando et al., 2002; Fernández et al., 2002), animal (Bergez et al., 1997; Teklehaimanot et al., 2002), características físicas e químicas do solo, entre outros fatores, tem sido caracterizada como um dos elementos chave no manejo silvipastoril.

Dessa forma, tais sistemas têm sido caracterizados como de grande complexidade e interações. Mead et al. (2000) destacam que as principais interações entre o componente arbóreo e o componente forrageiro do sub-bosque têm sido resultado da competição por água (Connor, 1983), luz (Carvalho et al., 1995) e nutrientes (Andrade et al., 2002). A habilidade diferenciada de diferentes espécies em competir por tais recursos, associada a variabilidade na disponibilidade destes com o tempo, têm revelado a importância na definição de regras de manejo mais flexíveis do que se imaginava, principalmente quando se considera o aspecto dinâmico do crescimento e desenvolvimento dos diferentes componentes na produção forrageira.

É importante destacar que mesmo diante desse desafio os sistemas silvipastoris representam uma promissora alternativa agroflorestal. Quando comparado com pastos de sistemas convencionais, o microclima criado pelas árvores de um sistema silvipastoril é modificado, reduzindo a radiação solar, a relação de espectro da luz (vermelho:vermelho-distante), tornando a temperatura mais amena, aumentando a umidade do ar, reduzindo a taxa de evapotranspiração e aumentando a umidade do solo.

Em especial, tem sido demonstrado que produções econômica e biologicamente sustentáveis podem ser obtidas no microambiente agroflorestal. No entanto esse microambiente não é estático, variando consideravelmente com o tempo (Lin et al., 1999). Tem sido observado que durante o estabelecimento das árvores o sombreamento causado pelo componente arbóreo é mínimo e de pouco efeito significativo sobre a cultura forrageira. No entanto, a medida que as árvores crescem as mudanças no microclima se tornam mais acentuadas, o que pode comprometer significativamente o crescimento e a compatibilidade da cultura associada.

Além das variações temporais, surgem também variações em função das práticas de manejo. Nesse sentido, a distribuição das árvores constitui um elemento determinante da rapidez com que ocorrem as mudanças no microambiente agroflorestal, alterando não só a disponibilidade de luz, mas também outros recursos que interferem diretamente na competição das espécies.

A aplicação racional de práticas agroflorestais exige o entendimento dos principais fatores físicos que determinam a distribuição das plantas no

ambiente, principalmente a luminosidade, umidade, temperatura, nutrientes, latitude e altitude (Berlyn e Cho, 2000). Há ainda uma grande variedade de fatores biológicos que interagem com os fatores físicos e que afetam de forma significativa o crescimento das plantas, a reprodução e a produção. Alguns desses fatores mudam em função do desenvolvimento das árvores e das práticas de manejo (Lin et al., 1999). Essa integração de fatores deve ser entendida e seu potencial utilizado para que os sistemas agroflorestais sejam econômica e biologicamente sustentáveis.

No entanto, apesar de haver uma integração de diversos fatores em um sistema tão complexo, alguns estudos precisam, e às vezes só podem, ser feitos com fatores isolados para que se possa quantificar o potencial de resposta de tais sistemas. Entre os fatores mencionados, a luminosidade tem merecido especial atenção pela sua forte influência sobre um conjunto bastante expressivo de características das plantas. Bergez et al. (1997) destacam o papel da luz como um dos principais fatores climáticos que determinam a produção de sistemas agroflorestais. A competição por luz tem sido determinante para o crescimento das culturas agrícolas e forrageiras em sistemas agroflorestais. No entanto, quantificar a intensidade dessa competição e separar a competição da parte aérea das plantas por luz da competição radicular por água e nutrientes tem sido uma tarefa difícil em experimentos de campo (Friday e Fownes, 2001). Quando essa separação é possível, pode-se melhor entender o efeito da luz sobre características importantes para sustentabilidade do sistema.

O efeito do dossel das árvores sobre a cultura associada do sub-bosque tem sido caracterizado pelo efeito do ambiente luminoso sobre características fisiológicas, morfológicas e estruturais que afetam tanto a quantidade quanto a qualidade da forragem produzida (Kephart et al., 1992; Kephart e Buxton, 1993; Lin et al., 2001).

De acordo com Jones (1992), a interceptação de luz pela vegetação é influenciada pela estrutura do dossel, cobertura de nuvens, latitude, época do ano, hora do dia e topografia. Esses fatores afetam a qualidade, quantidade e duração de luz disponível para as plantas. A estrutura do dossel envolve o número de camadas do dossel e a distribuição e orientação das folhas dentro de cada camada. A topografia influencia principalmente a quantidade de luz recebida pela vegetação, uma vez que a Lei de Lambert determina que a

radiação fotossinteticamente ativa recebida pelo dossel é igual a radiação fotossinteticamente ativa incidente multiplicada pelo cosseno do ângulo de incidência da luz. A luz que atinge o topo do dossel pode ser direta ou difusa. A luz direta é rica em comprimentos de onda verde e vermelho, quando comparada com a luz difusa, que é rica em comprimentos de onda azul. Em dias de céu claro a luz direta pode constituir mais que 80% da luz recebida pelo dossel, enquanto em dias de céu encoberto por nuvens a luz difusa pode compreender até 100% da luz recebida. Cerca de 20% da luz que atinge a vegetação é refletida.

A interceptação e reflexão da luz pelo dossel podem ser influenciadas também por fatores morfológicos, os quais incluem a orientação das folhas, forma, idade, espessura, quantidade de tecido paliçádico e de mesófilo esponjoso, espessura e propriedades (químicas, físicas, óticas) da cutícula e epiderme. Em adição à estrutura foliar externa e interna, fatores fisiológicos que afetam o uso da luz pela vegetação envolvem a distribuição e concentração de pigmentos responsáveis pela absorção da luz, tais como clorofila, carotenóides e flavonóides. O conteúdo de água da folha também influencia a reflexão, transmissão e utilização de luz pelas folhas (Berlyn e Cho, 2000).

A luz refletida e transmitida pelas folhas é rica em comprimentos de onda verde, tal qual é evidenciado pela coloração das folhas. Devido ao pico de absorção da luz pelas folhas se dar em comprimentos de onda vermelho (V) e azul, a luz transmitida pelas folhas é pobre nesses comprimentos de onda e rica nos comprimentos de onda amarelo e verde (500-600nm) e vermelho-distante (VD) (700-800nm). Assim, a luz que atinge a base do dossel e, finalmente, o nível do solo, pode ser caracterizada pela sua relação entre os comprimentos de onda vermelho:vermelho-distante (V:VD). A luz que atinge o topo do dossel apresenta uma relação V:VD média de 1.27 (em intensidades de luz de $1400-1600\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), enquanto a luz que atinge a base do dossel pode ter uma relação V:VD de 1.15 ($800\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A relação diminui à medida que se aumenta a cobertura do dossel e se aproxima do nível do solo. Uma relação V:VD típica no nível do solo de uma floresta é de 0.20-0.46 ($50\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou menos) (Ashton e Berlyn, 1992, 1994). Dessa forma, manchas de luz direta sobre a vegetação ao nível do solo podem modificar o ambiente luminoso, tanto em termos quantitativos como qualitativos.

Em sistemas agroflorestais, tanto a estrutura do dossel das árvores quanto à distribuição de todos os seus componentes determinam o ambiente luminoso disponível para as culturas do sub-bosque. À medida que as árvores aumentam em altura, uma maior proporção de luz disponível para o sub-bosque é originada de clareiras (luz direta) do dossel arbóreo. Conseqüentemente, tanto a interação entre as árvores quanto a sua configuração de plantio são aspectos relevantes para a produtividade das culturas do sub-bosque (Berlyn e Cho, 2000). Dosséis arbóreos heterogêneos e multiestratificados resultam em maior número de pequenas clareiras de curta duração sobre as culturas, enquanto dosséis arbóreos mais simples, formados por um menor número de árvores de maior porte, resultam em clareiras maiores, menos freqüentes e de longa duração sobre as culturas (Percy, 1988, 1990; Chazdon e Percy, 1991). Quando as árvores e as demais culturas são plantadas seguindo um padrão regular, as clareiras são menos variáveis, aumentando o controle sobre o ambiente luminoso.

Quando uma planta sob sombra é rapidamente iluminada por uma clareira, ela leva certo tempo para responder ao estímulo luminoso aumentando a sua fotossíntese. Esse efeito é chamado de indução (Salisbury e Ross, 1992). O intervalo de tempo entre o estímulo e a resposta é devido ao tempo necessário para a abertura estomática das folhas e para a acumulação de intermediários metabólicos que serão utilizados na fotossíntese. Várias enzimas no metabolismo vegetal, principalmente a enzima responsável pela assimilação do carbono atmosférico (*rubisco* – ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase), requerem luz para que se tornem ativas. Uma vez que a folha tenha sido induzida durante o dia, o período de tempo gasto na indução resultante de clareiras posteriores é reduzido (Berlyn e Cho, 2000). De modo contrário, quando a clareira se move e a planta se torna sombreada, a fotossíntese não é reduzida drasticamente para os mais baixos níveis de luminosidade. De fato, a atividade fotossintética permanece alta até que os intermediários metabólicos formados sob alta luminosidade sejam consumidos.

Diferentes espécies podem apresentar diferentes propriedades no uso da luz resultantes de clareiras do dossel arbóreo. Espécies de crescimento lento dependem de clareiras de longa duração, o que pode ser obtido ajustando o espaçamento e a orientação das plantas (Chazdon e Percy, 1991). É possível que maiores produtividades do sistema agroflorestal possam

ser obtidas quando essas características fisiológicas são levadas em conta na seleção das espécies.

O efeito da orientação no plantio sobre a quantidade de energia recebida pelas plantas irá depender do ângulo de incidência solar do local. Mesmo para áreas próximas da linha do Equador, a orientação é ainda um aspecto importante a se considerar. Linhas de plantio orientadas na direção leste-oeste proporcionarão uma maior iluminação com luz direta na área das entrelinhas, particularmente próximo ao meio-dia. No entanto, o tempo de exposição das entrelinhas à luz direta vai depender da altura das árvores (Reifsnnyder, 1989). A intensidade e duração das clareiras dependem de vários fatores (ex. características estruturais do dossel arbóreo, configuração das linhas de plantio, declinação e hora solar, altitude, etc.), de modo que um cuidadoso planejamento do sistema agroflorestal será importante para um melhor manejo do ambiente luminoso e, conseqüentemente, para a produção das culturas.

A fotossíntese e a produção de biomassa não são os únicos resultados dos efeitos da luz sobre as plantas. A luz também está envolvida na orientação das plantas no tempo e espaço (fototropismo, movimentos násticos), abertura e fechamento dos estômatos e folhas, morfologia e fisiologia de folhas submetidas à alternância de luz e sombra, padrões de crescimento vegetativo (ramificação, perfilhamento), fotoperiodismo (florescimento), entre outros (Berlyn e Cho, 2000).

A resposta à luz é resultado de uma série de sinais ambientais e seus respectivos receptores. No caso específico da fotossíntese, o sinal luminoso é recebido pelos pigmentos (clorofila e carotenóides) e a resposta é diretamente proporcional à quantidade de energia recebida até o ponto de saturação de uma dada folha. No caso de funções morfogênicas, a luz é recebida por pigmentos (fitocromo, citocromo), mas a quantidade de energia na ativação é baixa, exigindo o uso de grande quantidade de energia armazenada pela planta para a resposta ser processada (Berlyn e Cho, 2000).

Em alguns casos, a luz não é responsável pela ativação de determinadas funções, mas sim pela regulação delas. Por exemplo, o fitocromo pode se apresentar sob a forma absorvedora de luz no espectro vermelho (V) ou vermelho-distante (VD). A forma absorvedora de VD é a forma ativa do pigmento, o qual é convertido de volta à forma absorvedora de V (inativa) quando exposto a espectro de luz VD. Embora a luz tenha, aproximadamente,

a mesma quantidade de comprimentos de onda V e VD (há um pouco mais de fótons no espectro V), o sol funciona como uma fonte de V. Isso ocorre porque a forma absorvedora de V tem uma eficiência de absorção maior do que a forma absorvedora de VD. Essa característica funciona como um importante sinal para as plantas, indicando se elas estão sendo sombreadas ou não. Quando as plantas não estão sombreadas, a maior parte do fitocromo ficará na sua forma ativa assegurando que o desenvolvimento de processos morfogênicos possa acontecer (Berlyn e Cho, 2000).

As folhas representam um dos principais fatores determinantes para a produção vegetal, ao mesmo tempo em que sua morfologia e fisiologia são significativamente afetadas pela intensidade luminosa. As folhas de sol, assim denominadas por serem adaptadas a um ambiente de alta luminosidade, têm uma maior fotossíntese que folhas de sombra. No entanto, esse mesmo tipo de folha, sob condição de sombreamento, é menos eficiente que folhas de sombra na mesma condição (Ashton e Berlyn, 1992, 1994). Nesse sentido, as folhas têm evoluído como um mecanismo de uso da energia luminosa na síntese de compostos químicos em sintonia com as variações espaciais e temporais no padrão de luminosidade, assim também como aos fatores climáticos, edáficos, fisiográficos e bióticos. Berlyn e Cho (2000) destacam que a estrutura da folha pode ser uma boa referência sobre o estado e vigor da agrofloresta. Embora alguns autores destaquem a luz como principal fator para modificações na vegetação, nutrientes e condição hídrica também são importantes fatores e estão integrados aos efeitos da luminosidade.

Berlyn e Cho (2000) destacam algumas outras propriedades relacionadas às características morfológicas e fisiológicas das folhas de sombra em comparação às folhas de sol. Elas incluem: 1) maior eficiência fotossintética sob baixa luminosidade; 2) incapacidade de sustentar alta fotossíntese sob alta luminosidade; 3) encontram-se saturadas sob mais baixas intensidades luminosas; 4) maior área superficial; 5) folha mais fina; 6) maior área foliar específica (área da folha/peso da folha); 7) menor relação entre superfície interna/superfície externa; 8) cutícula e epiderme mais fina, com maior transpiração cuticular e perda de calor sensível; 9) menor densidade estomática, mas estômatos maiores; 10) tecido paliçádico mais fino e menor relação entre tecido paliçádico/mesofílico; 11) poucos cloroplastos, mas de maior tamanho; 12) menor quantidade de pigmentos secundários e compostos

protetores; 13) menor relação entre clorofila-*a*/clorofila-*b*; 14) menos tecido condutor e de sustentação; 15) mais celulose e menos lignina; 16) menos amido, lipídios e ácidos orgânicos; 17) maior concentração de água no tecido fresco e maior relação entre citoplasma e parede celular.

O sombreamento pode modificar alguns fatores ambientais, afetando significativamente a qualidade das plantas forrageiras em sistemas silvipastoris. Mudanças nas características morfológicas e fisiológicas das folhas são de grande importância, pois, normalmente, se encontram relacionadas às mudanças na quantidade e qualidade da forragem (Lin et al., 2001). A qualidade da forragem tem sido relacionada à digestibilidade da matéria seca, à concentração de nutrientes e ao consumo. Essas características, por sua vez, são influenciadas pela morfologia, anatomia e composição química da planta. No entanto, outros autores têm encontrado algumas variações nas características morfológicas e fisiológicas das folhas, que diferem daquelas listadas por Berlyn e Cho (2000), e que também afetam características qualitativas das forrageiras. Chabot (1977) verificou que plantas sombreadas tinham menor proporção de tecido mesofílico (maior digestibilidade), em comparação com a epiderme (menor digestibilidade). Tal fato suporta alguns estudos que sugerem que a digestibilidade da matéria seca de forrageiras, tanto de gramíneas de clima tropical quanto de gramíneas de clima temperado, é diminuída à medida que a intensidade luminosa é reduzida. Tal efeito sobre a qualidade da forragem pode ser ainda maior se a concentração de lignina e sílica for aumentada pelo sombreamento (Deinum, 1971).

Em termos quantitativos, a produção de forragem em sistemas agroflorestais pode também ser modificada pelas características do ambiente luminoso proporcionado pelas árvores. Apesar das diferenças na produção de diferentes culturas poderem ser explicadas em maiores detalhes pelas modificações morfológicas, fisiológicas e estruturais, uma relação funcional entre a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa interceptada pelo dossel e a produção de matéria seca tem sido utilizada para caracterizar o crescimento das plantas em diferentes ambientes (Monteith, 1972; Monteith et al, 1991).

Essa relação tem sido válida não só para espécies em monocultivo (Sinclair e Muchow, 1999), mas também para espécies em associação

(Knowles et al., 1999; Tsubo et al., 2001), sendo, freqüentemente, bem representada por funções lineares em que maiores produções estão associadas a maior interceptação da radiação incidente. A eficiência da transformação da energia interceptada em biomassa tem sido caracterizada como a eficiência de uso da radiação (EUR), normalmente, definida pela razão entre a biomassa produzida e a energia interceptada (Bonhomme, 2000). A EUR pode ainda ser baseada em processos fisiológicos do dossel, relacionando a radiação fotossinteticamente ativa à assimilação de carbono. Tal abordagem requer a aceitação de certas suposições que, apesar de não estabelecerem ainda um consenso geral, reproduzem um padrão de resposta equivalente ao demonstrado quando se utiliza a biomassa acumulada (Rosati e Dejong, 2003; Rosati et al., 2004).

A EUR tem sido uma variável de estudo importante nos sistemas agroflorestais, pois ela incorpora algumas das principais respostas adaptativas das plantas às mudanças no ambiente em que essas são cultivadas. Essas respostas envolvem principalmente mudanças nas condições hídricas do solo, disponibilidade de nutrientes (nitrogênio) e luminosidade (Sinclair e Muchow, 1999). Trabalhos têm mostrado que sob baixa irradiância, condição típica encontrada por plantas sombreadas, a EUR é aumentada (Cruz, 1997; Healey et al., 1998). Entre as possíveis explicações para o aumento da EUR, em plantas submetidas ao sombreamento, destacam-se: a maior partição da matéria seca para a parte aérea, em comparação com o sistema radicular; aumento da relação folha:haste, reduzindo a proporção de tecido fotossinteticamente menos eficiente na interceptação de luz; modificações na distribuição de nitrogênio na planta e, conseqüentemente, na concentração de nitrogênio nas folhas; e uma menor restrição de CO₂ para a fotossíntese.

Healey et al. (1998) destacam, ainda, o aumento da proporção de radiação difusa no ambiente sombreado como uma outra razão para justificar o aumento da EUR. A radiação difusa pode apresentar propriedades morfogênicas importantes para mudanças na arquitetura do dossel das plantas, fazendo com que o coeficiente de extinção de luz seja menor. Com menor coeficiente de extinção a radiação difusa pode penetrar por maior número de camadas do dossel, aumentando a distribuição de luz entre folhas ainda fotossinteticamente ativas. Como pode ser percebido, o efeito luminoso sobre a EUR está também ligado a modificações fisiológicas, morfológicas e estruturais

das plantas, importantes não apenas no sucesso pela captura de recursos, mas também na competição entre espécies por esses recursos.

Friday e Fownes (2001) destacam que a EUR poderia ser uma importante ferramenta para avaliar o estresse causado pela competição entre plantas, ao nível do solo, por água e nutrientes. Como a EUR pode ser diminuída por condição de estresse hídrico e de nutrientes, uma restrição na disponibilidade desses recursos em sistemas agroflorestais reduziria a EUR do componente arbóreo, quando comparado a EUR de árvores em monocultivo. Uma vez que as características do ambiente luminoso sejam levadas em conta, as diferenças na EUR entre os dois sistemas poderiam ser atribuídas a competição ao nível do solo.

Raciocínio similar poderia ser aplicado na avaliação da produção de forrageiras em sistemas silvipastoris sob déficit hídrico ou de nitrogênio. Alguns trabalhos que apontam um aumento na quantidade de nitrogênio acumulado na parte aérea, normalmente, se baseiam em maiores taxas de mineralização do nitrogênio do solo sob condição de sombreamento (Wilson, 1990). Tal condição aumentaria a disponibilidade de nitrogênio para as forrageiras, principalmente em situações onde o crescimento da forrageira em ambiente não sombreado fosse limitado por deficiência de nitrogênio. O aumento na taxa de mineralização do nitrogênio tem sido atribuído à melhoria das condições microclimáticas na interface entre a superfície do solo e a camada de "litter", principalmente devido a maior umidade do solo (Belsky et al., 1993). Essa seria, também, uma condição para uma maior resposta das forrageiras ao sombreamento, quando essas estivessem crescendo sob condição de déficit hídrico.

Como se pode perceber, o manejo de sistemas agroflorestais é muito mais complexo e dinâmico do que sistemas em monocultivo. Os sistemas silvipastoris demandam ainda maior atenção, uma vez que o componente animal exerce efeito significativo sobre o componente edáfico, arbóreo e herbáceo, estabelecendo outras interações biofísicas no ambiente. Em geral, os sistemas agroflorestais têm despertado um interesse crescente no meio científico e entre produtores rurais pelos fortes aspectos de sustentabilidade, proteção e produtividade no uso da terra. No entanto, a avaliação e o uso de práticas agroflorestais ainda não têm encontrado o seu devido espaço na sociedade. Nair (1993) destaca que os fatores de sustentabilidade em sistemas

agroflorestais estão baseados, principalmente, na produtividade do solo e demais vantagens biofísicas. O autor complementa que as características socioeconômicas e socioculturais, resultantes das práticas agroflorestais, são importantes fatores que contribuem para a sustentabilidade, mas que tais características são resultantes das qualidades biofísicas especiais desses sistemas.

Um aspecto que normalmente tem sido alvo de críticas em relação à avaliação de sistemas agroflorestais, é que a abordagem desses sistemas ainda tem sido muito orientada por características sociais e com muito pouca avaliação biofísica (Nair, 1993). No entanto, quando as avaliações biofísicas são levadas em conta, a falta de uma metodologia padronizada também tem dificultado comparações entre diferentes sistemas. Na maior parte das vezes, diferentes produtos, obtidos em diferentes sistemas, não são comparáveis em quantidade, volume, ou qualquer outro parâmetro mensurável.

Como já mencionado, são muitas as oportunidades e vantagens quando se trabalha com sistemas agroflorestais. Por outro lado, ainda são muitas as dificuldades para se ampliar a prática agroflorestal. Muitas dessas dificuldades passam por aspectos de caráter sociocultural de diferentes países, que vêm mudando gradativamente com a constante pressão pela adoção de práticas de manejo de recursos naturais e agrícolas que sejam ambientalmente justas, ao mesmo tempo em que possibilitem níveis de produtividade aceitáveis. Enquanto as mudanças conceituais em relação às práticas agrícolas tradicionais já vêm se processando ao longo dos anos, como resultado da pressão da sociedade, mais estudos sobre sistemas agroflorestais são necessários para a consolidação e aceitação de tais sistemas. O sucesso desses estudos demanda maiores investimentos na pesquisa e divulgação de técnicas e conceitos apropriados ao manejo de um sistema que é diferente dos sistemas de produção convencionais.

Como pode-se perceber, o entendimento da agrofloresta, invariavelmente, tem exigido o conhecimento de características biofísicas próprias de um sistema em evolução, onde os fatores ambientais são muito mais dinâmicos e difíceis de serem previstos (Rao et al., 1998). Nesse aspecto, as características de luminosidade do ambiente são de fundamental importância, uma vez que se encontram integradas a diferentes respostas das plantas e são determinantes para a produção agrícola sustentável.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, C.M.S., Valentim, J.F., Carneiro, J.C. 2002. Árvores de baginha (*Stryphnodendron guianense* (Aubl.) Benth.) em ecossistemas de pastagens cultivadas na Amazônia Ocidental. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 31: 574-582.
- Ashton, P.M.S., Berlyn, G.P. 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythroblanus*-Fagaceae) species in different light environments. *American Journal of Botany*. 81: 589-597.
- Ashton, P.M.S., Berlyn, G.P. 1992. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. *New Phytologist*. 121: 587-596.
- Belsky, A.J., Mwonga, S.M., Amundson, R.G. et al. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environment in high- and low-rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology*. 30: 143-155.
- Bergez, J.E., Dalziel, A.J.I., Duller, C., et al. 1997. Light modification in a developing silvopastoral system in UK: a quantitative analysis. *Agroforestry Systems*. 37: 227-240.
- Berlyn, G.P., Cho, J. 2000. Light, moisture, and nutrient use by plants. In: Ashton, M.S., Montagnini, F. (eds.) *The silvicultural basis for agroforestry systems*. Boca Raton, CRC Press, p.9-39.
- Bonhomme, R. 2000. Beware of comparing RUE values calculated from PAR vs solar radiation or absorbed vs intercepted radiation. *Field Crops Research*. 68: 247-252.
- Carvalho, M.M., Botrel, M.A. 2002. Arborização de pastagens: um caminho para a sustentabilidade de sistemas de produção animal a pasto. In: Evangelista, A.R., Silveira, P.J., Abreu, J.G. (eds). *FORRAGICULTURA E PASTAGENS: TEMAS EM EVIDÊNCIA*. Lavras: UFLA. p.77-108.
- Carvalho, M.M., Freitas, V.P., Andrade, A.C. 1995. Crescimento inicial de cinco gramíneas tropicais em um sub-bosque de angico-vermelho. *Pasturas Tropicales*. 17: 24-30.
- Chabot, B.F. 1977. Effects of light and temperature on leaf anatomy and photosynthesis in *Fragaria vesca*. *Oecologia*. 26: 363-377.
- Chaves, M.M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*. 42: 1-16.
- Connor, D.J. 1983. Plant stress factors and their influence on production of agroforestry plant associations. In: Huxley, P.A. (Ed). *PLANT RESEARCH AND AGROFORESTRY*. Nairobi: ICRAF, p.401-424.
- Cruz, P. 1997. Effect of shade on the growth and mineral nutrition of a C4 perennial grass under field conditions. *Plant and Soil*. 188: 227-237.
- Deinum, B. 1971. Climate, nitrogen and grass: some effects of light intensity on nitrogen metabolism. *Netherland Journal of Agricultural Science*. 19: 184-188.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Dalla Salda, G., et al. 2002. Silvopastoral systems in northwestern Patagonia I: growth and photosynthesis of *Stipa*

- speciosa* under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry Systems*. 55: 27-35.
- Friday, J.B., Fownes, J.H. 2001. A simulation model for hedgerow light interception and growth. *Agricultural and Forest Meteorology*. 108: 29-43.
- Healey, K.D., Rickert, K.G., Hammer, G.L., et al. 1998. Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. *Australian Journal of Agricultural Research*. 49: 665-672.
- Holechek, J.L., Pieper, R.D., Herbel, C.H. 2001. *Range Management*. New Jersey: Prentice Hall, 587p.
- Houghton, D. 1984. Trees and erosion control. *Queensland Agricultural Journal*. 110: 9-12.
- IBGE. 1996. Censo Agropecuário 1995/1996. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. <<http://www.ibge.gov.br>> Acessado em 21 de fevereiro de 2006.
- Jones, H.G. 1992. *Plants and Microclimate*. 2nd ed. Cambridge, Cambridge University Press.
- Kephart, K.D., Buxton, D.R. 1993. Forage quality response of C3 and C4 perennial grasses to shade. *Crop Science*. 33: 831-837.
- Kephart, K.D., Buxton, D.R., Taylor, S.E. 1992. Growth of C3 and C4 perennial grasses in reduced irradiance. *Crop Science*. 32: 1033-1038.
- Knowles, R.L., Horvath, G.C., Carter, M.A., et al. 1999. Developing a canopy closure model to predict overstorey/understorey relationships in *Pinus radiata* silvopastoral systems. *Agroforestry Systems*. 43: 109-119.
- Lassoie, J.P., Buck, L.E. 1991. Agroforestry in North America: New challenges and opportunities for integrated resource management. In: Garret, H.E. (ed.), *Proc. 2nd Conf. Agrofor. Univ. of Missouri, North Am. Springfield, MO, Columbia*, pp.1-19.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., et al. 2001. Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forages species with agroforestry potential. *Agroforestry Systems*. 59: 269-281.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., et al. 1999. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems*. 44: 109-119.
- Mahecha, L., Rosales, M., Molina, C.H., et al. 1999. Un sistema silvipastoril de *Leucaena leucocephala* – *Cynodon plectostachius* – *Prosopis juliflora* en el Valle de Cauca, Colombia. In: *AGROFORESTERIA PARA LA PRODUCCIÓN ANIMAL EN AMÉRICA LATINA*, Roma: FAO, p.407-419. (Estudio FAO. Producción y Sanidad Animal, 143).
- Mead, D.J., Millner, J., Smail, P.W. 2000. Farm forestry and shelter. In: White, J., Hodgson, J. (eds). *NEW ZEALAND PASTURE AND CROP SCIENCE*. Oxford: University Press, p.269-291.
- Menezes, R.S.C, Salcedo, I.H., Elliott, E.T. 2002. Microclimate and nutrient dynamic in a silvopastoral system of semiarid northeastern Brazil. *Agroforestry Systems*. 56: 27-38.
- Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*. 9: 747-766.

