

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.



PUBVET, Publicações em Medicina Veterinária e Zootecnia.

Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais

Andréa Krystina Vinente Guimarães¹ e Luciene Lignani Bitencourt²

¹ Engenheira Agrônoma, MSc. Ciência Animal e Estudante do Curso de Doutorado em Zootecnia da UFLA,

² Médica Veterinária, MSc. Em Zootecnia e Estudante do Curso de Doutorado em Zootecnia da UFLA,

RESUMO

A fotossíntese é resultado de processos integrados que ocorrem no interior do dossel associados à interceptação luminosa como o índice de área foliar, ângulo foliar, propriedades de transmissão de luz na lâmina foliar, características da radiação solar (relação luz direta e difusa e ângulo da radiação incidente) e distribuição vertical da área foliar e da densidade volumétrica de componentes morfológicos ao longo do dossel, tais como características estruturais e arranjo espacial dos componentes morfológicos. Gramíneas C3 saturam-se de luz em intensidades luminosas mais baixas do que espécies C4. A utilização ótima da luz solar incidente é aquela que ocorre quando a folhagem de um dossel fechado recebe luz de intensidade uniforme e relativamente baixa, e com as folhas basais permanecendo no ponto de compensação luminosa. O valor de IAF que proporciona 95% de interceptação luminosa e no qual o valor de TCC está próximo do máximo, é definido como

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

“crítico”. Abaixo do IAF ótimo as TCC são dependentes do IAF e são mais reduzidas quando a interceptação da luz incidente é incompleta. A arquitetura do dossel forrageiro também define o grau de exposição das folhas à luz. O ângulo de inserção foliar afeta a extensão da penetração da radiação solar no dossel. A frequência de pastejo, compromete o potencial fotossintético do dossel gerando atraso na rebrotação. As arquiteturas das plantas e do dossel de gramíneas tropicais sofrem alterações relacionadas com época do ano, estágio fisiológico das plantas, e cultivar e regime de desfolha, por isso a utilização da luz pela comunidade de plantas em uma pastagem é dependente das alterações desses fatores.

Use of light for the fodder plant in pasture, with emphasis on tropical

ABSTRACT

Photosynthesis is the result of integrated processes that occur within the canopy associated with light interception as leaf area index, leaf angle, transmission properties of light on leaf characteristics, solar radiation (relation between direct and diffuse light and angle of radiation incident) and vertical distribution of leaf area and volumetric density of morphological components along the canopy, such as structural and spatial arrangement of morphological components. C3 grasses saturated with light at light intensities lower than C4 species. The optimal use of sunlight incident is one that occurs when the foliage of a dense canopy receives light intensity uniform and relatively low, and the basal leaves remaining in the light compensation point. The value of leaf area index which provides 95% light interception and in which the value of TCC is at maximum, is defined as "critical". Below the leaf area index great growth rates of crop are dependent on leaf area index and are more reduced when the interception of incident light is incomplete. Forage canopy architecture also defines the degree of exposure of leaves to light. The angle of leaf insertion affects the extent of penetration of solar radiation in the canopy. The frequency of grazing, affects the photosynthetic potential of the canopy

causing delay in regrowth. The architecture of plants and the canopy of tropical grasses suffer changes related to season, physiological state of plants, and farming and grazing regime, so the use of light by the community of plants in a pasture is dependent on changes in these factors.

1. INTRODUÇÃO

A produção forrageira se baseia na transformação de energia solar em compostos orgânicos pela fotossíntese, onde o carbono do dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera é combinado com água e convertido em carboidratos com a utilização da energia solar. Sendo assim, em um ambiente natural, a luz é um dos fatores mais variáveis relacionados ao estabelecimento das plantas.

De acordo com Pinheiro (1994), cerca de 55% da energia solar não é usada na fotossíntese devido às perdas de luz por reflexão e transmissão para o solo. Dessa forma, o uso eficiente da luz pode ser uma característica fundamental para propiciar às plantas vantagem competitiva entre populações no que se refere ao maior aproveitamento da transformação de energia luminosa em energia química, tendo assim uma importante vantagem evolutiva.

Segundo Loomis & Williams (1969), Duncan (1971) e Barnes *et al.* (1990), atributos arquitetônicos em plantas, como por exemplo, o padrão de distribuição vertical do índice de área foliar (IAF) e a orientação dos limbos foliares influenciam significativamente a interceptação da irradiância e, conseqüentemente, o balanço de energia e as trocas gasosas entre planta e ambiente.

O efeito de radiação é o determinante básico do crescimento das plantas através dos seus efeitos sobre a fotossíntese e outros processos fisiológicos, como a transpiração e a absorção de nutrientes.

A absorção e a utilização fotossintética da energia radiante pela comunidade vegetal estão relacionadas com a quantidade de energia recebida pelas folhas de forma individual, e pelas plantas como um todo. Num

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

determinado instante os elementos fotossintéticos da comunidade de plantas compreendem uma série de estruturas de diferentes idades que estão sujeitas não somente aos efeitos do clima, mas também a outras restrições do ambiente, como o sombreamento, que aumenta com o desenvolvimento da pastagem. Muito embora altas taxas de fotossíntese possam ser observadas numa folha individualmente, o uso mais eficiente da energia é atingido pela planta como um todo (RODRIGUES *et al.*, 1987).

Espécies C3 saturam-se de luz em intensidades luminosas mais baixas do que espécies C4. Respostas de plantas à radiação podem ser divididas entre aquelas relativas à qualidade, densidade ou duração. A radiação solar interfere no crescimento ainda pela variação estacional que ocorre durante o ano.