- Monteith, J.L., Ong, C.K., Corlet, J.E. 1991. Microclimate interactions in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management*. 45: 31-44.
- Nair, P.K.R. 1993. An introduction to agroforestry. Dordrecht, KluwerAcademic Publishers, ICRAF, 499p.
- Payne, W.J.S. 1985. A review of the possibilities for integrating cattle and tree crop production systems in the tropics. *Forest Ecology and Management*. 13: 1-36.
- Rao, M.R., Nair, P.K.R., Ong, C.K. 1998. Biophysical interactions in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems*. 38: 3-50.
- Reifsnyder, W.E. 1989. Control of solar radiation in agroforestry practice. In: Reifsnyder, W.E., Darnhofer, T.O. (eds.) *Meteorology and Agroforestry*. Nairobi, Kenya: ICRAF, p.141-156.
- Rosati, A., Dejong, T.M. 2003. Estimating photosynthetic radiation use efficiency using incident light and photosynthesis of individual leaves. *Annals of Botany*. 91: 869-877.
- Rosati, A., Metcalf, S.G., Lampinen, B.D. 2004. A simple method to estimate photosynthetic radiation use efficiency of canopies. *Annals of Botany*. 93: 567-574.
- Salisbury, F., Ross, C. 1992. *Plant Physiology*. Belmont, CA: Wadsworth, 1992.
- Sánchez, M.D. 2001. Panorama dos sistemas agroflorestais pecuários na América latina. In: Carvalho, M.M., Alvim, M.J., Carneiro, J.C. (eds). *SISTEMAS AGROFLORESTAIS PECUÁRIOS: Opções de sustentabilidade para áreas tropicais e subtropicais*. Juiz de Fora: Embrapa Gado de Leite, Brasília: FAO, p.9-17.
- SAS.Institute INC. 1990. *SAS/STAT User's Guide*. Version 6.4 ed., V1, Cary, NC:SAS Institute Inc. 943p.
- Silva-Pando, F.J., Gonzáles-Hernandez, M.P., Rozados-Lorenzo, M.J. 2002. Pasture production in a silvopastoral system in relation with microclimate variables in the atlantic coast of Spain. *Agroforestry Systems*. 56: 203-211.
- Sinclair, T.R., Muchow, R.C. 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy*. 65: 215-265.
- Teklehaimanot, Z., Jones, M., Sinclair, F.L. 2002. Tree and livestock productivity in relation to tree planting configuration in a silvopastoral system in North Wales, UK. *Agroforestry Systems*. 56: 47-55.
- Thornley, J.H.M. 1998. *Grassland Dynamics: An Ecosystem Simulation Model*. Wallingford, UK: CAB International.
- Tsubo, M., Walker, S., Mukhala, E. 2001. Comparisons of radiation use efficiency of mono-/inter-cropping systems with different row orientations. *Field Crops Research*. 71: 17-29.
- Wilson, J.R. 1990. The eleventh hypothesis: shade. *Agroforestry Today*. 2: 14-15.

CAPÍTULO 1

ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA E CONCENTRAÇÃO DE NITROGÊNIO EM PLANTAS FORRAGEIRAS SOB DIFERENTES NÍVEIS DE IRRADIÂNCIA

RESUMO: As relações entre área foliar específica e concentração de nitrogênio são variáveis entre espécies e dentro da mesma espécie com o ambiente de crescimento. Para melhor compreender essas variações, um estudo com três plantas forrageiras, Azevém perene, Dátilo e Trevo vermelho, foi conduzido sob diferentes níveis de sombreamento (0, 25, 50 e 75%) com o objetivo de se avaliar as respostas da área foliar específica (AFE) da planta inteira e da folha mais nova completamente expandida, e a concentração de nitrogênio dessas espécies, como mecanismos de adaptação da estrutura foliar a baixos níveis de irradiância. O estudo foi conduzido sob delineamento experimental em blocos completos casualizados, com três repetições, na Nova Zelândia. Foi verificado efeito significativo ($P < 0,05$) dos níveis de sombreamento na maior parte das variáveis analisadas. A área foliar específica da planta inteira e a concentração de nitrogênio (massa/massa) foram responsáveis pelas diferenças na adaptação estrutural das folhas às mudanças nos níveis de sombreamento. Com o sombreamento, o aumento na concentração de nitrogênio por massa no Azevém perene, Dátilo e Trevo vermelho foi de 131, 75 e 7%, respectivamente. Para a área foliar específica, o aumento com o sombreamento foi de 22% no Trevo vermelho, e 48 e 79% no Dátilo e Azevém perene, respectivamente. O maior aumento na concentração de nitrogênio do que na AFE no Dátilo e Azevém perene fez com que essas espécies apresentassem um mecanismo de adaptação estrutural oposto ao observado no Trevo vermelho, como pôde ser verificado pela variação na concentração de nitrogênio por área foliar (+ 18 e 26% vs. -13%). Apesar de ser considerado menos tolerante ao sombreamento do que o Dátilo, o Azevém perene apresentou respostas adaptativas que seriam de grande impacto para o ganho de carbono sob sombreamento. No Trevo vermelho as adaptações foram mais

restritas, talvez pelo perfil de concentração de nitrogênio não ter variado muito com o sombreamento, e por uma menor plasticidade anatômica do que as gramíneas.

INTRODUÇÃO

Mudanças na área foliar específica (AFE) e na concentração de nitrogênio (N) das folhas têm sido determinantes para a adaptação da estrutura foliar das espécies aos diferentes ambientes de crescimento (Van Arendonk e Poorter, 1994; Garnier et al, 1997). Em sistemas silvipastoris, o ambiente luminoso do sub-bosque é continuamente modificado pela formação arbórea fazendo com que as espécies forrageiras sombreadas desenvolvam mecanismos de adaptação morfológica e fisiológica a aspectos qualitativos e quantitativos da luz incidente (Gautier et al., 1999). Como em ambientes naturais esses aspectos estão normalmente relacionados, muitas das adaptações estruturais observadas nas folhas poderiam ser avaliadas em função do nível de irradiância sobre o dossel foliar.

Estudos têm mostrado que variações na AFE e na concentração de N das folhas estão relacionadas ao potencial fotossintético das plantas (Reich et al., 1998), mas essas mudanças nem sempre têm sido consistentes entre espécies e condições de crescimento (Niinemets, 1999). Em termos gerais, tem se observado que a AFE é negativamente relacionada à capacidade fotossintética das folhas por unidade de área foliar, e positivamente relacionada com a concentração de N (massa/massa). No entanto, essa relação entre capacidade fotossintética por área foliar, AFE e concentração de N das folhas (massa/massa) resulta numa relação negativa entre AFE e concentração de N (massa/área) que tem trazido certa dificuldade à análise de resultados experimentais (Niinemets, 1999). Em parte, essa dificuldade pode ser atribuída a comparações entre grupos de espécies com estruturas foliares muito diferentes, ou espécies provenientes de ambientes que não apresentam a mesma disponibilidade de recursos (Garnier et al., 1997).

Características do ambiente de crescimento tais como o nível de irradiância, têm promovido variações na AFE e na concentração de N das folhas (Poorter e Evans, 1998). Embora a redução dos níveis de irradiância com o sombreamento geralmente resulte em aumento na AFE e na concentração de N (massa/massa), alguns resultados podem apontar para outras relações que exigem diferentes interpretações, particularmente quando a concentração de N nas folhas é analisada tendo por base a área foliar. Lemaire et al. (1991) verificaram que a concentração de N por área foliar em

alfafa foi maior nas folhas do topo do dossel sendo, portanto, positivamente relacionada com o nível de irradiância. No entanto, Niinemets (1997) destaca que quando a concentração de N é avaliada tendo por base a massa foliar, aumentos nos níveis de irradiância podem resultar em diferentes padrões de resposta, seja o aumento, a manutenção, ou mesmo a redução da concentração de N. Respostas divergentes na concentração de N, por massa e por área, aos níveis de irradiância poderiam ser explicadas pelas variações na massa foliar específica (massa foliar específica = $1/AFE$) (Niinemets, 1995). Nesse caso, dois fatores poderiam ser levados em conta na análise dos padrões de resposta dessas variáveis. Um deles é saber se as modificações numa variável são devidamente equilibradas por modificações em variáveis compensatórias. O outro, é determinar quais são as características do ambiente em que as plantas crescem.

Hikosaka (2005), confirmando resultados de vários autores, destaca que o padrão de distribuição de nitrogênio entre as folhas depende do tipo de ambiente luminoso. Quando o sombreamento atinge apenas parte do dossel, o gradiente de distribuição de N na planta segue o gradiente de distribuição da luz, normalmente determinado pelo índice de área foliar. No entanto, quando toda planta é sombreada a magnitude do gradiente de N na planta pode ser modificado pela força dos drenos, modificando as relações que definem a adaptação da estrutura foliar.

Em função da relação que pode ser encontrada entre AFE e concentração de N com a atividade fotossintética das folhas, da importância da fotossíntese para o crescimento das plantas e da variabilidade das respostas que podem surgir com as espécies e condições ambientais, foi desenvolvido um estudo com o objetivo de analisar o padrão de resposta da AFE e concentração de N de espécies com diferentes tolerâncias ao sombreamento a diferentes níveis de irradiância.

MATERIAL e MÉTODOS

Local Experimental

O experimento foi realizado entre janeiro e outubro de 2004 na Lincoln University, Canterbury, Nova Zelândia (latitude 43°38' Sul, longitude 172°30' Leste). O solo é classificado como "Templeton silt loam" e consiste de uma

camada de 1 a 2 metros de sedimentos aluviais finos sobre cascalho. O clima é descrito como temperado e sub-úmido. A média anual de precipitação pluvial é de 632 mm (média dos últimos 30 anos), razoavelmente distribuída ao longo do ano, e uma média anual de evapotranspiração potencial de 1300 mm. A temperatura média anual é de 11,5°C (média dos últimos 30 anos), com temperaturas médias mensais entre maio e setembro abaixo de 10°C. A área experimental, previamente ao estabelecimento do experimento, foi cultivada com forrageiras, gramíneas e leguminosas herbáceas, sendo submetida aos procedimentos de correção e adubação do solo de modo a evitar qualquer problema decorrente de deficiências nutricionais.

Desenho Experimental

O estudo foi conduzido com três espécies forrageiras, sendo duas gramíneas e uma leguminosa, em monocultivo. As gramíneas estudadas foram o Dátilo (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision) e o Azevém perene (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui), e a leguminosa, o Trevo vermelho (*Trifolium pratense* cv. Pawera).

As espécies foram semeadas em 01/01/2004, após preparo convencional do solo, com um espaçamento de 15 cm entre linhas, em faixas paralelas e individuais de 2 x 20 m no sentido norte-sul sob terreno de topografia plana. As taxas de semeadura foram de 7, 14 e 23 kg/ha, para o Dátilo, Azevém perene e Trevo vermelho, respectivamente. A quantidade de semente utilizada foi corrigida de acordo com um teste de germinação preliminar.

Os tratamentos envolveram quatro níveis de irradiância para cada espécie forrageira, de acordo com o delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. As avaliações foram feitas em duas fases, primeira e segunda rebrotagens (Tabela 1), de forma independente para cada espécie.

Os níveis de irradiância foram obtidos por meio de estruturas de sombreamento artificial, dispostas no campo perpendicularmente sobre as faixas das forrageiras logo após a semeadura. As estruturas, de formato retangular, foram compostas por uma cobertura de tábuas de madeira montadas transversalmente sobre um suporte de tubos de metal, de modo que a cobertura fosse mantida a 50 cm do nível do solo e a estrutura cobrisse todas

as parcelas. Os níveis de irradiância foram estabelecidos pela combinação da distância entre faixas de tábuas e espaços vazios sobre as estruturas (ver Apêndice).

A área de cada unidade experimental (parcela), resultante da combinação das estruturas de sombreamento com as faixas das forrageiras, foi de 2,0 x 2,4 m. Os níveis de sombreamento artificial foram: 0 (sem sombreamento artificial), 25, 50 e 75%, correspondendo, respectivamente, a 100, 75, 50 e 25% de transmissão de luz, expressa em termos de radiação fotossinteticamente ativa incidente.

Medidas Microclimáticas

Os níveis de irradiância foram monitorados com o uso de sensores quânticos (Licor LI-190SA; Li-Cor Biosciences, Inc., Lincoln, USA) instalados acima e abaixo das coberturas, mas acima do dossel das plantas. Esses sensores foram conectados a uma estação microclimática localizada no campo experimental, a qual registrava a radiação a cada cinco minutos por meio de uma unidade de memória (CR21X, Campbell Scientific Ltd., UK).

No estabelecimento e nas duas fases de avaliação, todas as plantas foram cortadas quando um dos tratamentos atingia entre 99 e 100% de interceptação de luz. O acompanhamento da interceptação de luz pelo dossel foi realizado em todas as parcelas, desde o estabelecimento, em intervalos semanais. Nas rebrotações, as coletas de amostras foram efetuadas em todos os tratamentos um dia antes do corte de uniformização das parcelas a uma altura de 25 mm do solo.

Para o cálculo da interceptação de luz de cada parcela foi utilizado o ceptômetro (Sunfleck Ceptometer, Decagon Devices, USA), com o qual foram feitas leituras da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), tanto acima (uma leitura) quanto abaixo do dossel (cinco leituras). O percentual de interceptação luminosa foi calculado como a quantidade da RFA interceptada (RFA acima do dossel menos RFA abaixo do dossel) dividida pela RFA acima do dossel, e multiplicando o resultado por 100. As leituras foram realizadas sem as coberturas de sombreamento em dias não nublados, uma vez que os sensores quânticos que compõem o aparelho são melhor indicados para uso sob luz direta.

Determinações de AFE e N nas Forrageiras

Antes do corte em cada período de rebrotação, foram colhidas amostras de forragem de quadros de amostragem de 0,20 m², sendo colhida uma amostra por parcela a 25 mm de altura do nível do solo. O material colhido foi colocado em sacos plásticos, dentro de caixa térmica com gelo, até que este fosse levado à câmara fria do laboratório para posterior processamento. Todas as amostras colhidas foram armazenadas em câmara fria por aproximadamente 24 horas, enquanto as parcelas eram uniformizadas com o uso de uma roçadeira.

Na primeira rebrotação, foi avaliada apenas a área foliar específica das gramíneas. Uma sub-amostra de 10 perfilhos proveniente dos quadros foi separada para determinação da área foliar específica da planta inteira (todas as folhas do perfilho) e da área foliar específica da folha mais nova completamente expandida. Todas as folhas (lâminas foliares) foram separadas dos perfilhos, distribuídas sobre um fundo branco, e cobertas por uma placa de vidro transparente para que fossem tiradas fotografias com o uso de uma máquina fotográfica digital. Depois de feitas as fotografias, as folhas foram colocadas em sacos de papel e levadas a estufa de ventilação forçada a 65°C, por 72 horas. Os arquivos das fotos digitais foram analisados em um *software* para análise de imagens para o cálculo da área foliar total e da área foliar da folha mais nova completamente expandida. De posse do peso de matéria seca das folhas, do peso da folha mais nova completamente expandida, da área total das folhas e da área da folha mais nova completamente expandida, foi possível calcular a área foliar específica total e área foliar específica da folha individual das gramíneas.

Na segunda rebrotação, a área foliar específica da planta inteira foi calculada para todas as espécies, seguindo o mesmo procedimento adotado na rebrotação anterior. No entanto, no caso da leguminosa, foi adotada uma sub-amostra de 20 folhas (trifólios + pecíolos). Uma sub-amostra de 50g das gramíneas e da leguminosa foi separada em lâminas foliares, pseudocolmo e pecíolo. O material fracionado, depois de seco em estufa, foi moído em peneira de 1 mm para posterior determinação do teor de nitrogênio pela técnica Kjeldahl. De posse do peso total da amostra, das frações botânicas e da concentração de N nessas frações, foi calculada a eficiência de uso do N na produção de matéria seca (g MS/g N).

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando-se os procedimentos GLM (*General Linear Models*) e REG (*Regression*) disponíveis no pacote estatístico SAS (*Statistical Analysis System*, 1990).

RESULTADOS

A área foliar específica da planta inteira e da folha individual do Azevém perene e Dátilo, na primeira rebrotação, aumentou significativamente ($P < 0,05$) com os níveis de sombreamento. O padrão de resposta para ambas variáveis, nas duas espécies, foi similar, observando-se no Azevém perene resposta quadrática e no Dátilo resposta linear (Figura 1ab).

Na segunda rebrotação, a área foliar específica da planta inteira de todas as espécies aumentou linearmente com o sombreamento ($P < 0,001$). No entanto, no Trevo vermelho a taxa de aumento foi menor do que nas gramíneas. Enquanto no Trevo vermelho o aumento foi de 22%, no Azevém perene e Dátilo esse aumento foi de 79 e 48%, respectivamente (Figura 2). Embora a concentração de N (massa/massa) nas folhas também tenha aumentado linearmente ($P < 0,001$) com o sombreamento, o aumento no Trevo vermelho foi de apenas 7%, enquanto no Azevém perene e Dátilo este foi de 131 e 75%, respectivamente (Figura 3a). O sombreamento também causou aumento ($P < 0,05$) na concentração de N no pseudocolmo das gramíneas, mas ajustando-se a um modelo quadrático em vez de linear. No Trevo vermelho não foi observado aumento ($P > 0,05$) na concentração de N (massa/massa) no pecíolo (Figura 3b).

Quando a concentração de N nas folhas foi avaliada tendo por base a área foliar, o sombreamento causou diferentes padrões de resposta entre as gramíneas e a leguminosa. Enquanto no Azevém perene e Dátilo a concentração de N por área foliar aumentou com o sombreamento, no Trevo vermelho a concentração de N caiu. A queda na concentração de N por área foliar no Trevo vermelho foi de 13%, e o aumento no Azevém perene e no Dátilo foi de 26 e 18%, respectivamente (Figura 3c).

A eficiência de uso de nitrogênio na produção de matéria seca foi reduzida com o sombreamento em todas as espécies ($P < 0,01$). Apesar de o Azevém perene apresentar as maiores eficiências de uso do N, essa foi a espécie que teve a maior redução (62%) na eficiência de uso de N com o

aumento do sombreamento. O Trevo vermelho, por outro lado, foi a espécie que apresentou as menores eficiências de uso de N e a menor redução (6%) na sua eficiência. O Dátilo se apresentou como uma espécie intermediária nos valores e na redução da eficiência de uso de N (Figura 4).

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados para a área foliar específica total e da folha individual do Azevém perene e Dátilo demonstraram que a folha mais nova completamente expandida acompanhou as variações observadas na planta inteira. Gunn et al. (1999) analisaram as variações na área foliar específica da planta inteira e de folhas individuais de cevada em função do nível de inserção das folhas no perfilho. Diferentemente do resultado do presente estudo, esses autores verificaram grande variação (-11% a + 38%) na relação entre AFE da planta inteira e AFE de folhas individuais, de modo que a estimativa da AFE de folhas individuais não pôde ser adequadamente estimada pela AFE da planta inteira, e vice-versa. No entanto, quando as estimativas foram feitas usando-se o logaritmo natural do peso e área foliar, as estimativas feitas para a AFE foram bem ajustadas a uma única regressão linear. Acredita-se que a grande diferença na AFE de folhas de diferentes níveis de inserção no perfilho, mas de mesmo estado fenológico, seja a principal razão para a necessidade da transformação logarítmica (Gunn et al., 1999).

Poorter e Jong (1999) destacam que o ambiente luminoso pode ser uma razão para a redução na diferença entre AFE de diferentes folhas. No presente experimento, o sombreamento reduziu a interceptação luminosa pelo dossel. Isso pode ter proporcionado a formação de diferentes gradientes de luz no perfil do dossel entre os tratamentos, fazendo com que as folhas do extrato inferior do dossel, mesmo com o sombreamento, tenham tido gradativamente melhor acesso aos níveis de radiação incidente.

O aumento na área foliar específica com o sombreamento também foi confirmado na segunda rebrotação, estando de acordo com trabalhos de outros autores (Evans e Poorter, 2001; Lin et al., 2001; Belesky, 2005). Esse aumento pode ser considerado uma adaptação estrutural da folha, de modo que mais recursos possam ser utilizados na formação de área foliar adicional para a captura de luz. Vários fatores podem estar relacionados às modificações na

área foliar específica com o sombreamento. Niinemets e Tenhunen (1997) concluíram que a natureza anatômica (Garnier e Laurent, 1994) ou química (Van Arendonk e Poorter, 1994) desses fatores pode interferir de forma significativa no processo de partição de carbono e nitrogênio nas folhas, afetando o potencial fotossintético das plantas.

No caso da concentração de nitrogênio, quando expressa em termos de massa (N_m), foi verificado aumento significativo com o sombreamento. No entanto, como encontrado por Wong (1991) e Lin et al. (2001), o aumento verificado na leguminosa foi menor do que nas gramíneas. O aumento na N_m com o sombreamento poder ser resultado da maior disponibilidade de nitrogênio no solo em sistemas agroflorestais (Wilson, 1996), onde melhorias microclimáticas podem ser introduzidas pelas árvores. Contudo, o aumento na N_m em gramíneas cultivadas sob ampla oferta de nutrientes e leguminosas reforça o argumento de que mecanismos de adaptação anatômica e bioquímica também estão relacionados ao aumento na N_m com o sombreamento. Uma das modificações anatômicas relacionadas ao aumento na N_m que também poderia explicar os resultados do presente estudo, tem sido relacionada à redução na proporção de esclerênquima e, ou, tecidos vasculares (tecidos ricos em parede celular e pobre em nitrogênio) e à manutenção do volume do mesófilo (Garnier et al., 1994; 1997). Niinemets (1999) verificou que o aumento na concentração de N_m pode apresentar correlação muito significativa com a redução na densidade e espessura da folha e com o aumento da área foliar específica. A relação positiva encontrada entre área foliar específica e N_m no Azevém perene, Dátilo e Trevo vermelho parece confirmar esses resultados. Peri et al. (2004) também avaliaram a área foliar específica do Dátilo sob sombreamento e concluíram que o aumento na área foliar específica foi resultado de adaptações anatômicas que levaram a uma significativa redução na espessura das folhas.

Quando a concentração de nitrogênio foi expressa por área foliar (N_a), as respostas do Azevém perene e Dátilo ao sombreamento foram opostas às do Trevo vermelho. Uma vez que a N_a é o produto da AFE e N_m , a maior taxa de aumento da N_a das gramíneas foi resultado do maior aumento na N_m do que na AFE com o sombreamento. Essa diferença serve para ilustrar a dificuldade que se teria em relacionar a N_m com a fotossíntese por área foliar entre espécies sob diferentes gradientes de luz, uma vez que a N_a variou seu padrão

de resposta ao sombreamento. Tal argumento é corroborado pelo trabalho de Niinemets e Tenhunen (1997), que verificaram que a diferença na partição de nitrogênio entre vários componentes da fotossíntese com o sombreamento prejudicou o ajuste da relação entre N_m e fotossíntese. No entanto, esses autores argumentam que o uso da N_a exclusivamente pode não ser muito efetiva na estimação do potencial fotossintético das folhas por unidade de área foliar. Pelo fato de uma mesma N_a poder ser determinada a partir de diferentes combinações de AFE e N_m , não seria possível caracterizar como a disponibilidade e partição de nitrogênio influenciaria a fotossíntese das plantas em diferentes níveis de luminosidade. Dessa forma, Niinemets e Tenhunen (1997) concluíram que o uso combinado da N_m e AFE, por conter mais informações sobre partição e disponibilidade de nitrogênio, seria um meio mais adequado para estimar a fotossíntese por unidade de área foliar. Apesar dessa conclusão estar de acordo com o encontrado por Reich et al. (1998), para a fotossíntese por área ($R^2=0,46$; $P<0,0001$), esses autores verificaram que essa relação pode ainda ser melhorada quando a fotossíntese é expressa por unidade de massa ($R^2=0,87$; $P<0,0001$). Em trabalho com gramínea perene tropical, Cruz (1997) sugere que o aumento na N_a com o sombreamento seria uma importante adaptação morfofisiológica para o aumento da taxa de assimilação de carbono das folhas.

Alguns trabalhos têm mostrado que a eficiência de uso de nitrogênio é reduzida com a diminuição dos níveis de irradiância, particularmente quando o nitrogênio é relacionado à taxa fotossintética (Hikosaka e Terashima, 1995; Niinemets e Tenhunen, 1997; Poorter e Evans, 1998). No entanto, a eficiência de uso de nitrogênio também pode ser visualizada quando expressa em termos de matéria seca produzida (Larcher, 1995). Tomando essa medida como referência, os resultados encontrados no presente estudo concordam com os resultados de eficiência de uso de nitrogênio expressos em base fotossintética. Niinemets e Tenhunen (1997) verificaram que a maior eficiência de uso de nitrogênio na fotossíntese em *Acer saccharum* sob maiores níveis de irradiância pode ter sido resultado da maior partição de nitrogênio para a carboxilação, particularmente na partição de nitrogênio para rubisco, enquanto sob menores níveis de irradiância a menor eficiência de uso do nitrogênio pode ter sido resultado da maior partição de nitrogênio para o complexo de captura de luz.

A eficiência de uso da luz apresenta resposta inversa à eficiência de uso do N com a redução dos níveis de irradiância. Esse padrão já tem sido observado há muito tempo para muitas espécies de plantas e está de acordo com o argumento de partição de nitrogênio para a captura de luz proposto por Hikosaka e Terashima (1995). Apesar da eficiência de uso da luz não ter sido avaliada no presente estudo, acredita-se que esta também aumentou com o sombreamento. Com o sombreamento de 25, 50 e 75% da radiação incidente, a produção de forragem do Azevém perene foi de +7, -12 e -55%, a do Dátilo de -22, -44 e -66%, e a do Trevo vermelho de -25, -54 e -80%. As quedas relativas entre a radiação incidente e a produção de forragem sugerem o aumento esperado na eficiência de uso da luz, uma vez que a interceptação de luz pelo dossel foi gradativamente reduzida com o sombreamento.

CONCLUSÕES

(i) A área foliar específica e a concentração de nitrogênio foram elementos determinantes na capacidade diferenciada entre espécies quanto a sua adaptação a diferentes níveis de irradiância. (ii) Apesar de ser considerado menos tolerante ao sombreamento do que o Dátilo, o Azevém perene apresentou as respostas adaptativas que seriam de maior impacto para o ganho de carbono sob sombreamento. (iii) No Trevo vermelho as adaptações foram mais restritas, talvez pelo perfil de concentração de nitrogênio não ter variado muito com o sombreamento, e por uma menor plasticidade anatômica do que as gramíneas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Belesky, D.P. 2005. Growth of *Dactylis glomerata* along a light gradient in the central Appalachian region of the eastern USA: II. Mechanisms of leaf dry matter production. *Agroforestry Systems*. 65: 91-98.
- Cruz, P. 1997. Effect of shade on the carbon and nitrogen allocation in a perennial tropical grass, *Dichanthium aristatum*. *Journal of Experimental Botany*. 48(306): 15-24.
- Evans, J.R., Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*. 24: 755-767.
- Garnier, E., Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*. 128: 725-736.
- Garnier, E., Cordonnier, P., Guillerm, J.-L., Sonié, L. 1997. Specific leaf area and nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*. 111: 490-498.
- Gautier, H., Varlet-Grancher, C., Hazard, L. 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of Perennial Ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany*. 83: 423-429.
- Gunn, S., Farrar, J.F., Collis, B.E., Nason, M. 1999. Specific leaf area in barley: individual leaves versus whole plants. *New Phytologist*. 143: 45-51.
- Hikosaka, K., Terashima, I. 1995. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment*. 18: 605-618.
- Hikosaka, K. 2005. Leaf canopy as dynamic system: Ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*. 195: 521-533.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer-Verlag, Germany. 3rd Edition. 506p.
- Lemaire, G., Onillon, B., Gosse, G., Chartier, M., Allirand, J.M. 1991. Nitrogen distribution within a Lucerne canopy during regrowth: relation with light distribution. *Annals of Botany*. 68: 483-488.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garret, H.E. 2001. Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with Agroforestry potential. *Agroforestry Systems*. 53: 269-281.
- Niinemets, Ü. 1995. Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *Fagus sylvatica*: adaptation to a vertical light gradient. *Acta Oecologica*. 16: 525-541.
- Niinemets, Ü. 1997. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology*. 11: 518-531.

- Niinemets, Ü., Tenhunen, J.D. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment*. 20: 845-866.
- Niinemets, Ü. 1999. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*. 144: 35-47.
- Peri, P.L., Moot, D.J., Lucas, R.J., Jarvis, P., McNeil, D. 2004. Morphological and anatomical adaptations of Cocksfoot leaves grown under different fluctuating light regimes in New Zealand. In: *Proceedings of the 1st World Congress of Agroforestry*, Orlando, USA. p390.
- Poorter, H., Evans, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*. 116: 26-37.
- Poorter, H., Jong, R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*. 143: 163-176.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*. 12: 948-958.
- SAS.Institute INC. 1990. *SAS/STAT User's Guide*. Version 6.4 ed., V1, Cary, NC:SAS Institute Inc. 943p.
- Van Arendonk, J.J.C.M., Poorter, H. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*. 17: 963-970.
- Wilson, J.R. 1996. Shade-stimulated growth and nitrogen uptake by pastures grasses in a subtropical environment. *Australian Journal of Agricultural Research*. 47: 1075-1093.
- Wong, C.C. 1991. Shade tolerance of tropical forages: a review. In: Shelton, H.M., Stür, W.W. (eds.) *Forages for plantation crops*. ACIAR Proceedings N°32, Canberra. p.64-69.

TABELAS e FIGURAS

Tabela 1. Períodos de avaliação do crescimento das espécies durante o experimento.

Espécies	Crescimento de estabelecimento	Rebrotações	
		Primeira	Segunda
Azevém perene	01/01/04 – 15/04/04	15/04/04 – 24/06/04	24/06/06 – 14/10/04
Dátilo	01/01/04 – 09/05/04	09/05/04 – 09/09/04	09/09/04 – 14/10/04
Trevo vermelho	01/01/04 – 27/05/04	27/05/04 – 10/09/04	10/09/04 – 14/10/04

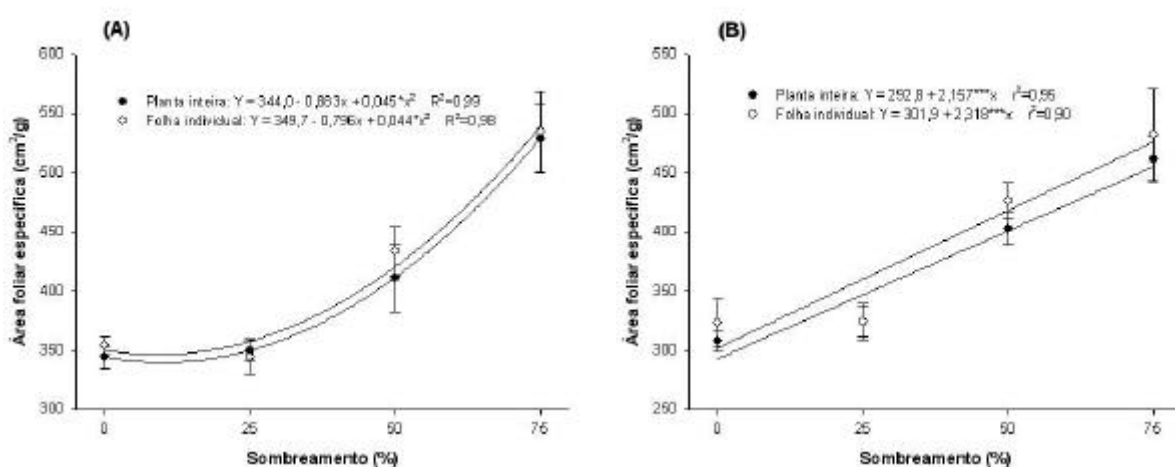


Figura 1. Área foliar específica da planta inteira e da folha mais nova completamente expandida do Azevém perene (A) e Dátilo (B) em resposta aos níveis de sombreamento, na primeira rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

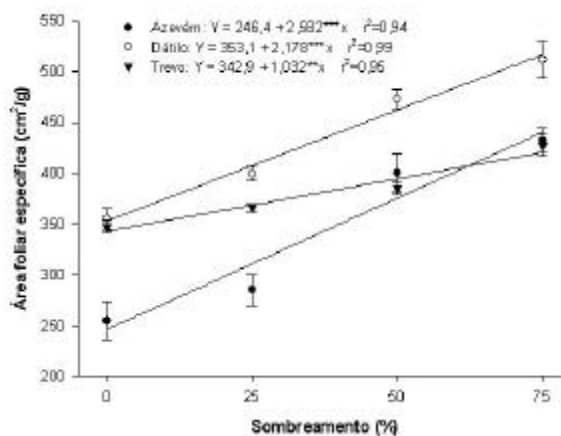


Figura 2. Área foliar específica da planta inteira do Azevém perene, Dátilo e Trevo vermelho, em resposta aos níveis de sombreamento, na segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

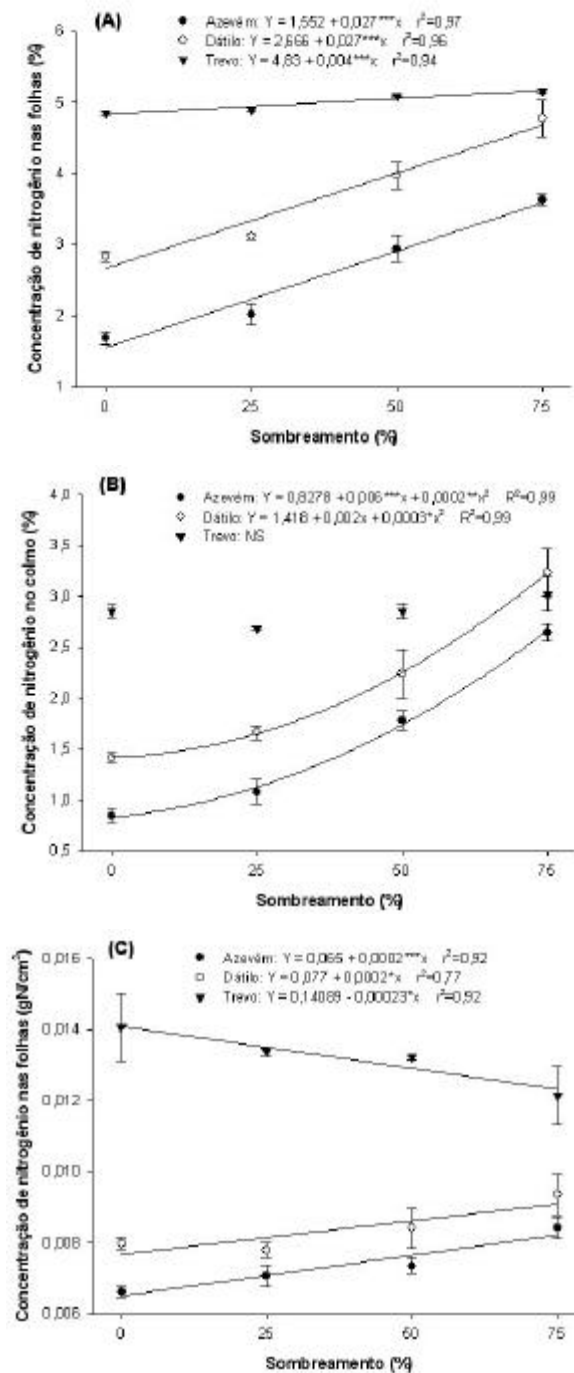


Figura 3. Concentração de nitrogênio, com base na massa, nas folhas (A) e colmos (B), e com base na área foliar, para as folhas (C), em Azevém perene, Dátalo e Trevo vermelho, em resposta aos níveis de sombreamento, na segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%; NS:não significativo. Barras: erro padrão da média (n = 3).

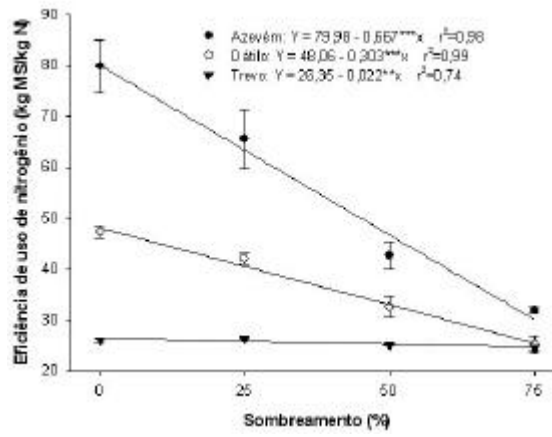


Figura 4. Eficiência de uso de nitrogênio na produção de matéria seca do Azevém perene, Dátilo e Trevo vermelho, em resposta aos níveis de sombreamento, na segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

CAPÍTULO 2

ADAPTAÇÃO MORFOLÓGICA DE PLANTAS FORRAGEIRAS A PADRÕES E NÍVEIS DE SOMBREAMENTO

RESUMO: As características morfológicas do Azevém perene (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui), Dátilo (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision) e Trevo vermelho (*Trifolium pratense* cv. Pawera) foram avaliadas em resposta a diferentes níveis de sombreamento (0, 25, 50 e 75%) e padrões de sombreamento (contínuo e alternado), sob três períodos de crescimento (estabelecimento, primeira rebrotação e segunda rebrotação), na Nova Zelândia, com o objetivo de se avaliar as formas de adaptação de diferentes espécies às modificações no ambiente luminoso. O estudo foi conduzido sob delineamento experimental em blocos completos casualizados, com três repetições, entre janeiro e outubro de 2004. Foram avaliados a área foliar específica, a área foliar, os comprimentos do pseudocolmo, pecíolo e lâminas foliares, o número total de folhas, o número de folhas verdes e a relação lâmina:colmo das forrageiras. A maioria das medidas morfológicas foi significativamente ($P < 0,05$) afetada pelos níveis de sombreamento. As mudanças morfológicas proporcionadas pelo padrão de sombreamento foram restritas ao comprimento do pseudocolmo do Azevém perene e comprimento do pecíolo do Trevo vermelho, mas essas mudanças não foram consistentes entre os períodos de avaliação. A área foliar específica foi a variável morfológica que mais consistentemente variou em resposta aos níveis de sombreamento. Foi verificado um aumento de médio de 22 a 79% na área foliar específica entre as forrageiras. As adaptações morfológicas do Dátilo foram mais relacionadas à tolerância ao sombreamento, enquanto as do Azevém perene parecem mais relacionadas à otimização da sua capacidade produtiva. O Trevo vermelho demonstrou uma plasticidade morfológica intermediária entre o potencial produtivo do Azevém perene e a tolerância do Dátilo.

INTRODUÇÃO

Apesar dos sistemas silvipastoris representarem uma promissora alternativa agroflorestal (Sharrow, 1999), variações microclimáticas nesses sistemas ainda têm dificultado a definição de práticas de manejo mais adequadas às forrageiras do sub-bosque. Isso ocorre porque estes sistemas, normalmente, desenvolvem condições microclimáticas muito mais heterogêneas e dinâmicas que os sistemas tradicionais de produção animal, variando consideravelmente com o tempo (Meloni, 1999) e com o tipo de formação arbórea (Bergez et al., 1997; Teklehaimanot et al., 2002).

Entre as variações microclimáticas, as modificações no ambiente luminoso têm merecido grande destaque por influenciarem um conjunto diversificado de características de adaptação das forrageiras que interferem na produtividade do pasto. Normalmente, o sombreamento causado pelas árvores leva a uma redução na radiação incidente e na relação do espectro da luz (ex. vermelho:vermelho-extremo) (Feldhake, 2001) causando mudanças significativas na morfologia de muitas forrageiras (Lin et al., 1999).

Essas mudanças nas características morfológicas, por estarem relacionadas à quantidade e qualidade da forragem produzida (Kephart et al., 1992; Kephart et al, 1993), podem ser relevantes na avaliação do efeito do sombreamento sobre o potencial de utilização de forrageiras em sistemas silvipastoris. Entre as modificações morfológicas que interferem na quantidade e qualidade da forragem, pode-se destacar a área, comprimento, idade, espessura e orientação da lâmina foliar, o comprimento do colmo, o número de folhas e a relação lâmina:colmo.

Em geral, essas mudanças na morfologia têm sido relacionadas às alterações na digestibilidade da matéria seca, na concentração de nutrientes (Lin et al., 2001) e na interceptação de luz pelo dossel das culturas forrageiras. Portanto, as mudanças na morfologia são aspectos que deveriam ser incluídos no planejamento do manejo das forrageiras, de modo que a produção animal nos sistemas silvipastoris pudesse ser melhor explorada.

Nos sistemas silvipastoris a avaliação do efeito do sombreamento sobre a morfologia do relvado tem sido difícil por causa da influência de outras variantes microclimáticas, tais como disponibilidade hídrica e temperatura,

sobre características morfológicas influenciadas diretamente pelos baixos níveis de irradiância.

Devido a importância que a morfologia tem sobre os aspectos ligados a produção e utilização das forrageiras em pastos cultivados, foi desenvolvido um experimento em que o sombreamento foi a principal variante microclimática a afetar diretamente as características de adaptação morfológica de plantas forrageiras.

MATERIAL e MÉTODOS

Local Experimental

O experimento foi realizado entre janeiro e outubro de 2004 na Lincoln University, Canterbury, Nova Zelândia (latitude 43°38' Sul, longitude 172°30' Leste). O solo é classificado como "Templeton silt loam" e consiste de uma camada de 1 a 2 metros de sedimentos aluviais finos sobre cascalho. O clima é descrito como temperado e sub-úmido. A média anual de precipitação pluvial é de 632 mm (média dos últimos 30 anos), razoavelmente distribuída ao longo do ano, e uma média anual de evapotranspiração potencial de 1300 mm. A temperatura média anual é de 11,5°C (média dos últimos 30 anos), com temperaturas médias mensais entre maio e setembro abaixo de 10°C. A área experimental, previamente ao estabelecimento do experimento, foi cultivada com forrageiras, gramíneas e leguminosas herbáceas, sendo submetida aos procedimentos normais de correção e adubação do solo de modo a evitar qualquer problema decorrente de deficiências nutricionais.

Desenho Experimental

O estudo foi conduzido com três espécies forrageiras, sendo duas gramíneas e uma leguminosa, em monocultivo. As gramíneas estudadas foram o Dátilo (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision) e o Azevém perene (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui), e a leguminosa, o Trevo vermelho (*Trifolium pratense* cv. Pawera). As espécies foram semeadas em 01/01/2004, após preparo convencional do solo, com um espaçamento de 15 cm entre linhas em faixas paralelas e individuais de 2 x 20 m no sentido norte-sul sob terreno de topografia plana. As taxas de semeadura foram de 7, 14 e 23 kg/ha, para o Dátilo, Azevém perene e Trevo vermelho, respectivamente. A quantidade de

semente utilizada foi corrigida de acordo com um teste de germinação preliminar.

Os tratamentos envolveram quatro níveis de irradiância e dois padrões de irradiância para cada espécie forrageira, de acordo com o delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. O estudo foi conduzido em três fases distintas: 1) crescimento de estabelecimento (verão-outono); 2) primeira rebrotação (outono-inverno); e 3) segunda rebrotação (inverno-primavera) (Tabela 1). A primeira fase é referente ao período de estabelecimento das plantas, onde predominam plântulas. A segunda fase é referente ao período onde há uma acentuada redução da temperatura média do ar, enquanto a terceira fase é referente ao período onde a temperatura média do ar está em ascensão.

Os níveis de irradiância foram obtidos por meio de estruturas de sombreamento artificial, dispostas no campo perpendicularmente sobre as faixas das forrageiras logo após a semeadura. As estruturas, de formato retangular, foram compostas por uma cobertura de tábuas de madeira montadas transversalmente sobre um suporte de tubos de metal, de modo que a cobertura fosse mantida a 50 cm do nível do solo e a estrutura cobrisse todas as parcelas. Os níveis de irradiância foram estabelecidos pela combinação da distância entre faixas de tábuas e espaços vazios sobre as estruturas (ver Apêndice).

A área de cada unidade experimental (parcela), resultante da combinação das estruturas de sombreamento com as faixas das forrageiras, foi de 2,0 x 2,4 m. Os níveis de sombreamento artificial foram: 0% (sem sombreamento artificial), 25, 50 e 75%, correspondendo, respectivamente, a 100, 75, 50 e 25% de transmissão de luz, expressa em termos de radiação fotossinteticamente ativa incidente.

Adicionalmente às estruturas com cobertura de madeira, foram utilizadas estruturas com cobertura de sombrite com 50% de transmissão luminosa para a obtenção do padrão de sombreamento contínuo. Essas estruturas foram utilizadas para comparação dos padrões de luminosidade das estruturas com cobertura de madeira (sombreamento alternado) com o mesmo nível de transmissão luminosa.

Medidas Microclimáticas

Os níveis e padrões de irradiância foram monitorados com o uso de sensores quânticos (Licor LI-190SA; Li-Cor Biosciences, Inc., Lincoln, USA) instalados acima e abaixo das coberturas, mas acima do dossel das plantas. Esses sensores foram conectados a uma estação microclimática localizada no campo experimental, a qual registrava a radiação a cada cinco minutos por meio de uma unidade de memória (CR21X, Campbell Scientific Ltd., UK). A temperatura do ar foi monitorada a cada cinco minutos com uso de um sensor conectado à mesma unidade de memória, o qual estava localizado a 1,5 m de altura ao lado da estação.

Cada fase de avaliação representou um ciclo de crescimento que foi concluído com o corte das plantas. Durante os três ciclos de crescimento, as plantas de todos os tratamentos foram monitoradas quanto à interceptação de luz pelo dossel a intervalos semanais. Quando a interceptação luminosa de um dos tratamentos atingia entre 99 e 100 %, medidas de morfologia do dossel foram efetuadas em todos os tratamentos. Após esse procedimento, as plantas de todas as parcelas foram submetidas a um corte de uniformização a uma altura de 25 mm do solo.

Para o cálculo da interceptação de luz de cada parcela, foi utilizado o ceptômetro (Sunfleck Ceptometer, Decagon Devices, USA), com o qual foram feitas leituras da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), tanto acima (uma leitura) quanto abaixo do dossel (cinco leituras). O percentual de interceptação luminosa foi calculado como a quantidade da RFA interceptada (RFA acima do dossel menos RFA abaixo do dossel) dividida pela RFA acima do dossel, e multiplicando o resultado por 100. As leituras foram realizadas sem as coberturas de sombreamento em dias não nublados, uma vez que os sensores quânticos que compõem o aparelho são melhor indicados para uso sob luz direta.

Medidas Morfológicas

Antes do corte de uniformização em cada período de avaliação, o comprimento das lâminas foliares de quatro perfilhos representativos da altura média do dossel foi medido com o uso de régua graduada, assim como o comprimento do pseudocolmo (tido como a distância entre o nível do solo e a lígula da folha mais nova completamente expandida). Também foi contado

nesses perfilhos o número total de folhas e o número de folhas verdes por perfilho. Em relação à leguminosa, foi medido o comprimento do pecíolo e contado o número de gemas da primeira fase.

Logo após essas medidas de morfologia, e anteriormente ao corte de uniformização, foram colhidas amostras de forragem de quadros de amostragem de 0,20 m². Foi colhida uma amostra por parcela a 25 mm de altura do nível do solo. O material colhido foi colocado em sacos plásticos, dentro de caixa térmica com gelo, até que este fosse levado à câmara fria do laboratório para posterior processamento. Todas as amostras colhidas foram armazenadas em câmara fria por aproximadamente 24 horas, enquanto as parcelas eram uniformizadas com o uso de uma roçadeira.

Finalizada a uniformização, uma sub-amostra de 10 perfilhos proveniente dos quadros foi separada para determinação da área foliar específica. As folhas (lâminas foliares) dos perfilhos foram separadas em folha mais nova completamente expandida e demais folhas do perfilho. Essas foram distribuídas sobre um fundo branco e cobertas por uma placa de vidro transparente para que fossem tiradas fotografias com o uso de uma máquina fotográfica digital. Depois de feitas as fotografias, as folhas foram colocadas em sacos de papel e levadas a estufa de ventilação forçada a 65°C por 72 horas. Os arquivos das fotos digitais foram posteriormente analisados em um *software* para análise de imagens para o cálculo da área foliar total e da última folha recém expandida. De posse do peso total da matéria seca e da área total das folhas foi possível calcular a área foliar específica das gramíneas. No caso da leguminosa, foi adotado o mesmo procedimento em uma sub-amostra de 20 folhas (trifólios + pecíolos). No entanto, nessa espécie, a área foliar foi definida como a área média do trifólio. Uma sub-amostra de 50g das gramíneas e da leguminosa foi utilizada para o cálculo da relação lâmina:colmo, a partir da separação botânica das lâminas foliares, pseudocolmo e pecíolo. O cálculo dessa variável foi efetuado após a secagem do material fracionado em estufa de ventilação forçada a 65°C por 72 horas.

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando-se os procedimentos GLM (*General Linear Models*) e REG (*Regression*) disponíveis no pacote estatístico SAS (*Statistical Analysis System*, 1990).

RESULTADOS

Apesar da precipitação pluvial acumulada (645 mm) e a temperatura média do ar ($11,1^{\circ}\text{C}$) do ano de 2004 terem ficado muito próximas das médias históricas, a precipitação acumulada até o final do experimento registrou um déficit de 63 mm (469 vs. 532 mm). As médias mensais de precipitação e temperatura média do ar estão apresentadas na Figura 1.

A maioria das características morfológicas avaliadas respondeu significativamente aos níveis de sombreamento. Apenas a área foliar da folha mais nova completamente expandida e a relação lâmina:colmo do Dátilo não apresentaram resposta significativa aos níveis de sombreamento ($P>0,05$). De modo contrário, apenas o comprimento do pseudocolmo do Azevém perene e o pecíolo do Trevo vermelho responderam significativamente ($P<0,05$) ao padrão de sombreamento. Enquanto o comprimento do pseudocolmo do Azevém perene foi maior com o sombreamento contínuo (77 vs. 71 mm), o comprimento do pecíolo do Trevo vermelho foi maior com o sombreamento alternado (94 vs. 80 mm).

A área foliar específica das forrageiras aumentou significativamente ($P<0,05$) com os níveis de sombreamento. O aumento variou de 54 a 79% no Azevém perene e de 22 a 55% no Dátilo e Trevo vermelho. No entanto, esses aumentos não ocorreram da mesma forma entre as espécies e períodos de avaliação. Enquanto no Trevo vermelho o maior aumento ocorreu na primeira fase, no Dátilo isso ocorreu na segunda fase, e no Azevém perene na terceira (Figura 2).

O comprimento do pseudocolmo e pecíolo foram afetados pelos níveis de sombreamento. No crescimento de estabelecimento, apesar da pequena variação, apenas o comprimento do pseudocolmo do Azevém perene respondeu significativamente aos níveis de sombreamento. Enquanto na primeira rebrotação o Dátilo aumentou linearmente o comprimento do pseudocolmo com os níveis de sombreamento, na segunda rebrotação o comprimento do pecíolo do Trevo vermelho foi reduzido de forma linear (Figura 2).

Enquanto a área foliar do Azevém perene foi maior entre 25 e 50% de sombreamento durante o crescimento de estabelecimento e a primeira rebrotação, na segunda rebrotação a área foliar aumentou linearmente com os

níveis de sombreamento. No Trevo vermelho também foi observada uma maior área foliar entre 25 e 50% de sombreamento. No entanto, essa maior área foliar entre esses níveis de sombreamento ocorreu apenas para a primeira e a segunda rebrotação. Durante o crescimento de estabelecimento, a área foliar do Trevo vermelho foi reduzida linearmente com os níveis de sombreamento (Figura 3).

A relação lâmina:colmo do Azevém perene e Trevo vermelho foram diferentemente afetadas pelos níveis de sombreamento. Enquanto para o Azevém perene a relação lâmina:colmo aumentou, para o Trevo vermelho esta decresceu com os níveis de sombreamento (Figura 3).

Os resultados em termos de número total de folhas e número de folhas verdes não foram muito expressivos em resposta aos níveis de sombreamento. Os únicos resultados significativos encontrados no presente experimento estiveram limitados a fases distintas de avaliação do Dátilo. O aumento nos níveis de sombreamento reduziu o número total de folhas no estabelecimento e aumentou o número de folhas verdes na primeira rebrotação (Figura 4). Em relação ao número total de gemas do Trevo vermelho, o sombreamento reduziu linearmente o número de gemas por planta.

DISCUSSÃO

A área foliar da folha mais nova completamente expandida e a relação lâmina:colmo do Dátilo foram as únicas variáveis avaliadas que não responderam aos níveis de sombreamento. Segundo Lambers et al. (1998), sob sombreamento, algumas espécies não alongam o colmo como mecanismo de adaptação à redução do nível de irradiância. Em vez disso, essas espécies aumentariam sua área foliar sem que houvesse redução expressiva na espessura da lâmina, caracterizando-as como mais tolerantes ao sombreamento. O resultado do presente trabalho conflita com o argumento desses autores, particularmente pela reconhecida tolerância do Dátilo ao sombreamento (Kemp et al., 2000).

Os resultados deste trabalho apontam que outros mecanismos de adaptação podem contribuir para a tolerância do Dátilo ao sombreamento. Um desses mecanismos envolveria mudanças na partição de matéria seca na planta e entre plantas. Apesar do aumento no comprimento do pseudocolmo do

Dátilo, a proporção desse componente não variou na massa de forragem. Essa resposta foi oposta à proporção de lâmina foliar, que aumentou com o sombreamento. O Dátilo pode ter investido menos matéria seca em folhas individuais que as demais espécies. Uma vez que todas as espécies aumentaram a área foliar específica e apenas a área foliar do Azevém perene e Trevo vermelho apresentou algum aumento com o sombreamento, isso pode ter contribuído para limitar o efeito do aumento na proporção de lâmina foliar sobre a relação lâmina:colmo do Dátilo. No caso do aumento na proporção de lâmina foliar do Dátilo, a menor redução na população de perfilhos do Dátilo em comparação com o Azevém perene poderia explicar o aumento na proporção de folhas com os níveis de sombreamento, principalmente pelo maior efeito aditivo desse componente morfológico em comparação com o pseudocolmo.

Apesar do comprimento das lâminas foliares das gramíneas ter aumentado com o sombreamento (Figura 5), essa mudança em termos de dimensão linear não resultou em mudanças significativas na área foliar do Dátilo. Peri et al. (2004) verificaram que folhas de Dátilo submetidas a intenso sombreamento, apesar de aumentarem em 33% o comprimento da lâmina, a largura desta foi reduzida em até 22%. Essa compensação verificada em termos de dimensões lineares pode ter sido a causa para a ausência de variações significativas na área foliar do Dátilo no presente trabalho.

No Azevém perene e Trevo vermelho, a plasticidade morfológica em termos de área foliar e relação lâmina:colmo apresentou um comportamento diferente em resposta aos níveis de sombreamento e às fases de avaliação. Na primeira rebrotação não houve diferenças no padrão das respostas encontradas na área foliar em ambas as espécies. A área foliar aumentou em torno do sombreamento de 25%. No entanto, no estabelecimento esse padrão foi observado apenas no Azevém perene, enquanto no Trevo vermelho isso ocorreu na segunda rebrotação. Isso sugere que a margem de aumento da área foliar não é muito expressiva acima de 25% de sombreamento (Figura 3ab), o que de alguma forma pode comprometer a captura de luz pelo dossel e, conseqüentemente, a produção de forragem.

Uma diferença entre o Azevém perene e o Trevo vermelho, em relação à expansão da área foliar, está relacionada ao tipo de manejo em condição de sombreamento. No estabelecimento, o Trevo vermelho é um pouco mais lento que o Azevém perene (Kemp et al., 2000; Lucas et al., 2003), o que torna essa

espécie mais dependente da disponibilidade de luz para maior produção de assimilados, particularmente aqueles utilizados na expansão da área foliar fotossintética. Nessa situação o Trevo vermelho não teria assimilados suficientes para expandir a área foliar de modo a aumentar a capacidade de interceptação de luz sob sombreamento. Isto pode explicar a queda consistente na relação lâmina:colmo do Trevo vermelho, particularmente na fase de estabelecimento (Figura 3d).

O aumento linear na área foliar do Azevém perene em função do sombreamento, na segunda rebrotação, pode estar relacionado a uma provável deficiência de nitrogênio com a redução do sombreamento, que não pôde ser compensada pelos maiores níveis de irradiância. Como o Azevém perene é uma gramínea com alta capacidade de extração de nitrogênio (Whitehead, 2000) e nas fases anteriores a produção foi maior com a redução do sombreamento, na segunda rebrotação pode ter havido uma interação entre nível de irradiância e a disponibilidade de nitrogênio no solo, de modo que mesmo sob sombreamento intenso ainda houvesse expressivo aumento da área foliar pela maior disponibilidade de nitrogênio. Uma análise química das folhas (Capítulo 1) nessa fase confirmou o aumento na concentração de nitrogênio com o sombreamento. No entanto, essa observação merece ser analisada com maiores cuidados, uma vez que mesmo em condições uniformes de disponibilidade de nitrogênio o sombreamento pode causar aumento na concentração deste nutriente por modificações anatômicas nas folhas (Van Arendonk e Poorter, 1994). Contrariamente ao Trevo vermelho, a relação lâmina:colmo do Azevém perene aumentou com o sombreamento. Tal fato revela a boa capacidade de expansão da área foliar do Azevém perene em combinação com o pouco alongamento do pseudocolmo, principalmente nas fases de estabelecimento e primeira rebrotação (Figuras 2b e 3a).

O aumento na área foliar específica das plantas com o sombreamento representou o padrão esperado de resposta dessa variável (Poorter e Evans, 1998; Lambers et al., 1998; Belesky, 2005b). Em geral, esse padrão indica que as lâminas foliares podem ter ficado menos espessas e, ou, densas. Essas mudanças morfológicas podem resultar em modificações estruturais no dossel, alterando a capacidade de interceptação de luz e, provavelmente, a produção de forragem. Isso ocorre pela diminuição da resistência mecânica da lâmina foliar em função do aumento simultâneo do comprimento da lâmina e da área

foliar específica com o sombreamento, conforme constatado no presente trabalho (Figuras 2 e 5).

No Azevém perene, o aumento na área foliar com o sombreamento e a ausência de mudanças significativas na área foliar específica pode ter mantido maior ângulo foliar médio do dossel no estabelecimento. No entanto, nas rebrotações o aumento na área foliar esteve associado ao aumento significativo da área foliar específica, o que pode ter causado uma diminuição do ângulo foliar médio do dossel. Esse fato está de acordo com o encontrado por Peri et al. (2004) no Dátilo e comprova os ajustes morfológicos que podem ocorrer com o sombreamento. Esses autores verificaram que o aumento simultâneo da área foliar específica e do comprimento da lâmina reduziu o ângulo foliar médio do dossel de 68° para 59° com o sombreamento. Embora esse padrão não tenha sido observado no Dátilo no presente trabalho, a diminuição do ângulo foliar médio com o sombreamento pode indicar uma adaptação morfológica para maior captura de luz, pois as folhas podem se distribuir sobre uma maior área no plano horizontal. A relação negativa entre área foliar específica e produção de forragem observada por Kephart et al. (1992) e Belesky (2005ab) confirmam a importância que os ajustes morfológicos podem ter na determinação do potencial de produção das forrageiras sob sombreamento, particularmente quando esses ajustes estão relacionados a interceptação luminosa pelo dossel.

Embora tenha sido encontrada reposta significativa do número de folhas verdes ao nível de sombreamento, os resultados não permitem conclusões mais abrangentes, uma vez que esses efeitos foram muito isolados em termos de espécie e fase de avaliação. No entanto, o padrão encontrado esteve de acordo com resultados de outros autores que apontam para uma menor senescência e maior proporção de tecidos verdes quando o sombreamento abrange todo perfil do dossel (Sharrow, 1999; Hikosaka, 2005). No presente trabalho, enquanto a redução na proporção de material morto no estabelecimento não foi significativa, na primeira e segunda rebrotação essa redução foi de 33 a 90%. Esse mesmo padrão na alocação de carbono entre crescimento de estabelecimento e rebrotação com o sombreamento também foi confirmado por Cruz (1997) em um estudo com gramínea tropical.

Em relação ao número total de folhas, os resultados parecem ainda menos consistentes do que no número de folhas verdes. A análise dos dados

revelou que a variação mais consistente no número total de folhas esteve relacionada aos períodos de avaliação do que com os níveis de sombreamento. Duru e Ducrocq (2000) verificaram que apesar da radiação ser um aspecto que pode interferir na dinâmica de folhas no dossel, o aumento da temperatura constitui fator determinante no aumento da taxa de aparecimento de folhas do Dátilo. Talvez essa seja uma razão para o maior número de folhas encontrado no período de estabelecimento e segunda rebrotação, quando as temperaturas eram mais elevadas, do que para na primeira rebrotação.

CONCLUSÕES

(i) O sombreamento contínuo ou alternado não interfere na maior parte dos ajustes morfológicos das forrageiras, quando submetidas a 50% de sombreamento. (ii) As adaptações morfológicas do Dátilo estão mais relacionadas à tolerância dessa espécie ao sombreamento, enquanto as do Azevém perene parecem mais relacionadas à otimização da sua capacidade produtiva. (iii) O Trevo vermelho demonstra uma plasticidade morfológica intermediária entre o potencial produtivo do Azevém perene e a tolerância do Dátilo. (iv) As modificações morfológicas em resposta ao sombreamento são variadas dependendo da espécie, época e fase de crescimento, mas deveriam ser utilizadas na definição de práticas de manejo de forrageiras, em sistemas silvipastoris, que resultassem em melhor produção e qualidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Belesky, D.P. 2005a. Growth of *Dactylis glomerata* along a light gradient in the central Appalachian region of the eastern USA: I. Dry matter production and partitioning. *Agroforestry Systems*. 65: 81-90.
- Belesky, D.P. 2005b. Growth of *Dactylis glomerata* along a light gradient in the central Appalachian region of the eastern USA: II. Mechanisms of leaf dry matter production. *Agroforestry Systems*. 65: 91-98.
- Bergez, J.-E., Dalziel, A.J.I., Duller, C., Eason, W.R., Hoppe, G., Lavender, R.H. 1997. Light modification in a developing silvopastoral system in the UK: a quantitative analysis. *Agroforestry Systems*. 37: 227-240.
- Cruz, P. 1997. Effect of shade on the carbon and nitrogen allocation in a perennial tropical grass, *Dichanthium aristatum*. *Journal of Experimental Botany*. 48: 15-24.
- Duru, M., Ducrocq, H. 2000. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany*. 85: 635-643.
- Feldhake, C.M. 2001. Microclimate of a natural pasture under planted *Robinia pseudoacacia* in central Appalachia, West Virginia. *Agroforestry Systems*. 53: 297-303.
- Hikosaka, K. 2005. Leaf canopy as a dynamic system: Ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*. 95: 521-533.
- Kemp, P.D., Matthew, C., Lucas, R.J. 2000. Pastures species and cultivars. In: White, J., Hodgson, J. (eds) *New Zealand Pasture and Crop Science*. Oxford University Press, Auckland, 67-99.
- Kephart, K.D., Buxton, D.R., Taylor, S.E. 1992. Growth of C₃ and C₄ perennial grasses under reduced irradiance. *Crop Science*. 32: 1033-1032.
- Kephart, K.D., Buxton, D.R. 1993. Forage quality responses of C₃ and C₄ perennial grasses to shade. *Crop Science*. 33: 831-837.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York, 540p.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garret, H.E. 1999. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems*. 44: 109-119.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garrett, H.E. 2001. Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with agroforestry potential. *Agroforestry Systems*. 53: 269-281.
- Lucas, R.J., Moot, D.J., Cameron, M.R., Fleming, P.H. 2003. Pastures. In: Fleming, P.H. (ed) *Farm Technical Manual – Lincoln University*. The Caxton Press, Christchurch, 1-75, section 3.
- Meloni, S. 1999. A simplified description of the three-dimensional structure of agroforestry trees for use with a radiative transfer model. *Agroforestry Systems*. 43: 121-134.
- Peri, P.L., Moot, D.J., Lucas, R.J., Jarvis, P., McNeil, D. 2004. Morphological and anatomical adaptations of Cocksfoot leaves grown under different

- fluctuating light regimes in New Zealand. In: Proceedings of the 1st World Congress of Agroforestry, Orlando, USA. p390.
- Poorter, H., Evans, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*. 116: 26-37.
- SAS.Institute INC. 1990. *SAS/STAT User's Guide*. Version 6.4 ed., V1, Cary, NC:SAS Institute Inc. 943p.
- Sharrow, S.H. 1999. Silvopastoralism: Competition and facilitation between trees, livestock, and improved grass-clover pasture on temperate rainfed lands. In: Buck, L.E., Lassoie, J.P., Fernandes, E.C.M. (eds) *Agroforestry in sustainable agricultural systems*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 111-130.
- Teklehaimanot, Z., Jones, M., Sinclair, F.L. 2002. Tree and livestock productivity in relation to tree planting configuration in a silvopastoral system in North Wales, UK. *Agroforestry Systems*. 56: 47-55.
- Van Arendonk, J.J.C.M., Poorter, H. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*. 17: 963-970.
- Whitehead, D.C. 2000. *Nutrient elements in grassland: soil-plant-animal relationships*. CAB International: Wallingford, UK. 369p.

TABELAS e FIGURAS

Tabela 1. Períodos de avaliação do crescimento das espécies durante o experimento.

Espécies	Crescimento de Estabelecimento	Primeira Rebrotação	Segunda Rebrotação
	1º Fase	2º Fase	3º Fase
Azevém perene	01/01/04 – 15/04/04	15/04/04 – 24/06/04	24/06/06 – 14/10/04
Dátilo	01/01/04 – 09/05/04	09/05/04 – 09/09/04	09/09/04 – 14/10/04
Trevo vermelho	01/01/04 – 27/05/04	27/05/04 – 10/09/04	10/09/04 – 14/10/04

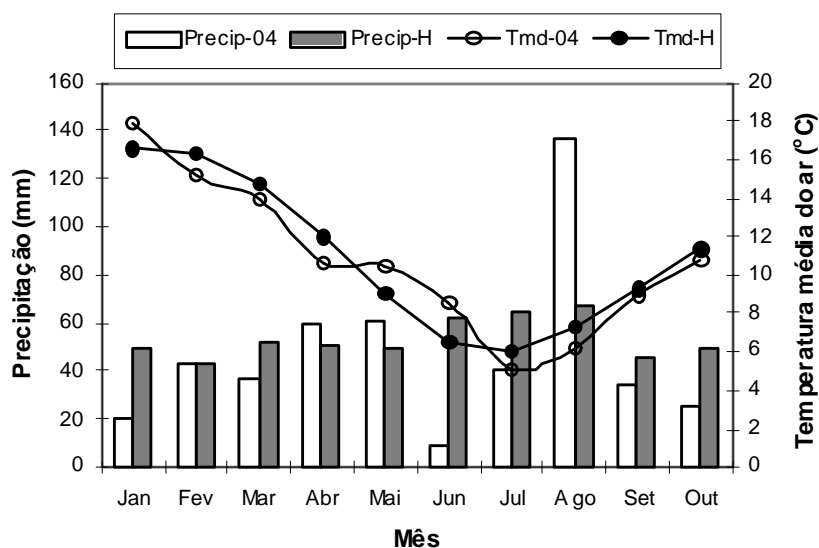


Figura 1. Temperaturas médias mensais e precipitação pluvial de janeiro a outubro de 2004, e as médias históricas dos últimos 30 anos (1973-2003).

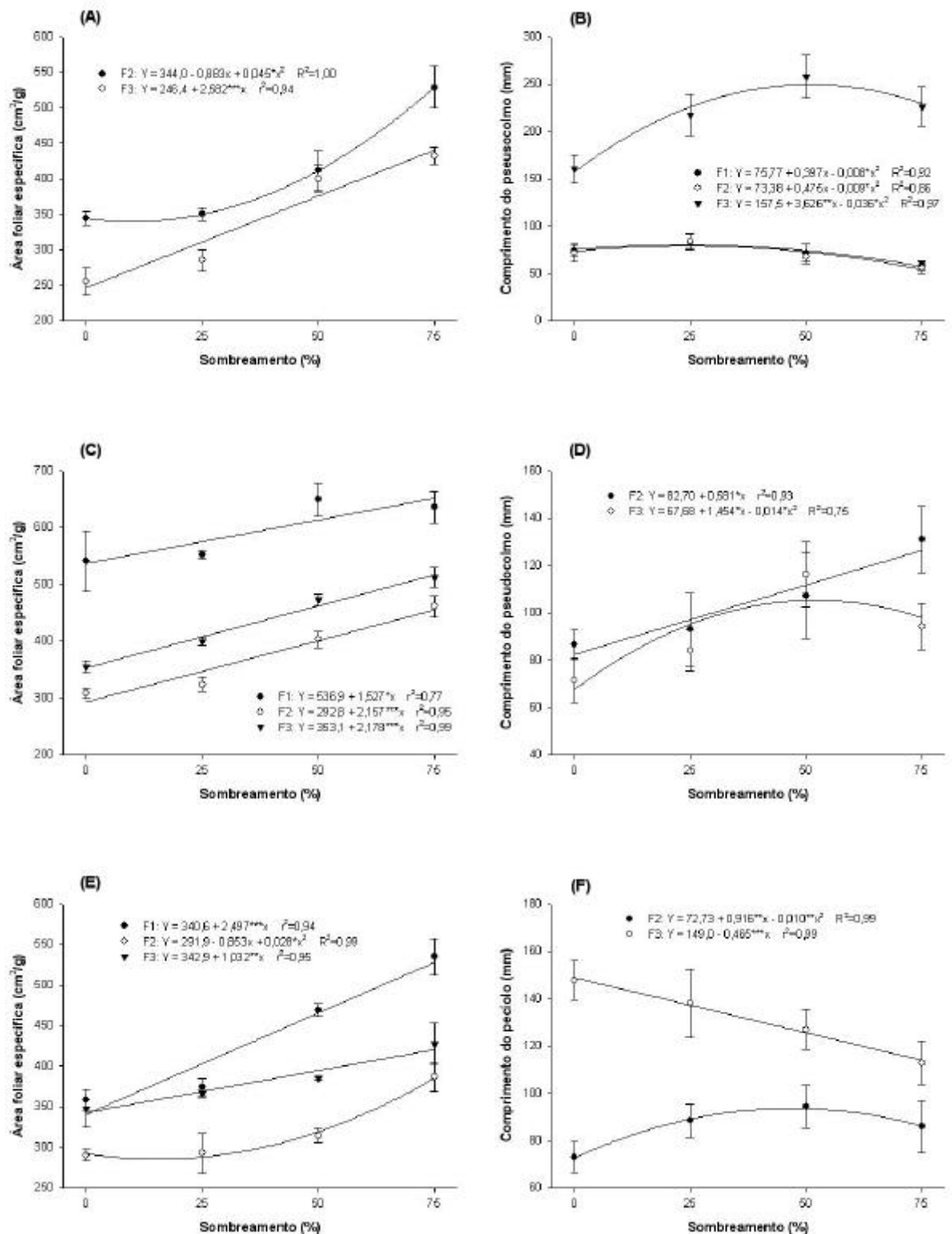


Figura 2. Área foliar específica e comprimento do pseudocolmo e pecíolo do Azevém perene (A e B), Dátilo (C e D) e Trevo vermelho (E e F) nos períodos de avaliação, em resposta aos níveis de sombreamento. F1: crescimento de estabelecimento; F2: primeira rebrotação; F3: segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

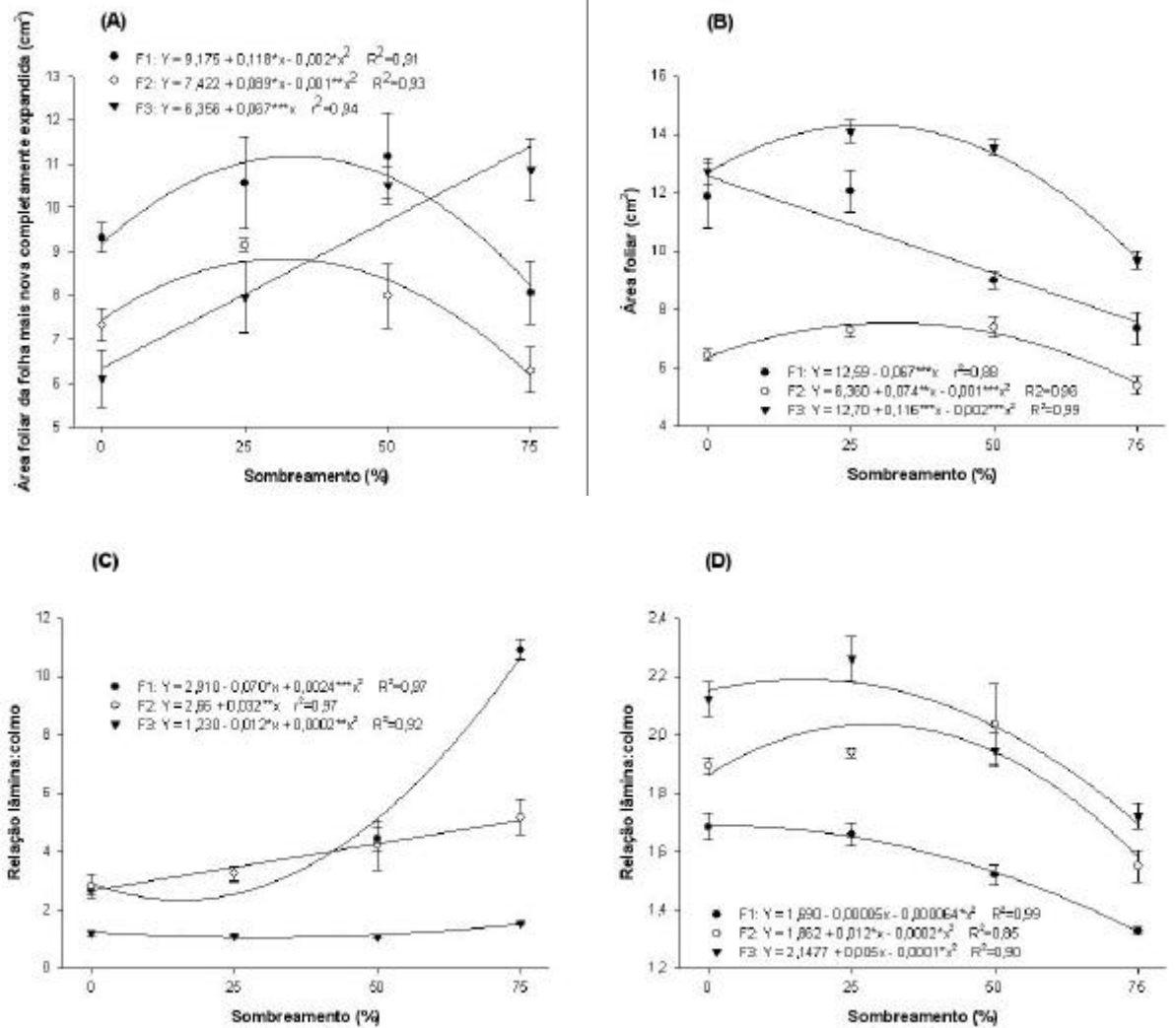


Figura 3. Área foliar e relação lâmina:colmo do Azevém perene (A e C) e Trevo vermelho (B e D) nos períodos de avaliação, em resposta aos níveis de sombreamento. F1: crescimento de estabelecimento; F2: primeira rebrotação; F3: segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

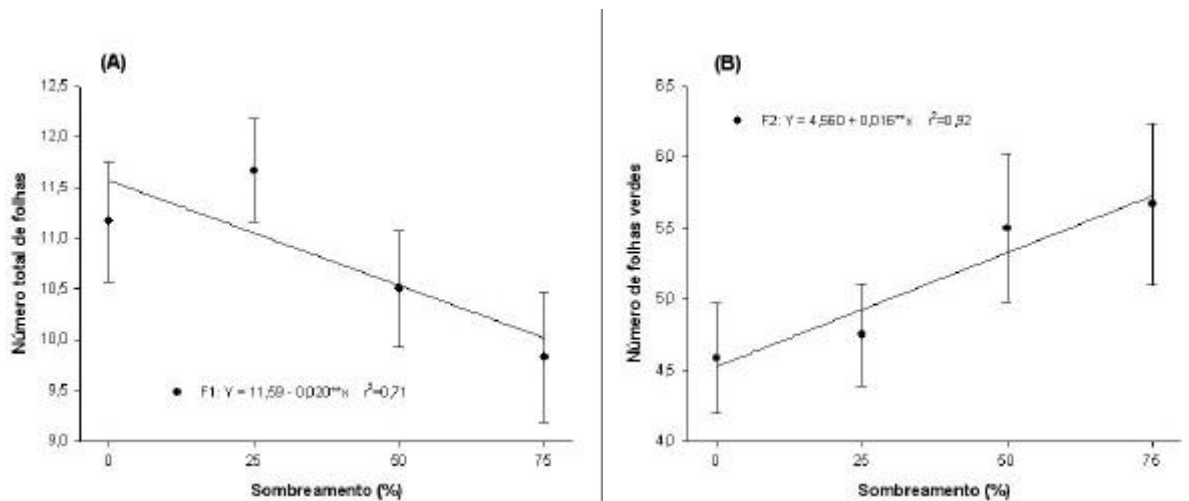


Figura 4. Número total de folhas (A) e número de folhas verdes (B) do Dátilo nos períodos de avaliação, em resposta aos níveis de sombreamento. F1: crescimento de estabelecimento; F2: primeira rebrotação; F3: segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

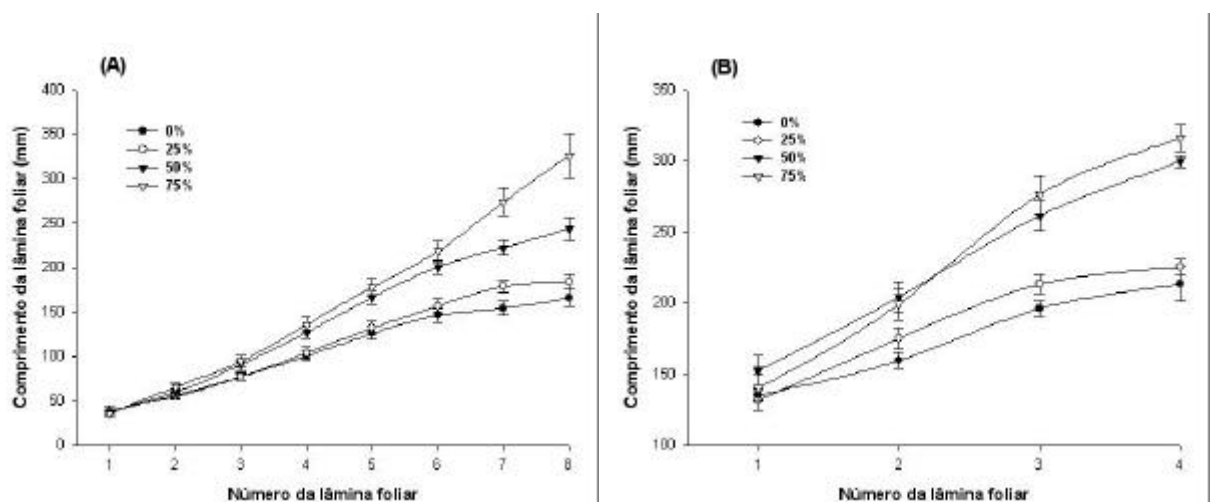


Figura 5. Comprimento das lâminas foliares do Dátilo (A) na fase de estabelecimento e do Azevém perene (B) na segunda rebrotação em resposta aos níveis de sombreamento. Barras: erro padrão da média (n = 3).

CAPÍTULO 3

CARACTERÍSTICAS DO PERFILHAMENTO EM PLANTAS FORRAGEIRAS SOB DIFERENTES PADRÕES E NÍVEIS DE SOMBREAMENTO

RESUMO: As características de perfilhamento do Azevém perene (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui) e Dátilo (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision) foram avaliadas em resposta a diferentes níveis de sombreamento (0, 25, 50 e 75%) e padrões de sombreamento (contínuo e alternado), sob três períodos de crescimento (estabelecimento, primeira e segunda rebrotação), na Nova Zelândia, com o objetivo de se avaliar as formas de adaptação de diferentes espécies às modificações no ambiente luminoso. O estudo foi conduzido sob delineamento experimental em blocos completos casualizados, com três repetições, entre janeiro e outubro de 2004. Foram avaliados o peso médio do perfilho, densidade populacional de perfilhos, índice de área foliar, área foliar média do perfilho, altura do dossel, relação lâmina:colmo e massa de forragem. A maioria das características avaliadas apresentou efeito significativo em resposta aos níveis de sombreamento em ambas as espécies e períodos de avaliação. Apenas o Dátilo apresentou resposta significativa quanto ao padrão de sombreamento. No entanto, essa resposta foi limitada apenas à área foliar do perfilho durante o crescimento de estabelecimento e à altura do dossel na segunda rebrotação. Grande parte das respostas ao nível de sombreamento foi representada por regressões lineares de primeiro grau, onde os menores valores encontrados estiveram associados ao maior nível de sombreamento. A exceção foi na segunda rebrotação do Azevém perene e no peso médio do perfilho do Dátilo na primeira e segunda rebrotações. Em geral, houve uma leve compensação entre o peso e o número de perfilhos entre as espécies nos períodos avaliados, mas não foi suficiente para manter o índice de área foliar e massa de forragem em relação ao tratamento não sombreado. A exceção foi para a segunda rebrotação do Azevém perene, onde uma provável deficiência de nitrogênio no tratamento não sombreado pode ter contribuído para o melhor

desempenho com o sombreamento de 25%. Os níveis de irradiância resultantes dos tratamentos foram mais determinantes nas mudanças da dinâmica de perfilhamento do que o padrão de sombreamento.

INTRODUÇÃO

Há algum tempo a disponibilidade e utilização da luz tem merecido especial atenção nos estudos com plantas forrageiras (Brougham, 1958). Nesse sentido, o índice de área foliar tem sido caracterizado como uma medida relacionada ao potencial de interceptação da luz que integra às características de perfilhamento das plantas adaptações de natureza fisiológica e morfológica, que determinam o crescimento do pasto (Gautier et al., 1999; Hikosaka, 2005).

A produção de forragem pode ser caracterizada como produto da densidade populacional de perfilhos e do peso do perfilho (Valentine e Matthew, 2000), enquanto o índice de área foliar pode ser caracterizado como produto da densidade populacional de perfilhos e da área foliar do perfilho (Matthew et al., 2000). Em função da relação positiva do índice de área foliar e da produção total de forragem com o aumento na radiação incidente (Brougham, 1956), tem se verificado que os componentes estruturais comuns ao perfilhamento também podem ser influenciados pelo ambiente luminoso no pasto. Esse aspecto é especialmente relevante quando se considera o crescimento de forrageiras em sistemas silvipastoris, onde o ambiente luminoso do pasto é freqüentemente modificado pela interceptação da radiação pela copa das árvores. Nesse caso, além da modificação no nível de irradiância sobre o pasto, há mudanças no padrão de irradiância. Chazdon e Percy (1991) têm destacado que a alternância de períodos de luz direta dentro do sub-bosque pode ser uma característica importante para o crescimento e sobrevivência de várias espécies. A ação da luz direta sobre o crescimento do pasto tem sido relacionada às mudanças significativas em certos processos fisiológicos, tais como a fotossíntese e a ativação de gemas (Gautier et al., 1999; Bahmani et al., 2000).

O ambiente luminoso dentro do dossel forrageiro não é estático. Tem-se verificado que este pode variar com o crescimento das forrageiras, pela expansão da área foliar e por mudanças na população de plantas dentro da comunidade. Alterações no ambiente luminoso podem ser caracterizadas tanto em termos quantitativos quanto qualitativos (Healey et al., 1998, Feldhake, 2001). Enquanto os aspectos quantitativos estão relacionados ao nível de radiação incidente sobre o pasto, aspectos qualitativos estão relacionados às mudanças no padrão do espectro luminoso. Apesar de ambos os aspectos

poderem ser estudados de forma isolada em condições experimentais controladas, em condições naturais o espectro luminoso varia com nível de irradiância, o que faz com que respostas no perfilhamento e na produção de forragem estejam integradas às mudanças qualitativas e quantitativas no ambiente luminoso do pasto (Gautier et al., 1999). Como exemplo, esses autores verificaram que diferentes populações de Azevém perene apresentaram respostas semelhantes quando submetidas a reduções na razão vermelho-vermelho-extremo do espectro luminoso e no fluxo de fótons fotossintéticos.

A dinâmica de perfilhamento em função do ambiente luminoso pode alterar a relação entre o peso e a densidade populacional de perfilhos. Estudos que avaliam essa relação em resposta a diferentes práticas de desfolhação têm mostrado que uma compensação entre peso e densidade de perfilhos pode ser obtida numa condição de equilíbrio dinâmico, onde o mesmo índice de área foliar e produção de forragem podem ser obtidos em diferentes condições estruturais do pasto (Hernández Garay et al., 1999; Matthew et al., 2000). Apesar desses estudos avaliarem diretamente o efeito da desfolhação, tem se observado que muitos dos resultados poderiam ser melhor interpretados a partir de uma análise mais detalhada do ambiente luminoso, uma vez que a cada evento de desfolhação esse ambiente é modificado.

Com o objetivo de se avaliar o potencial de utilização de forrageiras em ambientes de baixa luminosidade natural, tal como encontrado em sistemas silvipastoris, foi desenvolvido um estudo do efeito de diferentes níveis e padrões de irradiância sobre as características de perfilhamento e a produção de matéria seca de gramíneas forrageiras.

MATERIAL e MÉTODOS

Local Experimental

O experimento foi realizado entre janeiro e outubro de 2004 na Lincoln University, Canterbury, Nova Zelândia (latitude 43°38' Sul, longitude 172°30' Leste). O solo é classificado como "Templeton silt loam" e consiste de uma camada de 1–2 metros de sedimentos aluviais finos sobre cascalho. O clima é descrito como temperado e sub-úmido. A média anual de precipitação pluvial é de 632 mm (média dos últimos 30 anos), razoavelmente distribuída ao longo do

ano, e uma média anual de evapotranspiração potencial de 1300 mm. A temperatura média anual é de 11,5°C (média dos últimos 30 anos), com temperaturas médias mensais entre maio e setembro abaixo de 10°C. A área experimental, previamente ao estabelecimento do experimento, foi cultivada com forrageiras, gramíneas e leguminosas herbáceas, sendo submetida aos procedimentos normais de correção e adubação do solo de modo a evitar qualquer problema decorrente de deficiências nutricionais.

Desenho Experimental

O estudo foi conduzido com duas gramíneas forrageiras, em monocultivo. As gramíneas estudadas foram o Dátilo (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision) e o Azevém perene (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui). As espécies foram semeadas no campo em 01/01/2004, após preparo convencional do solo, com um espaçamento de 15 cm entre linhas em faixas paralelas e individuais de 2 x 20 m no sentido norte-sul sob terreno de topografia plana. As taxas de semeadura foram de 7 e 14 kg/ha para o Dátilo e o Azevém perene, respectivamente. A quantidade de semente utilizada foi corrigida de acordo com um teste de germinação preliminar.

Os tratamentos envolveram quatro níveis de irradiância e dois padrões de irradiância para cada espécie forrageira, de acordo com o delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. O estudo foi conduzido em três fases distintas: 1) crescimento de estabelecimento (verão-outono); 2) primeira rebrotação (outono-inverno); e 3) segunda rebrotação (inverno-primavera) (Tabela 1). A primeira fase é referente ao período de estabelecimento, onde predominam plântulas. A segunda fase é referente ao período onde há uma acentuada redução da temperatura média do ar, enquanto a terceira fase é referente ao período onde a temperatura média do ar está em ascensão.

Os níveis de irradiância foram obtidos por meio de estruturas de sombreamento artificial, dispostas no campo perpendicularmente sobre as faixas das forrageiras logo após a semeadura. As estruturas, de formato retangular, foram compostas por uma cobertura de tábuas de madeira montadas transversalmente sobre um suporte de tubos de metal, de modo que a cobertura fosse mantida a 50 cm do nível do solo e a estrutura cobrisse todas as parcelas. Os níveis de irradiância foram obtidos pela combinação da

distância entre faixas de tábuas e espaços vazios sobre as estruturas (ver Apêndice). A área de cada unidade experimental (parcela), resultante da combinação das estruturas de sombreamento com as faixas das forrageiras, foi de 2,0 x 2,4 m. Os níveis de sombreamento artificial foram: 0 (sem sombreamento artificial), 25, 50 e 75%, correspondendo, respectivamente, a 100, 75, 50 e 25% de transmissão de luz, expressa em termos de radiação fotossinteticamente ativa incidente.

Adicionalmente às estruturas com cobertura de madeira, foram utilizadas estruturas com cobertura de sombrite com 50% de transmissão luminosa. Essas estruturas foram utilizadas para comparação dos padrões de luminosidade com as estruturas com cobertura de madeira com o mesmo nível de irradiância.

Medidas Microclimáticas e da Vegetação

Os níveis e padrões de irradiância foram monitorados com o uso de sensores quânticos (Licor LI-190SA; Li-Cor Biosciences, Inc., Lincoln, USA) instalados acima e abaixo das coberturas, mas acima do dossel das plantas. Esses sensores foram conectados a uma estação microclimática localizada no campo experimental, a qual registrava a radiação a cada cinco minutos por meio de uma unidade de memória (CR21X, Campbell Scientific Ltd., UK). A temperatura do ar foi monitorada a cada cinco minutos com uso de um sensor conectado a mesma unidade de memória, o qual estava localizado a 1,5 m de altura ao lado da estação.

Cada fase de avaliação representou um ciclo de crescimento que foi concluído com o corte das plantas. Durante os três ciclos de crescimento, as plantas de todos os tratamentos foram monitoradas quanto a interceptação de luz pelo dossel a intervalos semanais. Quando a interceptação luminosa de um dos tratamentos atingia entre 99 e 100 %, medidas de morfologia e estrutura do dossel eram efetuadas em todos os tratamentos. Após esse procedimento, as plantas de todas as parcelas eram submetidas a um corte de uniformização a uma altura de 25 mm do solo.

Para o cálculo da interceptação de luz de cada parcela foi utilizado o ceptômetro (Sunfleck Ceptometer, Decagon Devices, USA), com o qual foram feitas leituras da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), tanto acima (uma leitura) quanto abaixo do dossel (cinco leituras). O percentual de interceptação

luminosa foi calculado como a quantidade da RFA interceptada (RFA acima do dossel menos RFA abaixo do dossel) dividida pela RFA acima do dossel, e multiplicando o resultado por 100. As leituras foram realizadas sem as coberturas de sombreamento em dias não nublados, uma vez que os sensores quânticos que compõem o aparelho são melhor indicados para uso sob luz direta. Após as leituras de interceptação de luz pelo dossel, foram efetuadas medidas da altura do dossel com o uso de régua graduada.

Logo após essas medidas, e anteriormente ao corte de uniformização, foram colhidas amostras para determinação da produção de matéria seca por meio de quadros de amostragem de 0,20 m², sendo colhida uma amostra por parcela a 25 mm de altura do nível do solo. O material colhido foi colocado em sacos plásticos, dentro de caixa térmica com gelo, até que este fosse levado à câmara fria do laboratório para posterior processamento. Também foram colhidos 10 perfilhos por parcela (cortados ao nível do solo) para determinação do peso médio do perfilho. Esse material, depois de colhido, foi acondicionado da mesma maneira que a amostras para determinação da produção de matéria seca. Todas as amostras colhidas foram armazenadas em câmara fria por aproximadamente 24 horas, enquanto as parcelas eram uniformizadas com o uso de uma roçadeira.

Finalizada a uniformização das plantas nas parcelas, as amostras armazenadas em câmara fria foram processadas em laboratório. As amostras provenientes dos quadros de amostragem, assim como as amostras de perfilhos, foram pesadas. Após a pesagem, uma sub-amostra de 50 gramas proveniente dos quadros era separada. Após a contagem do número de perfilhos da sub-amostra, esta era separada nas frações: lâminas foliares, pseudocolmo e material morto. Essas frações foram pesadas e levadas à estufa de ventilação forçada para secagem a 65°C por 72 horas. Após a secagem, as frações foram pesadas e calculadas o teor de matéria seca para determinação da produção de matéria seca, do peso médio do perfilho (colhido ao nível do solo e colhido a 25 mm do nível do solo), percentual de lâminas foliares, pseudocolmo e material morto, e a relação lâmina/colmo. Com base no peso médio do perfilho (colhido a 25 mm do nível do solo) e de posse do peso total da amostra colhida proveniente do quadro de amostragem (0,20 m²) foi calculada a densidade populacional de perfilhos por metro quadrado.

Uma sub-amostra de 10 perfilhos proveniente dos quadros foi separada para determinação de outras variáveis morfológicas e estruturais. Foram removidas todas as folhas (lâminas foliares) dos perfilhos e separadas em folha mais nova completamente expandida e demais folhas do perfilho. Essas folhas foram distribuídas sobre um fundo branco e cobertas por uma placa de vidro transparente para que fossem tiradas fotografias com o uso de uma máquina fotográfica digital. As fotos digitais foram avaliadas por meio de um *software* para análise de imagens para o cálculo da área foliar média do perfilho. Com a área foliar média por perfilho e a densidade populacional de perfilhos (m^2) foi possível calcular o índice de área foliar do dossel.

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando-se os procedimentos GLM (*General Linear Models*) e REG disponíveis no pacote estatístico SAS (*Statistical Analysis System*, 1990).

RESULTADOS

Apesar da precipitação pluviométrica acumulada (645 mm) e a temperatura média do ar ($11,1^{\circ}C$) do ano de 2004 terem ficado muito próximas das médias históricas, a precipitação acumulada até o final do experimento registrou um déficit de 63 mm (469 vs. 532 mm). As médias mensais de precipitação pluviométrica e temperatura média do ar estão apresentadas na Figura 1.

A maior e a menor temperatura diária registradas foram, respectivamente, de $31^{\circ}C$ (Janeiro) e $-4,9^{\circ}C$ (Julho), enquanto a maior precipitação pluviométrica diária foi de 65 mm, no mês de Agosto.

A maioria das características do perfilhamento, em ambas as espécies, respondeu significativamente aos níveis de sombreamento nos períodos de crescimento avaliados. Apenas o Dátilo apresentou resposta significativa quanto ao padrão de sombreamento ($P < 0,05$). No entanto essa resposta foi limitada apenas à área foliar do perfilho durante o crescimento de estabelecimento e a altura do dossel na segunda rebrotação. Enquanto a área foliar do perfilho foi maior no sombreamento contínuo (61,7 vs. 51,2 cm^2), a altura do dossel foi maior no sombreamento alternado (220 vs. 234 mm).

A densidade populacional de perfilhos do Azevém perene aumentou com a seqüência dos cortes. A única exceção foi verificada no tratamento sem

sombreamento, onde a densidade populacional de perfilhos foi ligeiramente maior na segunda fase em comparação com a terceira e primeira fase, respectivamente. Ao se analisar o efeito do nível de sombreamento dentro de cada fase de avaliação, foi verificada redução linear na densidade populacional de perfilhos com os níveis de sombreamento na primeira e segunda fase. Já na terceira fase, o efeito do sombreamento foi caracterizado por uma resposta quadrática, onde a maior densidade de perfilhos foi do tratamento com 25% de sombreamento. Não foi verificado efeito significativo ($P>0,05$) dos níveis de sombreamento sobre o peso médio do perfilho na primeira fase de avaliação. No entanto, foi verificado que o padrão de resposta do peso médio do perfilho mudou da segunda para a terceira fase. Na segunda fase houve redução linear do peso do perfilho com o aumento do sombreamento, enquanto na terceira fase a resposta foi quadrática, com maior peso no sombreamento de 25% (Figura 2).

Diferentemente do Azevém perene, a densidade populacional do Dátilo foi reduzida de forma linear com o aumento do sombreamento em todas as fases avaliadas. Em relação ao peso médio do perfilho, tal como para o Azevém perene, não foi verificado efeito significativo ($P>0,05$) do sombreamento na primeira fase de avaliação. Apenas na segunda e terceira fase o sombreamento causou resposta significativa no peso médio do perfilho do Dátilo, com o maior peso no sombreamento de 25%, em ambas as fases de avaliação (Figura 2).

A altura do dossel e a área foliar do perfilho (Figura 3) foram influenciados pelos níveis de sombreamento, apenas no Azevém perene. No entanto, esse efeito foi significativo ($P<0,01$) na área foliar do perfilho apenas na segunda e terceira fase. A maior altura do dossel foi verificada entre os níveis de 25 e 50% de sombreamento na terceira fase, enquanto que na primeira e segunda fase a maior altura foi no tratamento não sombreado.

O índice de área foliar e a massa de forragem responderam significativamente ($P<0,01$) aos níveis de sombreamento nas três fases avaliadas nas duas gramíneas (Figura 4). Em geral, não foram observadas diferenças da primeira para a segunda fase no índice de área foliar para o Azevém perene. Nessas fases, a resposta foi caracterizada por uma redução linear com o sombreamento. Os menores índices de área foliar do Azevém perene na terceira fase de avaliação foram para os tratamentos não sombreado

e 75% de sombreamento. O Dátilo, diferentemente do Azevém perene, apresentou os menores valores de massa de forragem e índice de área foliar na terceira fase.

Observou-se aumento significativo ($P < 0,01$) na relação lâmina:colmo nas três fases de avaliação, no Azevém perene, com valores mais expressivos na primeira fase no sombreamento de 75%. A relação lâmina:colmo do Dátilo não variou significativamente com os níveis de sombreamento utilizados.

DISCUSSÃO

Em termos gerais, mas principalmente em pastos recém estabelecidos, as plantas levam algum tempo para completar o estabelecimento do estande (Simon e Lemaire, 1987). Nesse sentido, a desfolhação pode se constituir em um estímulo ao perfilhamento pela maior disponibilidade de radiação incidente sobre as gemas axilares dos perfilhos originais e pelo estímulo fisiológico envolvido na renovação de tecidos (Richards et al., 1988; Hodgson, 1990). Esse é o argumento que tem sido utilizado mais frequentemente para explicar o efeito da desfolhação sobre o perfilhamento. Associado a esse processo também deve ser levado em conta a população inicial de perfilhos no estabelecimento. Uma população inicialmente baixa costuma favorecer o perfilhamento na seqüência das desfolhações.

A primeira fase do presente experimento representou o crescimento inicial das plantas, portanto sem o estímulo da desfolhação. Na segunda fase, já com o estímulo da desfolhação, a população de perfilhos aumentou em ambas as espécies. Na terceira fase, a variação na população de perfilhos ocorreu de forma diferenciada entre as espécies e os níveis de sombreamento. Vários trabalhos têm demonstrado a forte dependência do perfilhamento em relação à disponibilidade de nitrogênio (Langer, 1974, Simon e Lemaire, 1987; Duru e Ducrocq, 2000). No Azevém perene, a redução na população de perfilhos no tratamento sem sombreamento, na terceira fase, pode estar relacionada a algum déficit de nitrogênio em função da exportação desse nutriente como resultado da maior massa de forragem que foi colhida nas fases anteriores nesse tratamento (Figura 4). Ao se avaliar o índice de área foliar, peso médio do perfilho, massa de forragem e altura do dossel na terceira fase em comparação com a primeira e segunda, pode-se perceber que a redução

nos valores dessas variáveis no tratamento sem sombreamento seguiu o mesmo padrão da densidade populacional de perfilhos. Corroborando esse argumento e resultados de estudos de outros autores (Wong e Wilson, 1980; Lin et al., 2001), uma avaliação da concentração de nitrogênio nas plantas na terceira fase mostrou significativo aumento na concentração de nitrogênio com o sombreamento (Capítulo 1).

Na terceira fase, o Dátilo, diferentemente do Azevém perene, não pôde ser colhido dentro da faixa de referência de interceptação de luz que foi determinada inicialmente. Dessa forma, a maior interceptação de luz pelo dossel entre os tratamentos foi de 84,4%. Como a interceptação de luz pelo dossel apresenta forte relação com as características de crescimento do estande, provavelmente o menor número de perfilhos dessa fase em comparação com a segunda fase pode estar associado a esse aspecto. Isto também pode ter contribuído para os menores valores de índice de área foliar, massa de forragem e peso médio do perfilho encontrados no Dátilo na terceira fase. Apesar da variação do peso médio do perfilho com o sombreamento na primeira fase não ter sido significativa, o peso médio do perfilho nessa fase foi maior do que na terceira fase. Isso pode ter sido suficiente para compensar a menor população de perfilhos na primeira fase, resultando em um melhor desempenho em termos de massa de forragem do estabelecimento em comparação com a última rebrotação (Figura 4d).

A radiação interceptada pelo dossel tem sido caracterizada como um componente fundamental na determinação da produtividade potencial de muitas culturas (Monteith, 1994; Sinclair e Muchow, 1999). No entanto, a interceptação de luz pelo dossel depende de alguns fatores, tal como o nível de radiação incidente. Como verificado na primeira e segunda fase em ambas as espécies, as respostas aos níveis de irradiância em termos de massa de forragem, índice de área foliar e população de perfilhos, foram lineares (Figuras 2 e 4). Nessas fases, a radiação incidente modificou a expansão da área foliar do dossel basicamente pela mudança na dinâmica da população de perfilhos. Como a redução na população de perfilhos não foi suficientemente compensada pela área foliar do perfilho, de modo que fosse possível manter a interceptação de luz, pode ter havido uma redução na quantidade de radiação retida pelo dossel que poderia ser utilizada para o crescimento de perfilhos individuais que contribuiriam para a produção de forragem. Wong e Stür (1996)

destacam a densidade populacional de perfilhos como um importante parâmetro de persistência e produtividade das gramíneas. Esses autores verificaram que a forte redução na população de perfilhos com o sombreamento esteve significativamente relacionada a perda de produtividade das espécies avaliadas.

O peso médio do perfilho e a área foliar do perfilho apresentaram menor plasticidade de resposta ao sombreamento. No entanto, a plasticidade na resposta dessas variáveis ao sombreamento pode ser ainda mais restrita. Ludlow et al. (1974), trabalhando com *Brachiaria ruziziensis*, verificaram que o peso médio do perfilho não variou significativamente com o sombreamento. Thomas e Davies (1978) também verificaram a mesma resposta do perfilho de *Lolium perenne*, apesar de ter sido observado aumento significativo sobre a área foliar do perfilho.

No presente trabalho, a área foliar do perfilho, a relação lâmina:colmo e a altura do dossel do Dátilo não apresentaram efeito significativo do sombreamento em quaisquer das fases avaliadas. No entanto, a ausência de efeito significativo do sombreamento em algumas variáveis deve ser analisada com cuidado. Lambers et al. (1998) destacam que a ausência de variação significativa em certas características estruturais da planta, tal como o comprimento do pseudocolmo, pode indicar o grau de tolerância dessas espécies a baixos níveis de irradiância. Como exemplo, Healey et al. (1998) verificaram que no tratamento com sombreamento, onde a produção de forragem foi mais elevada, as plantas não apresentaram estiolamento significativo que comprometesse a partição de massa seca da planta em comparação com o tratamento não sombreado. A ausência de respostas significativas na área foliar do perfilho, relação lâmina:colmo e altura do dossel do Dátilo representam algumas variáveis que poderiam ser utilizadas para caracterizar essa espécie como uma planta relativamente mais tolerante ao sombreamento do que o Azevém perene (Kemp et al., 2000).

Alguns resultados de pesquisa têm demonstrado que a menor produtividade de pastos sob sombreamento pode estar relacionada à alta mortalidade de perfilhos (Fernández et al., 2002). Thomas e Davies (1978), analisando dados de experimentos com sombreamento, sugerem que tanto a população de perfilhos quanto o peso de perfilhos dependem da população inicial de plantas. Os autores concluíram que a população de perfilhos seria

mais afetada pelo sombreamento em estandes mais densos, velhos e estáveis, e que nessa situação a variação na população de perfilhos se daria pela morte de perfilhos. No entanto, os resultados encontrados no presente experimento levam a formulação de outra hipótese. Como não foram observadas grandes diferenças relativas na perda de perfilhos em resposta aos níveis de sombreamento, acredita-se que a principal razão para a variação significativa na população de perfilhos esteja associada a diferenças na ativação de gemas axilares, as quais são responsáveis pelo perfilhamento (Bahmani et al., 2000). Na formação das parcelas foi utilizada uma taxa de semeadura para a obtenção de uma cobertura inicial e uniforme de 700 plântulas por metro quadrado entre tratamentos. Dessa forma, é provável que nessa densidade inicial de plantas as maiores diferenças na população de perfilhos sejam resultado da variação na ativação de gemas proporcionadas pelas mudanças no nível de irradiância e, conseqüentemente, com a variação na relação vermelho:vermelho-extremo da luz (Casal et al., 1985; Feldhake, 2001).

As adaptações do Dátilo e Azevém perene ao sombreamento também poderiam ser caracterizadas pela compensação entre o peso e a densidade populacional de perfilhos. Apesar de no estabelecimento ambas as espécies terem apresentado aumentos similares no peso médio do perfilho até o sombreamento de 50%, o Dátilo foi a espécie que apresentou menor redução no número de perfilhos até esse nível de sombreamento (Figura 5a). Isso tornou a linha de compensação do Dátilo mais próxima da linha de auto-compensação, representada por um ângulo de inclinação de $-3/2$ (Hernández Garay et al., 1999), do que o Azevém perene. Na primeira rebrotação, essa avaliação demonstrou que ambas as espécies praticamente perderam a sua capacidade de compensação pelo aumento no peso médio do perfilho. No entanto, enquanto o peso médio do perfilho do Dátilo permaneceu aproximadamente constante até o limite de 50% de sombreamento, no Azevém perene esse limite caiu para 25% (Figura 5b). A possibilidade do Dátilo aumentar ou manter o peso médio do perfilho entre essas fases de crescimento, associado a menor redução no tamanho da sua população, pode ser considerado um sinal de sua maior tolerância ao sombreamento.

A ausência de efeito significativo do padrão de sombreamento sobre a maior parte das características avaliadas pode estar relacionado ao perfil do espectro da luz entre os tratamentos com 50% de transmissão luminosa.

Resultados de um experimento anterior com os mesmos padrões e níveis de irradiância avaliados no presente experimento também não mostraram grandes diferenças entre as variáveis analisadas (Varella et al., 2001). O espectro luminoso foi medido no referido experimento e, apesar de se conseguir grandes diferenças com a alternância entre períodos de luz direta (alta relação vermelho:vermelho-extremo) e sombra intensa (baixa relação vermelho:vermelho-extremo) em um dos tratamentos, não foram verificadas grandes diferenças na relação do espectro ao final do dia entre diferentes padrões de luminosidade. Isso sugere que para algumas características estruturais, tais como as relacionadas ao perfilhamento, as respostas das variáveis são dependentes do tempo de exposição a diferentes espectros da luz. No caso apresentado, esses tempos foram equivalentes ao longo do dia no sombreamento alternado.

CONCLUSÕES

O nível de radiação incidente modificou a condição estrutural e produtiva das forrageiras, as quais podem ser interpretadas de forma mais simplificada pela expansão da área foliar.

O índice de área foliar representa uma importante medida da condição estrutural e produtiva do pasto que agregou efetivamente as principais modificações na interceptação da luz e produção de forragem em resposta ao sombreamento.

Quando o único fator limitante ao crescimento é a radiação, as respostas do Dátilo e do Azevém perene são relativamente parecidas, tal como pôde ser verificado na fase de estabelecimento e na primeira rebrotação. No momento em que algum outro fator passa a limitar o crescimento, tal como o nitrogênio, as espécies apresentam resposta diferenciada de acordo com a tolerância de cada uma delas ao novo fator limitante.

Na última rebrotação, o Azevém perene em condição de sombreamento leve e com melhor disponibilidade de nitrogênio apresentou maior capacidade produtiva do que sem sombreamento e com menor oferta de nitrogênio. No entanto, nas fases iniciais de crescimento, quando as diferenças nas condições de fertilidade do solo não são muito acentuadas, o melhor desempenho das espécies foi dependente apenas do nível de irradiância.

Os níveis de irradiância resultantes dos tratamentos foram determinantes para as mudanças significativas na dinâmica de perfilhamento das espécies avaliadas. As respostas do Dátilo indicam que o perfilhamento dessa espécie é mais tolerante ao sombreamento do que o do Azevém perene.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bahmani, I., Harzard, L., Varlet-Grancher, C., Betin, M., Lemaire, G., Matthew, C., Thom, E.R. 2000. Differences in tillering of long- and short-leaved Perennial Ryegrass genetic lines under full light and shade treatments. *Crop Science*. 40:1095-1102.
- Brougham, R.W. 1956. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research*. 7: 377-387.
- Brougham, R.W. 1958. Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. *Australian Journal of Agricultural Research*. 9: 39-52.
- Casal, J.J., Deregibus, V.A., Sánchez, R.A. 1985. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation. *Annals of Botany*. 56: 553-559.
- Chazdon, R.L., Pearcy, R.W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bioscience*. 41: 760-766.
- Duru, M., Ducrocq, H. 2000. Growth and senescence of the successive leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. *Annals of Botany*. 85: 645-653.
- Feldhake, C.M. 2001. Microclimate of a natural pasture under planted *Robinia pseudoacacia* in central Appalachia, West Virginia. *Agroforestry Systems*. 53: 297-303.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Dalla Salda, G., Schlichter, T.M. Silvopastoral systems in northwestern Patagonia I. growth and photosynthesis of *Stipa speciosa* under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry Systems*. 55: 27-35.
- Gautier, H., Varlet-Grancher, C., Hazard, L. 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of Perennial Ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany*. 83: 423-429.
- Healey, K.D., Rickert, K.G., Hammer, G.L., Bange, M.P. 1998. Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. *Australian Journal of Agricultural Research*. 49: 665-672.
- Hernández Garay, A., Matthew, C., Hodgson, J. 1999. Tiller size-density compensation in Ryegrass miniature swards subject to differing defoliation heights and a proposed productivity index. *Grass and Forage Science*. 54: 347-356.
- Hikosaka, K. 2005. Leaf canopy as a dynamic system: Ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*. 95: 521-533.
- Hodgson, J. 1990. *Grazing Management: Science into practice*. New York: John Wiley & Sons. 203p.
- Kemp, P.D., Matthew, C., Lucas, R.J. 2000. Pastures species and cultivars. In: White, J., Hodgson, J. (eds) *New Zealand Pasture and Crop Science*. Oxford University Press, Auckland, 67-99.

- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York, 540p.
- Langer, R.H.M. 1979. *How grasses grow*. 2 ed. Edward Arnold: London, 66p.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garrett, H.E. 2001. Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with agroforestry potential. *Agroforestry Systems*. 53: 269-281.
- Ludlow, M.M., Wilson, G.L., Heslehurst, M.R. 1974. Studies on the productivity of tropical pasture plants. V. Effect of shading on growth, photosynthesis and respiration in two grasses and two legumes. *Australian Journal of Agricultural Research*. 25: 425-433.
- Matthew, C., Assuero, S.G., Black, C.K., Sackville Hamilton, N.R. 2000. Tiller dynamics of grazed swards. In: Lemaire, G., Hodgson, J., Moraes, A., Carvalho, P.C.F., Nabinger, C. (eds.). *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. CAB International: Wallingford, 127-150.
- Monteith, J.L. 1994. Discussion: Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. *Agriculture and Forestry Meteorology*. 68: 213-220.
- Richards, J.R., Mueller, R.J., Mott, J.J. 1988. Tillering in tussock grasses in relation to defoliation and apical bud removal. *Annals of Botany*. 62: 173-179.
- SAS.Institute INC. 1990. *SAS/STAT User's Guide*. Version 6.4 ed., V1, Cary, NC:SAS Institute Inc. 943p.
- Simon, J.C., Lemaire, G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science*. 42: 373-380.
- Sinclair, T.R., Muchow, R.C. 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy*. 65: 215-265.
- Thomas, H., Davies, A. 1978. Effect of shading on the regrowth of *Lolium perenne* swards in the field. 42: 705-715.
- Valentine, I., Matthew, C. 2000. Plant growth, development and yield. In: White, J., Hodgson, J. (eds) *New Zealand Pasture and Crop Science*. Oxford University Press, Auckland, 11-27.
- Varella, A.C., Moot, D.J., Lucas, R.J., McNeil, D.L., Peri, P.L., Pollock, K.M. 2001. Different methods of artificial shade for agroforestry research. In: *International Grassland Congress, 19, São Pedro. Proceedings...*, Piracicaba, Brasil, CD-Rom, ID#18-09.
- Wilson, J.R. 1996. Shade-stimulated growth and nitrogen uptake by pasture grasses in a subtropical environment. *Australian Journal of Agricultural Research*. 47: 1075-1093.
- Wong, C.C., Stür, W.W. 1996. Persistence of tropical forage grasses in shaded environments. *Journal of Agricultural Science*. 126: 151-159.
- Wong, C.C., Wilson, J.R. 1980. Effects of shading on the growth and nitrogen content of Green Panic and Siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. *Australian Journal of Agricultural Research*. 31: 269-285.

TABELAS e FIGURAS

Tabela 1. Períodos de avaliação do crescimento das espécies durante o experimento.

Espécies	Crescimento de Estabelecimento	Primeira Rebrotação	Segunda Rebrotação
	1º Fase	2º Fase	3º Fase
	Azevém perene	01/01/04 – 15/04/04	15/04/04 – 24/06/04
Dátilo	01/01/04 – 09/05/04	09/05/04 – 09/09/04	09/09/04 – 14/10/04

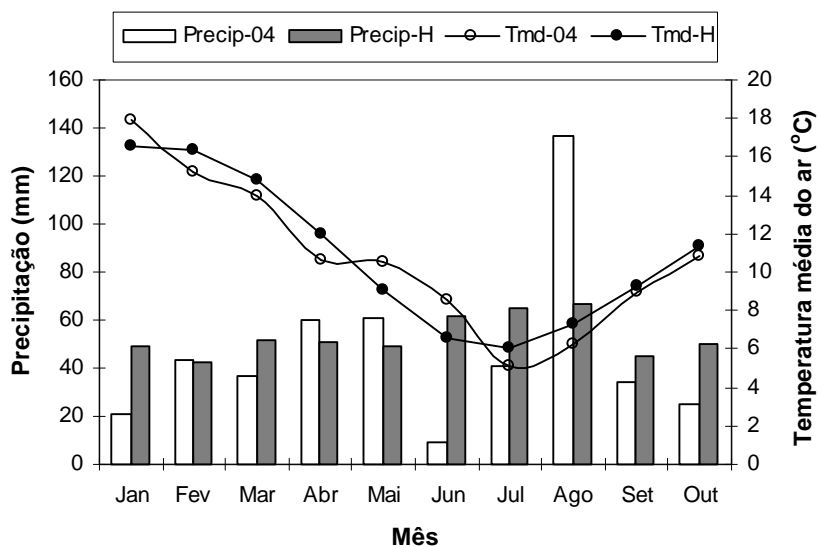


Figura 1. Temperaturas médias mensais e precipitação pluvial de janeiro a outubro de 2004, e as médias históricas dos últimos 30 anos (1973-2003).

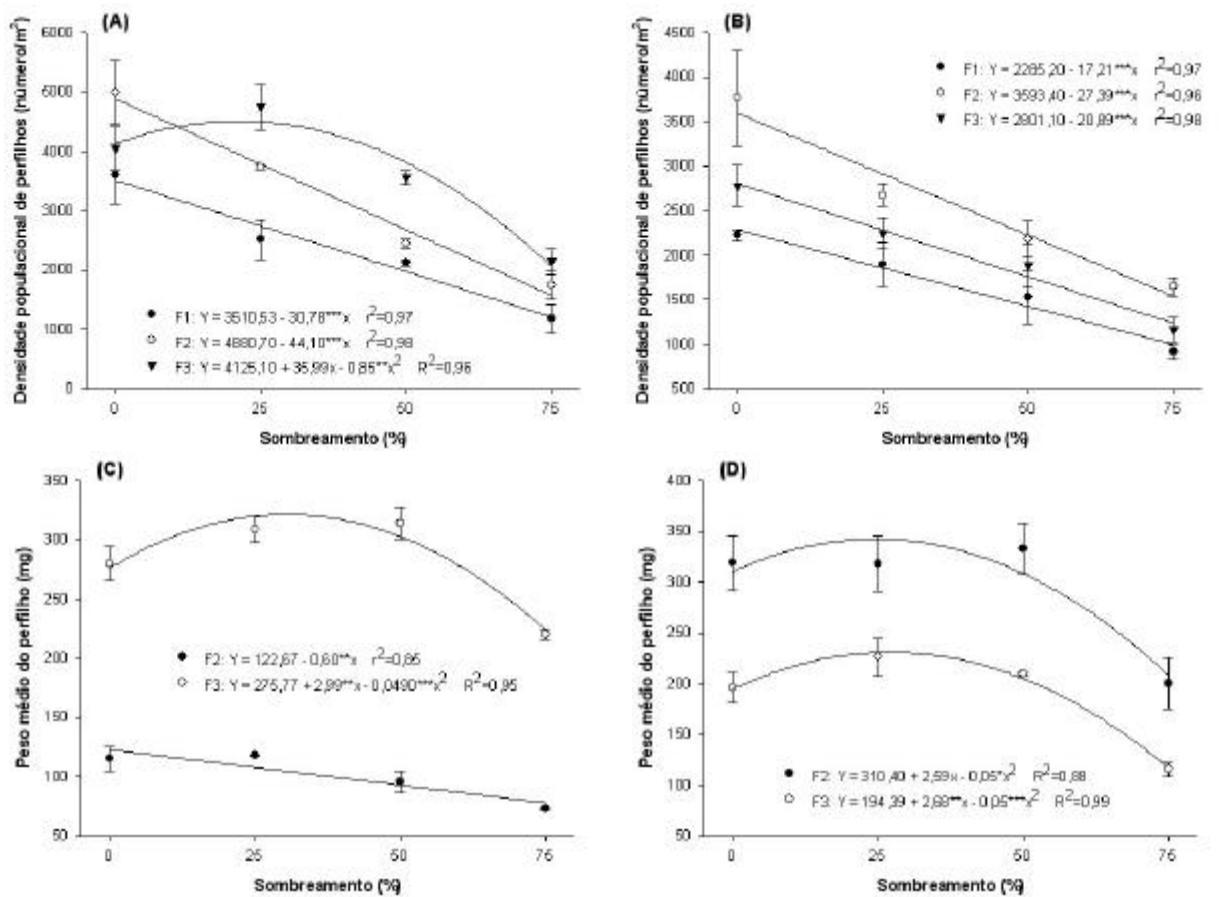


Figura 2. Densidade populacional de perfilhos e peso médio do perfilho do Azevém perene (A e C) e Dátilo (B e D), nos períodos de avaliação, em resposta aos níveis de sombreamento. F1: crescimento de estabelecimento; F2: primeira rebrotação; F3: segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; * 5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

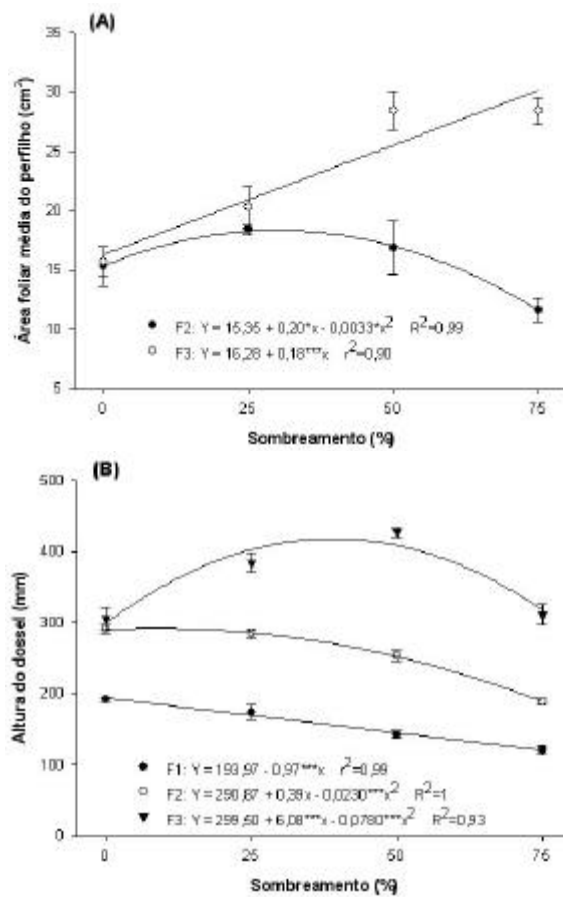


Figura 3. Área foliar média do perfilho (A) e altura do dossel (B) do Azevém perene, nos períodos de avaliação, em resposta aos níveis de sombreamento. F1: crescimento de estabelecimento; F2: primeira rebrotação; F3: segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; * 5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

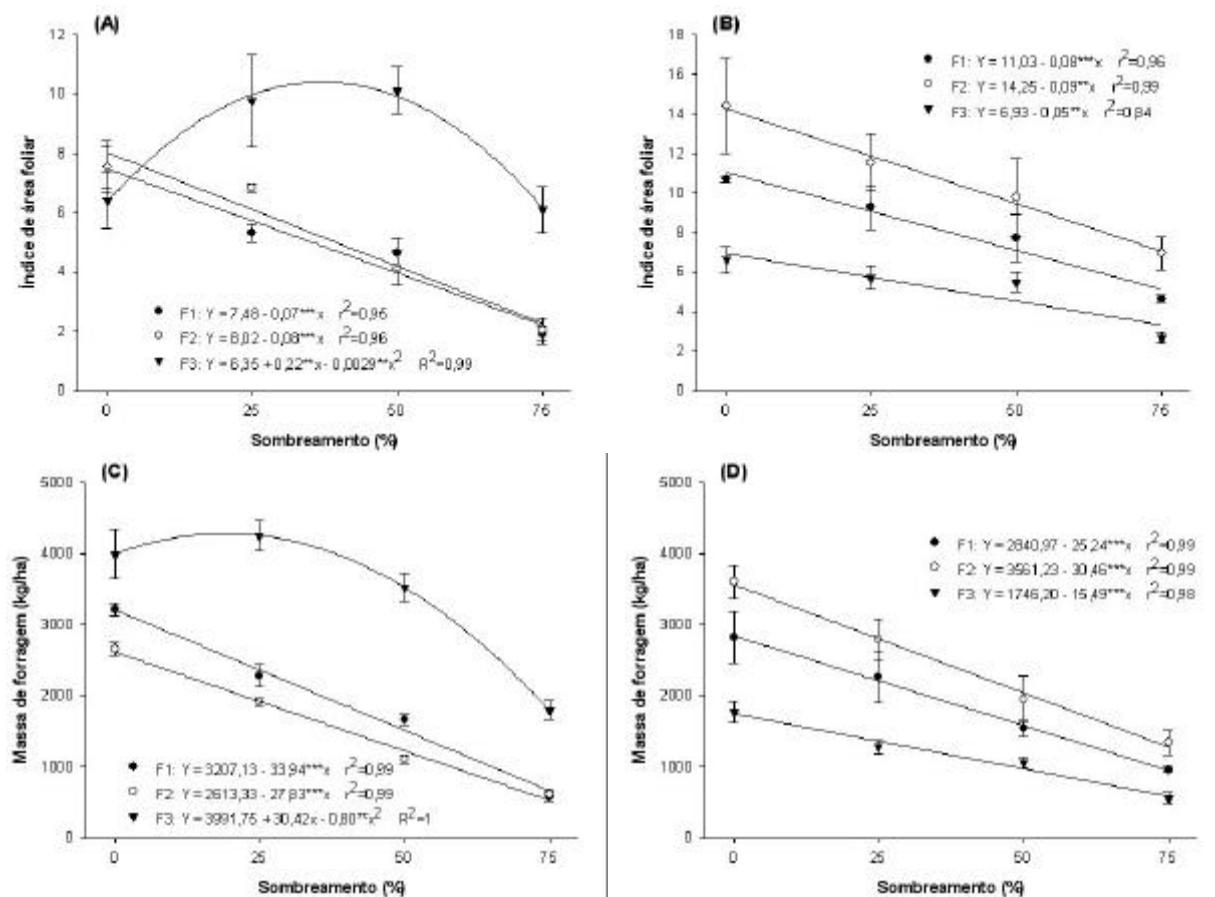


Figura 4. Índice de área foliar e massa de forragem do Azevém perene (A e C) e Dátilo (B e D), nos períodos de avaliação, em resposta aos níveis de sombreamento. F1: crescimento de estabelecimento; F2: primeira rebrotação; F3: segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; * 5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

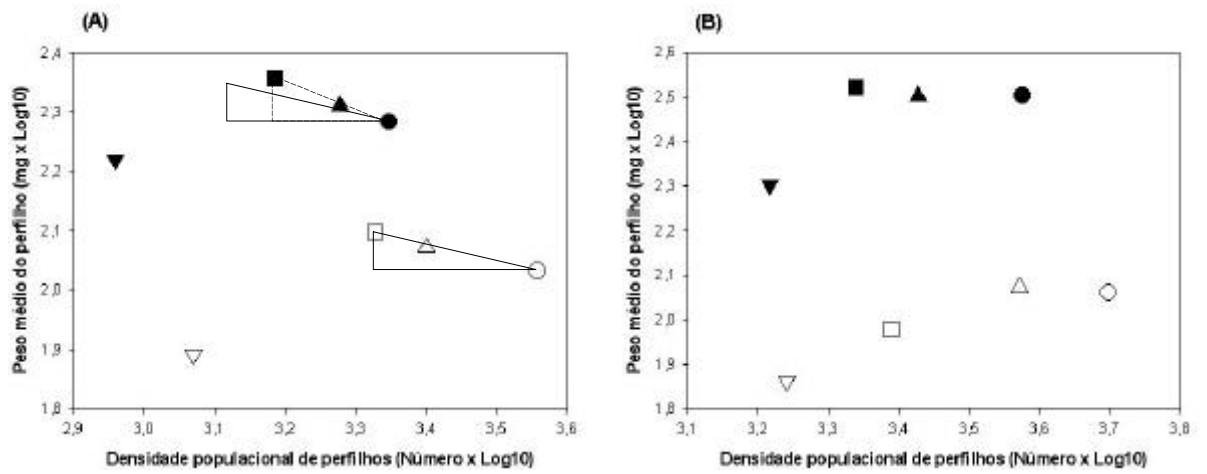


Figura 5. Relação entre peso e densidade populacional de perfilhos de Azevém perene (símbolos vazios) e Dátalo (símbolos cheios), no estabelecimento (A) e primeira rebrotação (B), sob diferentes níveis de sombreamento (○●: 0%; △▲: 25%; □■: 50%; ▽▼: 75%).

CAPÍTULO 4

TOLERÂNCIA E PRODUTIVIDADE DE ESPÉCIES FORRAGEIRAS SOB SOMBREAMENTO

RESUMO: As mudanças no ambiente luminoso são determinantes para a variação na produção de biomassa de muitas forrageiras. Um estudo foi conduzido com três plantas forrageiras (Azevém perene, Dátilo e Trevo vermelho) submetidas a diferentes níveis de sombreamento (0, 25, 50 e 75%) ao longo de três períodos de crescimento (estabelecimento, primeira rebrotação, segunda rebrotação), na Nova Zelândia, com o objetivo de se avaliar a produtividade e tolerância dessas forrageiras. O estudo foi conduzido sob delineamento experimental em blocos completos casualizados, com três repetições. Foram avaliadas a produção de forragem, a produção relativa de forragem, o índice de área foliar e a composição morfológica das espécies. O sombreamento reduziu linearmente a produção de forragem das plantas na maior parte dos períodos. Na média, a redução na produção com o sombreamento foi de 25, 50 e 74%, quando nenhuma provável interação entre disponibilidade de nitrogênio e nível de sombreamento foi observada. A provável interação entre esses recursos foi observada na segunda rebrotação do Azevém perene, onde a produção de forragem sob sombreamento leve foi maior do que a pleno sol. O índice de área foliar foi bem ajustado às variações encontradas na produção de forragem e na interceptação de luz nas três espécies. O Dátilo foi a espécie que mais eficientemente capturou a radiação incidente. Essa espécie sob 75% de sombreamento interceptou aproximadamente o mesmo percentual de radiação incidente que o Azevém perene com 50% de sombreamento e o Trevo vermelho com 25% de sombreamento, embora o índice de área foliar do Dátilo tenha sido um pouco maior do que o das outras espécies.

INTRODUÇÃO

A luz é um dos recursos pelos quais as plantas freqüentemente competem em ambientes naturais (Hikosaka et al., 2001; 2005). Assim, a competição por luz pode ser considerada um importante fator para o crescimento de culturas florestais e forrageiras em sistemas silvipastoris. Quantificar a intensidade dessa competição e separar a competição da parte aérea das plantas por luz, da competição radicular por água e nutrientes tem sido uma tarefa difícil em experimentos de campo (Friday e Fownes, 2001). No entanto, quando essa separação é possível, pode-se melhor entender o efeito da luz sobre características importantes, tanto para a seleção de espécies quanto para a sustentabilidade desses sistemas.

O sombreamento de culturas forrageiras normalmente tem sido caracterizado pelo efeito do ambiente luminoso sobre adaptações fisiológicas, morfológicas e estruturais das plantas que, freqüentemente, afetam o potencial de produção dessas culturas (Kephart et al., 1992; Kephart e Buxton, 1993; Lin et al., 2001). Stür (1991) destaca que a caracterização de plantas forrageiras como verdadeiramente tolerantes ao sombreamento está relacionada a essas adaptações, as quais influenciam a eficiência de interceptação e uso da radiação para o crescimento sob baixos níveis de irradiância. Deste modo, a redução na produção de forragem com o sombreamento poderia ser explicada pela redução na capacidade de interceptação de luz pelo dossel (Wilson e Schwenke, 1995). Wong (1991) também enfatiza que a tolerância ao sombreamento está relacionada não só a atributos ligados a produção, mas também a persistência das espécies, particularmente a sobrevivência de plantas individuais e a formação de novos indivíduos na comunidade. No entanto, nem sempre a tolerância ao sombreamento pode ser determinada por meio de avaliações detalhadas sob diferentes níveis de adaptação ao ambiente luminoso. Nesse sentido, Stür (1991) destaca que a combinação da produção de forragem sob determinado nível de irradiância e a sua produção relativa, em comparação com a máxima disponibilidade de luz, poderia ser uma medida satisfatória da tolerância ao sombreamento.

Em função da importância da luz nos processos relacionados ao crescimento, muitas espécies forrageiras normalmente têm apresentado menores produções com o sombreamento (Lin et al., 1999), particularmente

quando submetidas a adequado suprimento de nutrientes (Wong, 1991). No entanto, algumas plantas podem apresentar maior produção sob sombreamento moderado do que a pleno sol. De acordo com Wilson e Wild (1991), a interação entre disponibilidade de luz e nitrogênio tem sido uma das razões que podem explicar esse padrão de resposta às modificações no ambiente luminoso.

Com o objetivo de avaliar a relação entre a produção e a tolerância de espécies forrageiras em condição de sombreamento, duas gramíneas forrageiras, com diferentes adaptações naturais à disponibilidade de luz, e uma leguminosa, foram submetidas a diferentes níveis de sombreamento e avaliadas em três períodos de crescimento.

MATERIAL e MÉTODOS

Local Experimental

O experimento foi realizado entre janeiro e outubro de 2004 na Lincoln University, Canterbury, Nova Zelândia (latitude 43°38' Sul, longitude 172°30' Leste). O solo é classificado como "Templeton silt loam" e consiste de uma camada de 1–2 metros de sedimentos aluviais finos sobre cascalho. O clima é descrito como temperado e sub-úmido. A média anual de precipitação pluvial é de 632 mm (média dos últimos 30 anos), razoavelmente distribuída ao longo do ano, e uma média anual de evapotranspiração potencial de 1300 mm. A temperatura média anual é de 11,5°C (média dos últimos 30 anos), com temperaturas médias mensais entre maio e setembro abaixo de 10°C. A área experimental, previamente ao estabelecimento do experimento, foi cultivada com forrageiras, gramíneas e leguminosas herbáceas, sendo submetida aos procedimentos normais de correção e adubação do solo de modo a evitar qualquer problema decorrente de deficiências nutricionais.

Desenho Experimental

O estudo foi conduzido com três espécies forrageiras, sendo duas gramíneas e uma leguminosa, em monocultivo. As gramíneas estudadas foram o Dátilo (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision) e o Azevém perene (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui), e a leguminosa, o Trevo vermelho (*Trifolium pratense* cv. Pawera). As espécies foram semeadas no campo em 01/01/2004,

após preparo convencional do solo, com um espaçamento de 15 cm entre linhas em faixas paralelas e individuais de 2 x 20 m no sentido norte-sul sob terreno de topografia plana. As taxas de semeadura foram de 7, 14 e 23 kg/ha, para o Dátilo, Azevém perene e Trevo vermelho, respectivamente. A quantidade de semente utilizada foi corrigida de acordo com um teste de germinação preliminar.

Os tratamentos envolveram quatro níveis de irradiância para cada espécie forrageira, de acordo com o delineamento em blocos completos casualizados, com três repetições. O estudo foi conduzido em três fases distintas: 1) crescimento de estabelecimento (verão-outono); 2) primeira rebrotação (outono-inverno); e 3) segunda rebrotação (inverno-primavera) (Tabela 1). A primeira fase é referente ao período de estabelecimento das plantas, onde predominam plântulas. A segunda fase é referente ao período onde há uma acentuada redução da temperatura média do ar, enquanto a terceira fase é referente ao período onde a temperatura média do ar está em ascensão.

Os níveis de irradiância foram obtidos por meio de estruturas de sombreamento artificial, dispostas no campo perpendicularmente sobre as faixas das forrageiras logo após a semeadura. As estruturas, de formato retangular, foram compostas por uma cobertura de tábuas de madeira montadas transversalmente sobre um suporte de tubos de metal, de modo que a cobertura fosse mantida a 50 cm do nível do solo e a estrutura cobrisse todas as parcelas. Os níveis de irradiância foram obtidos pela combinação da distância entre faixas de tábuas e espaços vazios sobre as estruturas (ver Apêndice). A área de cada unidade experimental (parcela), resultante da combinação das estruturas de sombreamento com as faixas das forrageiras, foi de 2,0 x 2,4 m. Os níveis de sombreamento artificial foram: 0 (sem sombreamento artificial), 25, 50 e 75%, correspondendo, respectivamente, a 100, 75, 50 e 25% de transmissão de luz, expressa em termos de radiação fotossinteticamente ativa incidente.

Medidas Microclimáticas e da Vegetação

Os níveis e padrões de irradiância foram monitorados com o uso de sensores quânticos (Licor LI-190SA; Li-Cor Biosciences, Inc., Lincoln, USA) instalados acima e abaixo das coberturas, mas acima do dossel das plantas.

Esses sensores foram conectados a uma estação microclimática localizada no campo experimental, a qual registrava a radiação a cada cinco minutos por meio de uma unidade de memória (CR21X, Campbell Scientific Ltd., UK). A temperatura do ar foi monitorada a cada cinco minutos com uso de um sensor conectado a mesma unidade de memória, o qual estava localizado a 1,5 m de altura ao lado da estação.

Cada fase de avaliação representou um ciclo de crescimento que foi concluído com o corte das plantas. Durante os três ciclos de crescimento, as plantas de todos os tratamentos foram monitoradas quanto a interceptação de luz pelo dossel a intervalos semanais. Quando a interceptação luminosa de um dos tratamentos atingia entre 99 e 100 %, as plantas de todas as parcelas eram submetidas a um corte de uniformização a uma altura de 25 mm do solo.

Para o cálculo da interceptação de luz de cada parcela foi utilizado o ceptômetro (Sunfleck Ceptometer, Decagon Devices, USA), com o qual foram feitas leituras da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), tanto acima (uma leitura) quanto abaixo do dossel (cinco leituras). O percentual de interceptação luminosa foi calculado como a quantidade da RFA interceptada (RFA acima do dossel menos RFA abaixo do dossel) dividida pela RFA acima do dossel, e multiplicando o resultado por 100. As leituras foram realizadas sem as coberturas de sombreamento em dias não nublados, uma vez que os sensores quânticos que compõem o aparelho são melhor indicados para uso sob luz direta.

Um dia antes dos cortes de uniformização foram colhidas amostras para determinação da produção de matéria seca por meio de quadros de amostragem de 0,20 m², sendo colhida uma amostra por parcela a 25 mm de altura do nível do solo. O material colhido foi colocado em sacos plásticos, dentro de caixa térmica com gelo, até que este fosse levado à câmara fria do laboratório para posterior processamento. As amostras colhidas foram armazenadas em câmara fria por aproximadamente 24 horas, enquanto as parcelas eram uniformizadas com o uso de uma roçadeira.

Finalizada a uniformização, as amostras armazenadas em câmara fria foram pesadas e uma sub-amostra de 50 gramas separada. Após a contagem do número de perfilhos da sub-amostra das gramíneas, o material de todas as sub-amostras era separado nas frações: lâminas foliares, pseudocolmo, pecíolo e material morto. Essas frações foram pesadas e levadas à estufa de

ventilação forçada para secagem a 65°C por 72 horas. Após a secagem, as frações foram pesadas e calculado o teor de matéria seca para determinação da produção de matéria seca, percentual de lâminas foliares, pseudocolmo, pecíolo e material morto.

Uma sub-amostra de 10 perfilhos para as gramíneas e 20 folhas para a leguminosa foi separada para determinação da área foliar. Antes que as folhas dos perfilhos fossem removidas, estes foram pesados para determinação do peso médio do perfilho. Com base no peso médio do perfilho e de posse do peso total da amostra colhida proveniente do quadro de amostragem foi calculada a densidade populacional de perfilhos por metro quadrado. Após sua separação dos perfilhos e pecíolos, as lâminas foliares foram distribuídas sobre um fundo branco e cobertas por uma placa de vidro transparente para que fossem tiradas fotografias com o uso de uma máquina fotográfica digital. Depois de feitas as fotografias, as lâminas foliares foram colocadas em sacos de papel e levadas a estufa para secagem. As fotos digitais foram avaliadas por meio de um *software* para análise de imagens para o cálculo da área foliar. Com a área foliar média por perfilho e a densidade populacional de perfilhos (m²) foi possível calcular o índice de área foliar do dossel para as gramíneas. Para a leguminosa o índice de área foliar foi calculado tendo por base a relação entre a área foliar, o peso foliar e a proporção de folhas na massa total de forragem colhida.

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando-se os procedimentos GLM (*General Linear Models*) e REG disponíveis no pacote estatístico SAS (*Statistical Analysis System*, 1990).

RESULTADOS

Em termos gerais, o sombreamento causou redução significativa na interceptação luminosa pelo dossel. Apenas na segunda rebrotação do Azevém perene não foi observado efeito ($P > 0,05$) do sombreamento. Embora a interceptação luminosa tenha sido calculada em todas as fases de crescimento no Azevém perene e Dátilo, ela não pôde ser calculada no Trevo vermelho na primeira rebrotação, em função da altura do dossel ter ficado abaixo da altura mínima necessária (altura da sonda) para adequado uso do medidor de interceptação de luz. Em função disso, uma análise da cobertura do dossel do

Trevo vermelho foi realizada, a qual indicou uma redução na cobertura com o sombreamento. Os valores médios encontrados foram de 100, 100, 35 e 13% nos tratamentos com 0, 25, 50 e 75% de sombreamento, respectivamente. Enquanto no Azevém perene e Trevo vermelho a maior variação na interceptação luminosa ocorreu a partir de 25% de sombreamento, no Dátilo isso só foi observado na segunda rebrotação (Figura 1). No período de estabelecimento e primeira rebrotação a interceptação luminosa do Dátilo se manteve acima de 95% em todos os níveis de sombreamento.

O índice de área foliar foi reduzido linearmente com o sombreamento, exceto no Azevém perene na segunda rebrotação, que apresentou maior índice de área foliar com sombreamento entre 25 e 50% (Figura 1). A redução do índice de área foliar com o sombreamento foi de 52, 63 e 71%, no Dátilo, Trevo vermelho e Azevém perene, respectivamente. Em geral, o índice de área foliar das forrageiras variou menos entre o período de estabelecimento e a primeira rebrotação do que entre essas fases e a segunda rebrotação (Figura 1). O índice de área foliar da segunda rebrotação foi o mais alto entre os períodos avaliados no Azevém perene ($8,1 \pm 1,1$) e Trevo vermelho ($4,7 \pm 1,0$), e o mais baixo no Dátilo ($5,1 \pm 0,9$).

Em relação à composição morfológica, foi observado que o sombreamento aumentou a proporção de folhas e reduziu a proporção de colmos e material morto. No entanto, esse padrão não foi igualmente encontrado entre espécies e períodos avaliados. Os resultados mais consistentes foram, em ordem decrescente, do Trevo vermelho, Dátilo e Azevém perene (Figuras 2, 3 e 4). O material morto, em função da sua presença irregular e de sua quantidade reduzida, não pôde ser computado entre espécies e níveis de sombreamento para o cálculo de sua proporção na massa de forragem no estabelecimento.

A produção de forragem decresceu linearmente com o sombreamento na maioria das forrageiras e períodos de avaliação. A única exceção foi na segunda rebrotação do Azevém perene, que apresentou maior produção de forragem com 25% de sombreamento. A diminuição na produção de forragem com o sombreamento dependeu da espécie e da fase de avaliação. No estabelecimento, foi observada queda acentuada no Azevém perene, e na segunda rebrotação, no Trevo vermelho (Figura 5). Na primeira rebrotação a redução foi similar entre as espécies. Apesar das diferenças na produção de

forragem, a produção relativa de forragem (comparação com o tratamento sem sombreamento) tendeu a ser melhor no Dátilo do que nas outras espécies no estabelecimento e primeira rebrotação (Figura 5). Na segunda rebrotação, tal como para o índice de área foliar e produção de forragem, o melhor desempenho foi do Azevém perene com sombreamento leve a moderado.

DISCUSSÃO

A interceptação de luz pelo dossel foi significativamente afetada pelo sombreamento, o que parece ser uma resposta geral das plantas onde o único recurso limitante é a luz. Em experimento com gramíneas forrageiras tropicais, Wong e Stür (1996) verificaram que a redução na transmissão de luz para 50 e 20% da radiação incidente resultou numa consistente redução na interceptação de luz pelo dossel. Embora o sombreamento tenha sido determinante na interceptação luminosa, fatores como o período de crescimento e a espécie forrageira também podem alterar a captura de luz pelo dossel.

Enquanto no Azevém perene e Trevo vermelho a interceptação de luz entre os períodos de avaliação foi caracterizada exclusivamente por regressões quadráticas, no Dátilo foi verificada uma mudança na interceptação luminosa do período de estabelecimento e primeira rebrotação (linear) para a segunda rebrotação (quadrática) (Figura 1). Como na segunda rebrotação o Dátilo teve que ser colhido juntamente com o Azevém perene e o Trevo vermelho, isso reduziu o tempo de crescimento que seria necessário para atingir a faixa de interceptação de luz definida inicialmente para a colheita. Essa redução no tempo de crescimento não afetou o Dátilo igualmente entre os níveis de sombreamento. Uma queda mais acentuada na interceptação luminosa, a partir de 50% de sombreamento, foi obtida com índice de área foliar menor do que 4,5. Portanto, este resultado pode ser um sinal de que as adaptações estruturais do Dátilo abaixo deste índice de área foliar não seriam mais suficientes para compensar maiores níveis de sombreamento.

Em relação ao Azevém perene e Trevo vermelho, constatou-se clara diferença na variação da interceptação luminosa entre os níveis de sombreamento de 0 a 25% e de 25 a 75% (Figura 1). A avaliação da cobertura do dossel do Trevo vermelho na primeira rebrotação também indicou esse mesmo padrão de variação observado na interceptação luminosa. A pequena

variação na interceptação de luz entre 0 e 25% pode ser explicada pelo fato das mudanças morfológicas e estruturais terem sido induzidas muito rapidamente nas espécies avaliadas, mesmo sob sombreamento leve. No entanto, para a manutenção de alta interceptação luminosa, sob níveis de sombreamento mais elevados, é preciso que essas mudanças compensem suficientemente a redução dos níveis de irradiância. No caso do Azevém perene e do Trevo vermelho parece que essa compensação está mais limitada ao sombreamento leve (25%), enquanto no Dátilo esse limite se estenderia aos níveis de sombreamento mais elevados. Esse raciocínio parece concordar com os resultados encontrados por Wilson e Schwenke (1995), ao trabalharem com uma gramínea forrageira de clima tropical, reconhecidamente tolerante ao sombreamento. Esses autores verificaram que para os níveis de sombreamento de 0, 30, 50 e 70%, a interceptação de luz pelo dossel de *Panicum maximum* foi de 75, 75, 70 e 70%, respectivamente. Apesar de ser um trabalho com gramínea de clima tropical, esses resultados parecem convergir para o mesmo perfil de tolerância encontrado no Dátilo no presente trabalho, o que confirma a maior tolerância ao sombreamento normalmente atribuída a essa forrageira (Kemp et al., 2000).

Hikosaka (2005) destaca que o índice de área foliar tem sido uma medida estrutural do dossel importante para caracterizar tanto a interceptação luminosa quanto o potencial de produção das plantas em diferentes ambientes. Os resultados encontrados no presente trabalho também confirmam essa importância, particularmente quando medidas de interceptação de luz e de produção de matéria seca foram relacionadas ao índice de área foliar nas condições de sombreamento avaliadas. A redução linear do índice de área foliar com o sombreamento na maior parte dos períodos de crescimento e espécies parece seguir o mesmo padrão de resposta encontrado por Wong e Stür (1995). No trabalho desses autores, a redução do índice de área foliar foi linear até 80% de sombreamento independentemente se a espécie avaliada tinha crescimento prostrado ou ereto, ou se os períodos de crescimento eram de duas ou quatro semanas.

Na segunda rebrotação, o Azevém perene foi a única espécie a apresentar comportamento diferenciado quanto ao índice de área foliar (Figura 1). É provável que a resposta quadrática encontrada reflita algum tipo de interação entre o nível de sombreamento e a disponibilidade de nitrogênio no

solo. Como a produção de forragem do Azevém perene acumulada no estabelecimento e primeira rebrotação foi elevada, a exportação de nitrogênio na massa de forragem colhida pode ter ultrapassado o nível crítico de nitrogênio para que o Azevém perene apresentasse melhor produção de forragem a pleno sol. Uma análise do teor de nitrogênio nas folhas nessa fase (Capítulo 1) indicou que a concentração de nitrogênio do Azevém perene foi significativamente mais baixa do que no Dátilo. Os valores encontrados sugerem que a concentração mínima de nitrogênio no Azevém perene deveria ser de 2,2% para que a produção de forragem nessa condição fosse maior que sob sombreamento leve. Esse valor demonstra que em condições de relativa deficiência de nitrogênio (Whitehead, 2000), a adubação nitrogenada do Azevém perene sob sombreamento leve poderia ser uma alternativa eficaz para o aumento na produção de forragem.

Como o aumento linear na produção de matéria seca com o acúmulo de radiação interceptada pelo dossel representa uma relação bem definida para muitas culturas (Monteith, 1994; Sinclair e Muchow, 1999), a relação entre índice de área foliar e produção de matéria seca também poderia ser uma medida para avaliar o crescimento de plantas em ambientes sob diferentes níveis de irradiância. Regressões lineares entre índice de área foliar e produção de forragem encontradas por Brougham (1956) com espécies cultivadas a pleno sol, também foram confirmadas nos diferentes níveis de sombreamento do presente trabalho ($P < 0,05$), destacando o papel do índice de área foliar como uma medida representativa de muitas das adaptações estruturais das plantas sob sombreamento.

Ao ajustarem-se os dados de interceptação de luz às medidas do índice de área foliar (Figura 6), observa-se que apesar do Azevém perene e Trevo vermelho atingirem 95% de interceptação luminosa com aproximadamente o mesmo índice de área foliar, isso não ocorreu para o mesmo nível de sombreamento entre as espécies. Enquanto no Azevém perene o nível de sombreamento crítico foi de 50%, no Trevo vermelho este ficou em torno de 25%, sugerindo que esta espécie apresenta menor capacidade de adaptação ao sombreamento que o Azevém perene. No entanto, a maior capacidade de adaptação parece ser do Dátilo, que apesar de apresentar índice de área foliar crítico um pouco maior do que as outras espécies, interceptou 95% da radiação incidente com 75% de sombreamento.

Apesar do índice de área foliar ser um valioso indicativo do potencial de produção e interceptação das diferentes espécies, ele não fornece uma descrição de como a matéria seca produzida foi alocada na planta. Essa é uma informação relevante, principalmente se mudanças na composição morfológica interferirem no potencial de consumo de animais em pastejo e na qualidade da forragem disponível. Foi observado que, sob sombreamento, as plantas aumentam a partição de carbono para folhas e diminuem para o material morto, resultado este também encontrado por Wilson et al. (1990) com *Paspalum notatum* sob sombreamento. No entanto, a magnitude nessas respostas depende da espécie e da fase de crescimento. Em todas as espécies, a proporção de material morto foi desprezível no período de estabelecimento. Cruz (1997), ao avaliar a partição de carbono em uma gramínea forrageira sob sombreamento durante o estabelecimento e a rebrotação, verificou que a proporção de material morto no estabelecimento foi significativamente menor do que na rebrotação. A espécie que apresentou redução mais consistente na proporção de material morto com o sombreamento durante as rebrotações foi o Dátilo.

Quanto ao aumento na proporção de folha, no Trevo vermelho e Azevém perene as respostas só foram mais evidentes a partir de 50% de sombreamento, enquanto que no Dátilo a resposta foi linear. Talvez essa resposta do Dátilo na proporção de folhas e material morto seja explicada pela ausência de variação significativa na sua proporção de colmos com o sombreamento em todos os períodos avaliados. Ao comparar o número de perfilhos do Azevém perene e do Dátilo, constatou-se que a população de perfilhos do Azevém perene foi mais severamente reduzida com o sombreamento do que a do Dátilo (Capítulo 3). Isso pode ser um sinal de que a redução na proporção de colmos do Azevém perene e de pecíolos do Trevo vermelho pode estar relacionada a uma diminuição excessiva de órgãos potencialmente de reserva que poderiam auxiliar na rebrotação e sobrevivência de plantas sob sombreamento.

Resultados de vários trabalhos de pesquisa têm mostrado uma queda na produção de forragem com o sombreamento (Lin et al., 1999; Firth et al., 2002; Burner e Brauer, 2003). No presente trabalho, a redução na produção de forragem com o sombreamento foi aproximadamente proporcional a redução nos níveis de irradiância. A maior exceção foi para o Azevém perene na

segunda rebrotação, provavelmente pelas mudanças na disponibilidade de nitrogênio no solo devido exportação de nitrogênio com a forragem colhida e a impossibilidade de fixar nitrogênio como a leguminosa. Isto indica que quando apenas a luz é o fator limitante ao crescimento, a redução na produção de forragem tende a ser linear com o sombreamento, embora variações possam ocorrer com as espécies (Eriksen e Whitney, 1981). Silva-Pando et al. (2002) verificaram que a produção relativa de forragem foi significativamente reduzida com o sombreamento, fato este também observado no presente experimento. Apesar da produção relativa de forragem do Dátilo ter confirmado sua tolerância ao sombreamento quando comparado às outras espécies, particularmente no estabelecimento e primeira rebrotação, a produção de forragem do Azevém perene no estabelecimento não diferiu muito da do Dátilo. Uma explicação para essa pequena diferença na fase de estabelecimento pode estar relacionada à maior velocidade de estabelecimento do Azevém quando comparado ao Dátilo (Kemp et al., 2000).

CONCLUSÕES

(i) Nas fases iniciais de produção, o sombreamento reduziu linearmente a produção de forragem e essa redução foi relacionada às variações no índice de área foliar. (ii) Quando a exportação de nitrogênio na forragem não é repostada por meio de adubações, interações entre a disponibilidade de nitrogênio no solo e os níveis de sombreamento podem ocorrer para o Azevém perene, mesmo a partir de um acúmulo de matéria seca menor do que para o Dátilo. (iii) A maior tolerância do Dátilo, medida pela sua produção relativa, comprova sua recomendação em ambientes de baixa luminosidade, semelhantes aqueles normalmente encontrados em sistemas silvipastoris. No entanto, os dados mostram que devido à pequena diferença verificada nas produções relativas entre o Azevém perene e o Trevo vermelho, o consórcio entre essas espécies, em condições de sombreamento, talvez pudesse ser mais estável que entre o Trevo vermelho e o Dátilo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Brougham, R.W. 1956. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research*. 7: 377-387.
- Burner, D.M., Brauer, D.K. 2003. Herbage response to spacing of loblolly pine trees in a minimal management silvopasture in southeastern USA. *Agroforestry Systems*. 57: 69-77.
- Cruz, P. 1997. Effect of carbon and nitrogen allocation in a perennial tropical grass, *Dichanthium aristatum*. *Journal of Experimental Botany*. 48: 15-24.
- Eriksen, F.I., Whitney, A.S. 1981. Effect of light intensity on growth of some tropical forage species. I. Interaction of light intensity and nitrogen fertilization on six forage grasses. *Agronomy Journal*. 73: 427-433.
- Firth, D.J., Jones, R.M., McFadyen, L.M., Cook, B.G., Whalley, R.D.B. 2002. Selection of pasture species for groundcover suited to shade in mature macadamia orchards in subtropical Australia. *Tropical Grasslands*. 36: 1-12.
- Friday, J.B., Fownes, J.H. A simulation model for hedgerow light interception and growth. *Agricultural and Forest Meteorology*, v.108, p.29-43, 2001.
- Hikosaka, K. 2005. Leaf canopy as a dynamic system: Ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*. 95: 521-533.
- Hikosaka, K., Nagashima, H., Harada, Y., Hirose, T. 2001. A simple formulation of interaction between individuals competing for light in a monospecific stand. *Functional Ecology*. 15: 642-646.
- Kemp, P.D., Matthew, C., Lucas, R.J. 2000. Pastures species and cultivars. In: White, J., Hodgson, J. (eds) *New Zealand Pasture and Crop Science*. Oxford University Press, Auckland, 67-99.
- Kephart, K.D., Buxton, D.R. 1993. Forage quality responses of C₃ and C₄ perennial grasses to shade. *Crop Science*. 33: 831-837.
- Kephart, K.D., Buxton, D.R., Taylor, S.E. 1992. Growth of C₃ and C₄ perennial grasses under reduced irradiance. *Crop Science*. 32: 1033-1032.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garret, H.E. 1999. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems*. 44: 109-119.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garrett, H.E. 2001. Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with agroforestry potential. *Agroforestry Systems*. 53: 269-281.
- Monteith, J.L. 1994. Discussion: Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. *Agriculture and Forestry Meteorology*. 68: 213-220.
- SAS.Institute INC. 1990. *SAS/STAT User's Guide*. Version 6.4 ed., V1, Cary, NC:SAS Institute Inc. 943p.
- Silva-Pando, F.J, González-Hernández, M.P., Rozados-Lorenzo, M.J. 2002. Pasture production in a silvopastoral system in relation with microclimate variables in the atlantic coast of Spain. *Agroforestry Systems*. 56: 203-211.

- Sinclair, T.R., Muchow, R.C. 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy*. 65: 215-265.
- Stür, W.W. 1991. Screening forages species for shade tolerance – A preliminary report. In: Shelton, H.M., Stür, W.W. (eds) *Forages for plantation crops*. ACIAR Proceedings N° 32, Canberra. p.58-63.
- Whitehead, D.C. 2000. *Nutrient elements in grassland: soil-plant-animal relationships*. CAB International: Wallingford, UK. 369p.
- Wilson, J.R., Hill, K., Cameron, D.M., Shelton, H.M. 1990. The growth of *Paspalum notatum* under the shade of a *Eucalyptus grandis* canopy or in full sun. *Tropical Grasslands*. 24: 24-28.
- Wilson, J.R., Schwenke, T. 1995. Estimating potential yield of forage under plantations. In: Mullen, B.F., Shelton, H.M. (eds) *Integration of ruminants into plantation systems in southeast Asia*. ACIAR Proceedings N° 64, Canberra. p.32-36.
- Wilson, J.R., Wild, D.W.M. 1991. Improvement of nitrogen nutrition and grass growth under shading. In: Shelton, H.M., Stür, W.W. (eds) *Forages for plantation crops*. ACIAR Proceedings N° 32, Canberra. p.77-82.
- Wong, C.C. 1991. Shade tolerance of tropical forages: a review. In: Shelton, H.M., Stür, W.W. (eds) *Forages for plantation crops*. ACIAR Proceedings N° 32, Canberra. p.64-76.
- Wong, C.C., Stür, W.W. 1995. Mechanisms of persistence in tropical forages to defoliation under shade. In: Mullen, B.F., Shelton, H.M. (eds) *Integration of ruminants into plantation systems in southeast Asia*. ACIAR Proceedings N° 64, Canberra. p.37-41.
- Wong, C.C., Stür, W.W. 1996. Persistence of tropical forage grasses in shaded environments. *Journal of Agricultural Science*. 126: 151-159.

TABELAS e FIGURAS

Tabela 1. Períodos de avaliação do crescimento das espécies durante o experimento.

Espécies	Estabelecimento	Primeira rebrotação	Segunda rebrotação
	1º Fase	2º Fase	3º Fase
Azevém	01/01/04 – 15/04/04	15/04/04 – 24/06/04	24/06/06 – 14/10/04
Dátilo	01/01/04 – 09/05/04	09/05/04 – 09/09/04	09/09/04 – 14/10/04
Trevo	01/01/04 – 27/05/04	27/05/04 – 10/09/04	10/09/04 – 14/10/04

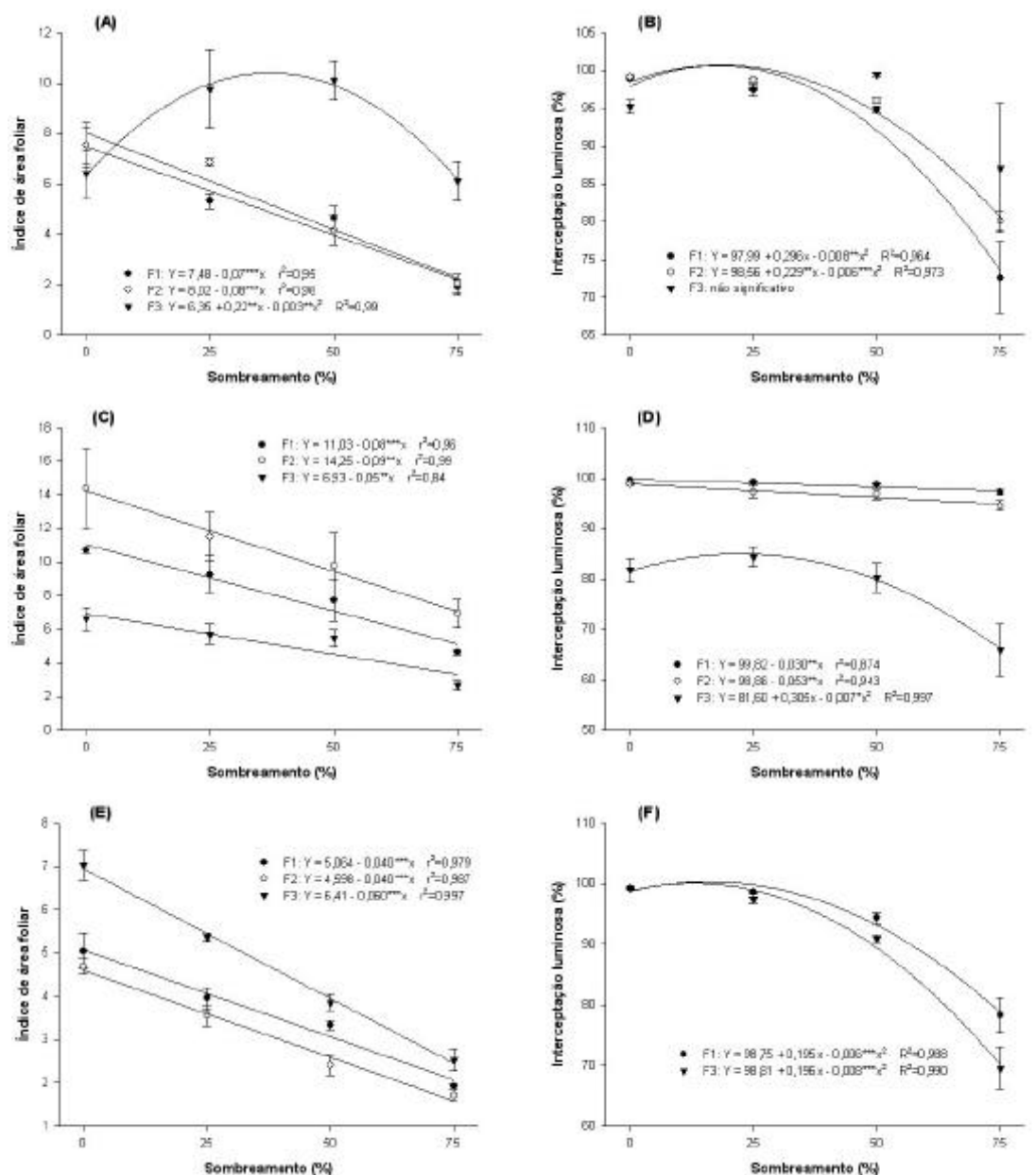


Figura 1. Índice de área foliar e intercepção luminosa do Azevém perene (A e B), Dátilo (C e D) e Trevo vermelho (E e F), nos períodos de avaliação, em resposta aos níveis de sombreamento. F1: crescimento de estabelecimento; F2: primeira rebrotação; F3: segunda rebrotação. Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

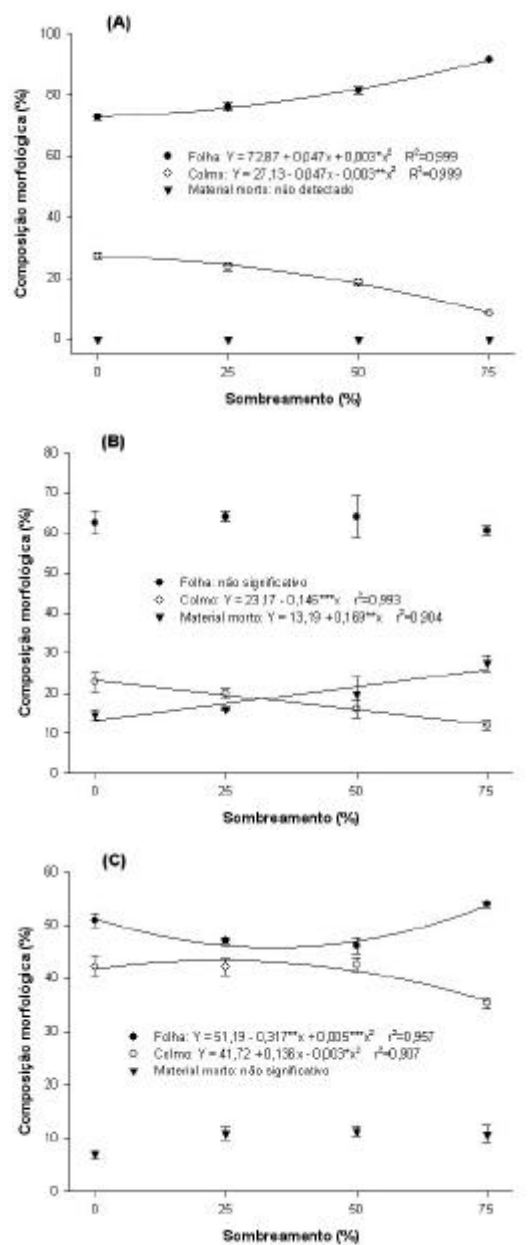


Figura 2. Composição morfológica do Azevém perene em resposta aos níveis de sombreamento, no estabelecimento (A), primeira rebrotação (B), e segunda rebrotação (C). Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

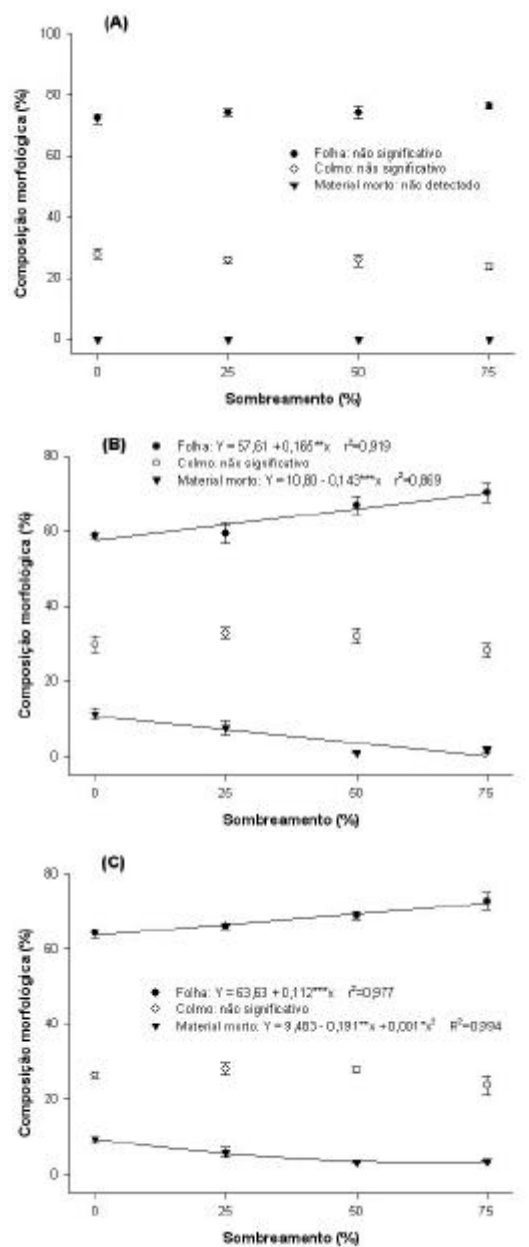


Figura 3. Composição morfológica do Dátilo em resposta aos níveis de sombreamento no estabelecimento (A), primeira rebrotação (B), e segunda rebrotação (C). Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

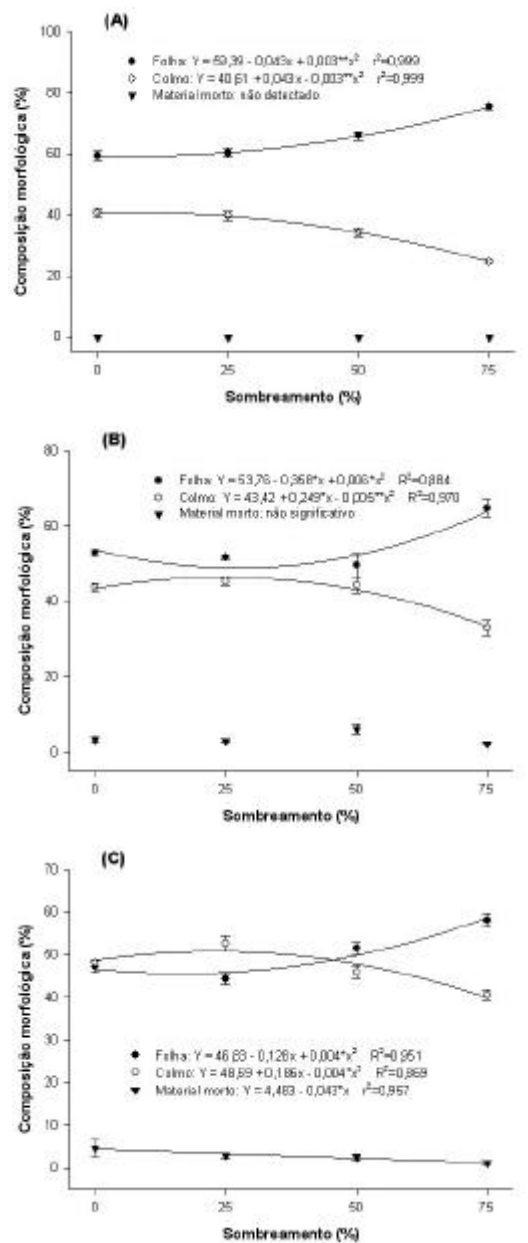


Figura 4. Composição morfológica do Trevo vermelho em resposta aos níveis de sombreamento no estabelecimento (A), primeira rebrotação (B), e segunda rebrotação (C). Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

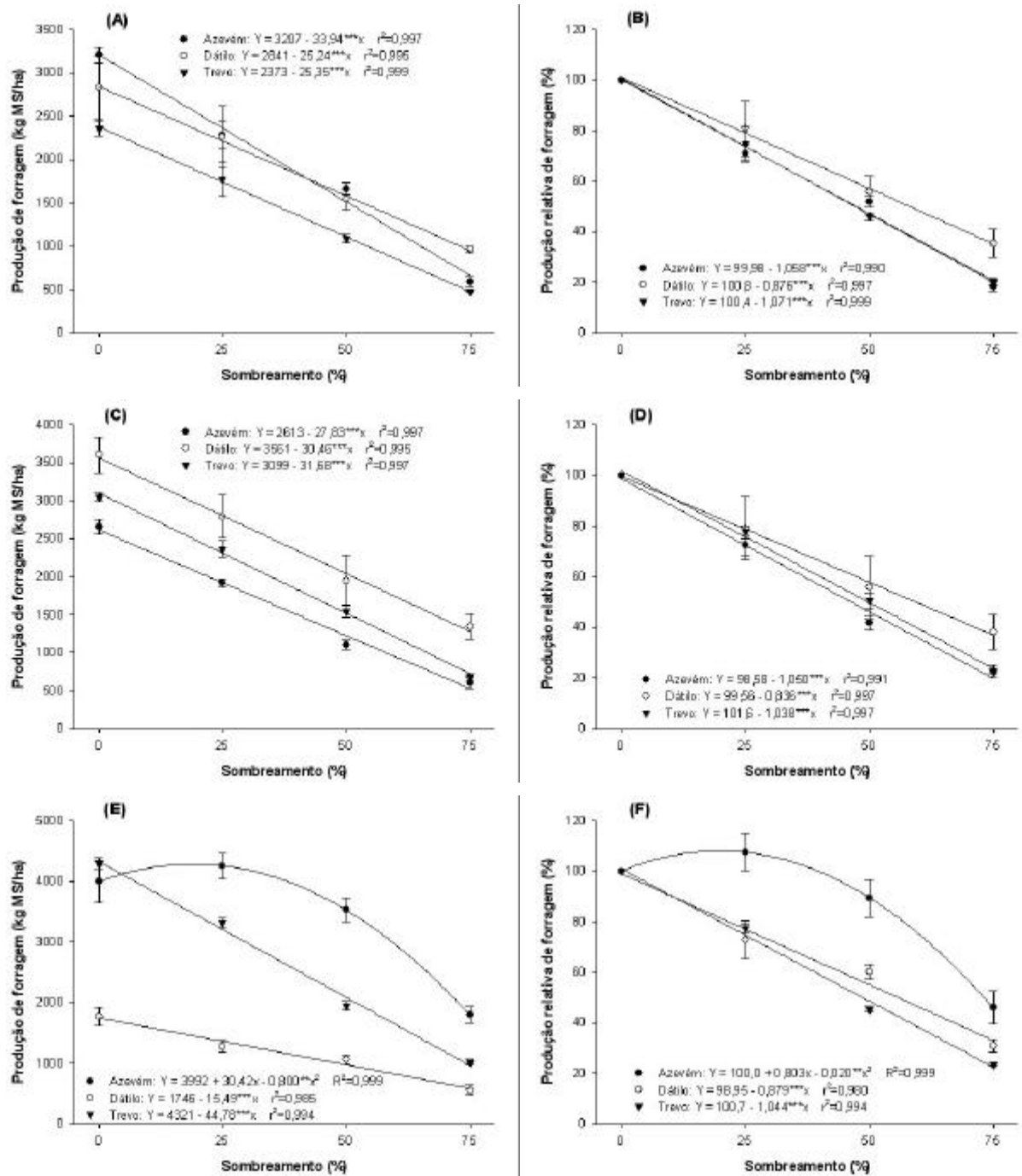


Figura 5. Produção de forragem e produção relativa de forragem do Azevém perene, Dátalo e Trevo vermelho, em resposta aos níveis de sombreamento, no estabelecimento (A e B), primeira rebrotação (C e D) e segunda rebrotação (E e F). Significativo: *** 0,1%; ** 1%; *5%. Barras: erro padrão da média (n = 3).

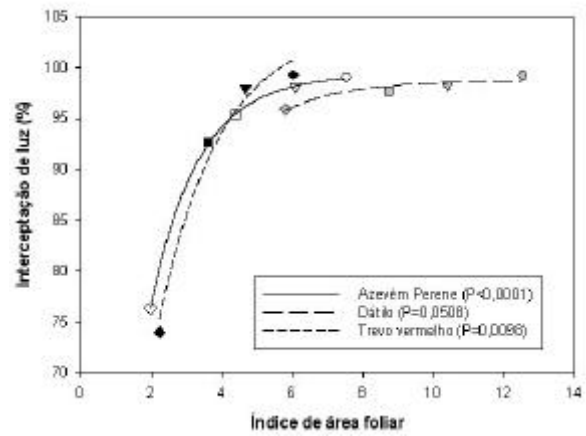


Figura 6. Interceptação de luz do Azevém perene, Dátalo e Trevo vermelho em função do índice de área foliar sob diferentes níveis de sombreamento (●●○ = 0%); (▼▼▽ = 25%); (■□ = 50%); (◆◆◇ = 75%).

CONCLUSÕES GERAIS

Características de natureza fisiológica, morfológica e estrutural de folhas e do pasto de Azevém perene, Dátilo e Trevo vermelho foram significativamente modificadas pelas mudanças no ambiente luminoso, alterando o potencial de produção dessas forrageiras tanto no estabelecimento quanto em rebrotação. O principal efeito do ambiente luminoso foi resultado das mudanças nos níveis de radiação incidente com o sombreamento. O padrão de sombreamento também foi avaliado, mas os resultados encontrados não apontaram efeito significativo na maior parte das variáveis analisadas. Acredita-se que ausência de diferenças significativas entre o sombreamento contínuo e alternado ocorreu em função do equilíbrio temporal estabelecido entre os períodos de pleno sol e intenso sombreamento (50% cada) para o padrão de sombreamento alternado. Esse equilíbrio não apenas resultou no nível de radiação incidente desejado (50% da radiação incidente), como também pode ter estabelecido um equilíbrio no espectro de luz compatível com o sombreamento contínuo de 50% de sombreamento.

As principais modificações das forrageiras em resposta a redução dos níveis de irradiância podem ser consideradas como adaptações para aumentar a captura de luz e o ganho de carbono. No entanto, essas adaptações não ocorrem na mesma intensidade entre as forrageiras avaliadas. Embora o aumento na área foliar específica e na concentração de nitrogênio tenha sido significativo para todas as espécies, a concentração de nitrogênio por área foliar foi reduzida com o sombreamento apenas para o Trevo vermelho. O menor ganho de carbono associado a essa resposta pode ter limitado a disponibilidade de assimilados para a expansão do índice de área foliar do Trevo vermelho e penalizado em maior intensidade a captura de luz dessa espécie. Apesar das modificações relacionadas ao ganho de carbono ter sido similar para o Azevém perene e o Dátilo, os resultados indicam que o Dátilo apresentou um balanço mais adequado na partição de recursos para a captura de luz do que o Azevém perene. Um indicativo dessa vantagem para o Dátilo

pode estar relacionada a significativa redução na proporção de colmos do Azevém perene e as adaptações na área foliar do Dátilo. O aumento na área foliar específica do Dátilo não envolveu necessariamente um aumento na área foliar, mas uma mudança na forma da folha e, provavelmente, uma maior partição de carbono para estruturas radiculares e de reserva. A redução na proporção de colmos para o Azevém perene poderia estar relacionada à diminuição excessiva de órgãos potencialmente de reserva que poderiam auxiliar na rebrotação e sobrevivência de plantas sob sombreamento. A menor redução na população de perfilhos encontrada para o Dátilo parece reforçar esse tipo de adaptação.

As adaptações em escala de folhas e plantas individuais apresentaram um forte efeito aditivo quando interpretadas em termos estruturais. Verificou-se que o Dátilo foi a espécie que comprovadamente apresentou a melhor condição estrutural para a interceptação de luz e produção de forragem, tolerando maiores níveis de sombreamento que as demais espécies para a mesma produção potencial.

A vantagem competitiva do Azevém perene a pleno sol mostrou que pode ser comprometida quando um nível crítico de nitrogênio disponível no solo é ultrapassado. Por essa razão, é possível explicar a maior produção de forragem do Azevém perene sob sombreamento leve (25%) do que sob pleno sol. Apesar dos dados de produção relativa destacar o Dátilo como a espécie com o melhor conjunto de adaptações ao sombreamento, a similaridade na produção relativa do Azevém perene e Trevo vermelho colocam essas espécies como prioritárias em estudos futuros sobre a viabilidade de consorciação dessas espécies sob sombreamento.

APÊNDICE

Fotografias da Área Experimental



Figura 1. Faixa de plantio com dois metros de largura e quinze centímetros entre linhas de semeadura.



Figura 2. Estrutura de metal para suporte das coberturas de sombreamento.

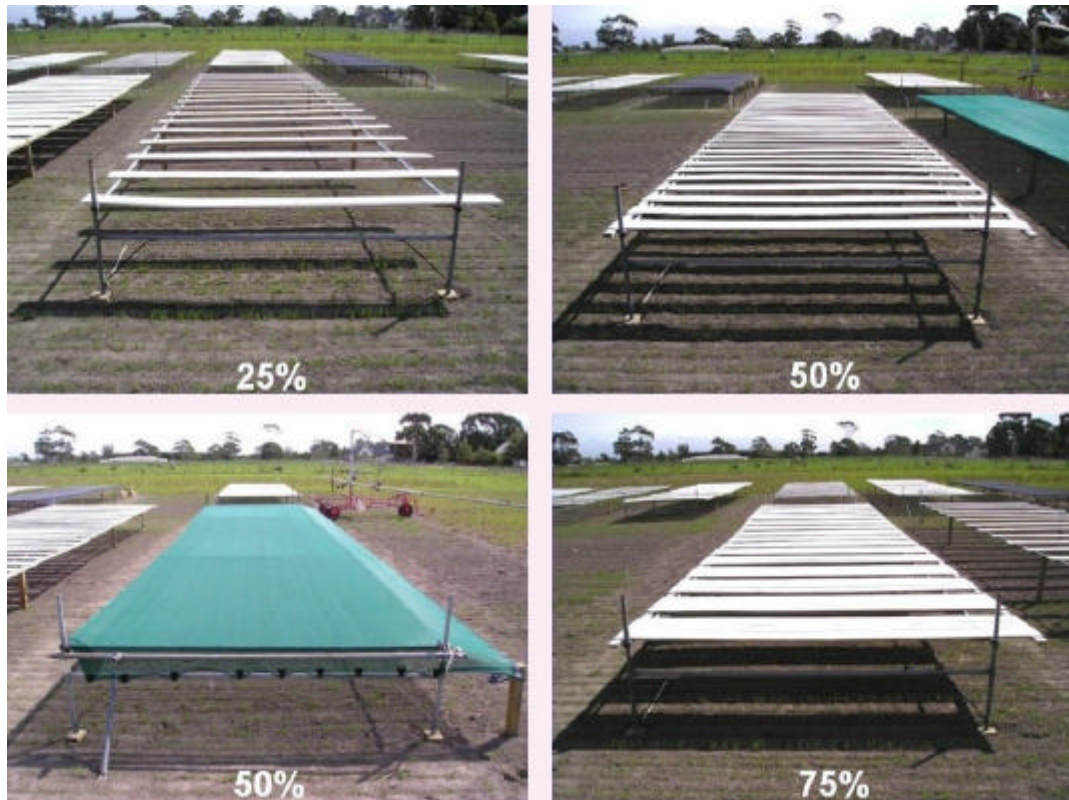


Figura 3. Vista frontal das coberturas das estruturas indicando os respectivos níveis sombreamento usados nos tratamentos.

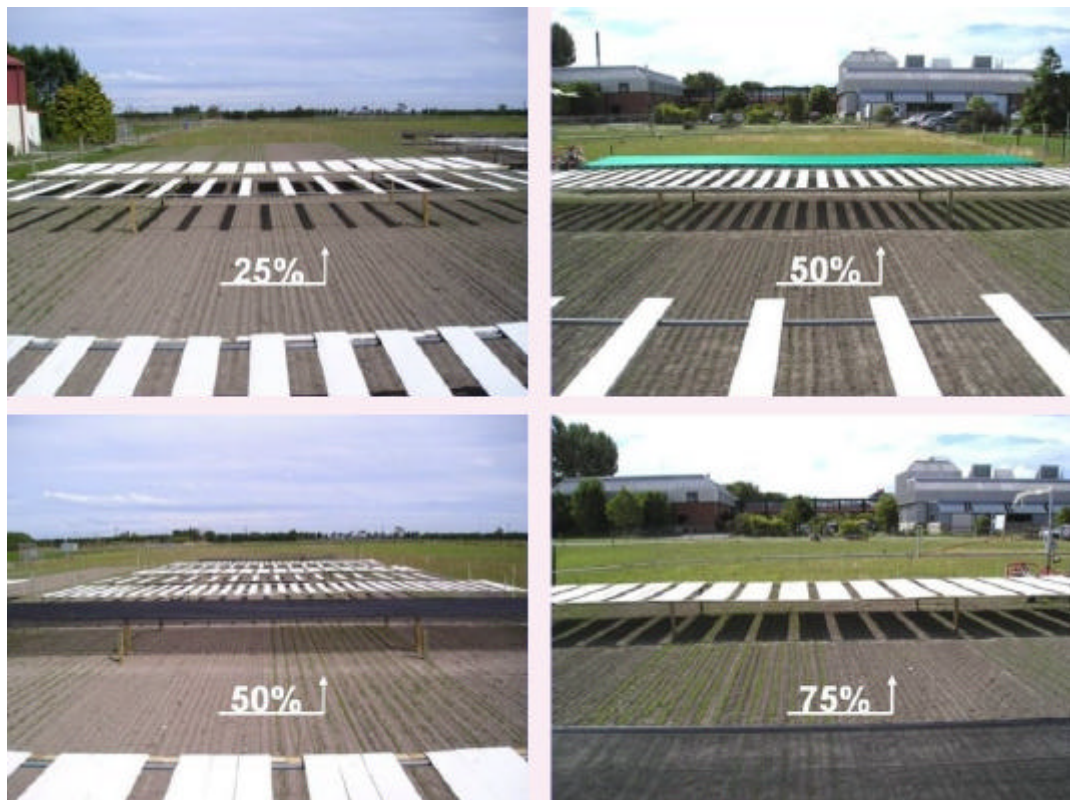


Figura 4. Vista lateral das coberturas das estruturas indicando os respectivos níveis de sombreamento usados nos tratamentos.



Figura 5. Vista aérea da área experimental.



Figura 6. Uniformização das parcelas após a coleta de amostras.



Figura 7. Roçadeira, com caixa coletora, utilizada no corte de uniformização das parcelas.



Figura 8. Estação meteorológica onde foram registrados, diariamente, os níveis de radiação incidente (centro da fotografia).



Figura 9. Tratamento a pleno sol em comparação com o tratamento a 50% de sombreamento.



Figura 10. Azevém perene (*Lolium perenne* cv. Grasslands Nui).



Figura 11. Dátilo (*Dactylis glomerata* cv. Grasslands Vision).



Figura 12. Trevo vermelho (*Trifolium pratense* cv. Pawera).