Em competição por luz haverá tolerância ao sombreamento ou maior capacidade em sombrear plantas vizinhas. A maioria das plantas forrageiras tropicais, são plantas de sol e não apresentam tolerância desenvolvida ao sombreamento, devendo apresentar redução no crescimento nessas condições.

A fotossíntese pode ser vista em função do tamanho do sistema fotossintético e da eficiência da unidade de superfície verde. Assim, na pastagem, as características da arquitetura foliar da comunidade vegetal determinam a quantidade de luz interceptada por unidade de área foliar, o que resulta em coeficiente de extinção em condições de sombreamento (RODRIGUES *et al.*, 1993). A capacidade fotossintética de folhas sombreadas é menor que a observada em folhas ao sol; plantas C4 tem sua capacidade fotossintética reduzida nessas condições.

Melhor entendimento a cerca da capacidade de utilização da luz pelas comunidades de plantas se faz necessário para o desenvolvimento de sistemas de produção de forrageiras mais eficiente, portanto, o objetivo desta revisão é elucidar os fatores que influenciam na utilização da luz e apresentar resultados de pesquisas com plantas forrageiras tropicais nos últimos anos.

2. FOTOSÍNTESE

A luz solar é a fonte primária de toda a energia que mantém a biosfera de nosso planeta. Por meio da fotossíntese, as plantas superiores, em geral, e até mesmo algas e alguns tipos de bactérias, convertem a energia física da luz solar em energia química. Este processo é essencial para a manutenção de todas as formas de vida aqui existentes. Desse modo, a fotossíntese pode ser definida como um processo físicoquímico, mediante o qual os organismos fotossintéticos sintetizam compostos orgânicos a partir de material-prima inorgânica, na presença de luz solar.

A fotossíntese é regida pela disponibilidade de luz, temperatura, água e nutrientes. É a partir da fotossíntese que a comunidade de plantas consegue fixar e dispor da energia necessária para todos os demais processos morfofisiológicos determinantes e condicionadores da produção vegetal (perfilhamento, produção de tecidos da parte aérea e raízes, acúmulo de reservas orgânicas etc.) (DA SILVA & PEDREIRA, 1997).

As plantas absorvem radiação cujo comprimento de onda encontra-se entre 380 e 750 nm, espectro luminoso. A clorofila é o pigmento responsável pela absorção de luz, principalmente nos comprimentos de onda azul, violeta e vermelho.

O nível de captura de luz é que determina o uso de CO₂ por uma planta e sua assimilação de CO₂ provê tanto esqueletos de carbono para o crescimento das plantas quanto para a manutenção e ativação de todas as funções metabólicas, as quais determinam, em grande parte, a capacidade de aquisição de nitrogênio e de outros nutrientes (LEMAIRE & CHAPMAN, 1996)

O carbono assimilado pelas plantas é utilizado para produção e manutenção de energia dos tecidos existentes (respiração de manutenção). O restante é destinado a síntese de novos tecidos (respiração de crescimento). O carbono que não é perdido durante os processos respiratórios das plantas é armazenado na forma de carboidratos não estruturais, que são utilizados para

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

a manutenção e sobrevivência das plantas em situações de estresse como desfolhações severas, período seco prolongado e florescimento.

A fotossíntese é um processo bastante complexo podendo ser analisado em duas etapas: 1) etapa fotoquímica e 2) etapa bioquímica ou ciclo fotossintético de redução do carbono. A luz é transmitida em ondas e absorvida ou emitida em partículas chamadas de fótons. Assim, para que a fotossíntese ocorra, é necessário que os pigmentos fotossintéticos (clorofilas) absorvam a energia de um fóton de dado comprimento de onda e, posteriormente, utilizem essa energia para iniciar uma cadeia de eventos da fase fotoquímica.

Na membrana dos tilacóides dos cloroplastos estão inseridos os quatro componentes que participam dos eventos da fase fotoquímica. As moléculas de clorofila estão agrupadas formando um complexo denominado de complexo coletor de luz (LHC). Por sua vez, o fotossistema (PS) é composto de duas partes: 1) o LHC, que são proteínas ligadas a pigmentos (clorofilas, carotenóides) e 2) o complexo core (CC). Sendo assim, o PSII, por exemplo, é formado pelo CCII e LHCII. A luz é captada pelas moléculas de clorofila em qualquer parte do complexo antena e, posteriormente, transferida aos centros de reação dos fotossistemas II e I (P680 e P700, respectivamente). Nesses fotossistemas, especialmente no PSII, ocorrem as primeiras reações fotoquímicas, dando início à conversão da energia luminosa em energia química (KRAUSE & WEIS, 1991). Na primeira reação fotoquímica, um elétron é transferido do P680 (molécula de clorofila especial), que se encontra no estado excitado singlete (P680*) à feofitina a. Tal processo denomina-se separação de carga. Da feofitina, o elétron é transferido ao acceptor QA. Quando a plastoquinona QA está completamente reduzida, diz que o centro de reação está num estado "fechado". A separação de carga cria um forte poder oxidante, o P680+; este oxidante recebe um elétron do doador secundário z. O doador oxidado z +, por sua vez, é reduzido por um elétron proveniente da oxidação da molécula de água. Posteriormente, numa etapa lenta, o elétron de QA reduzida é transferido à quinona QB. Após recepção de dois elétrons, QB

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

recebe dois prótons, desloca-se ao centro de reação e submerge-se no reservatório de plastoquinona, que dá continuação ao transporte de elétrons até o PSI (GOVINDJEE, 1990). O centro de reação fica num estado "aberto", quando, após um período de escuridão, todo o QA passa ao estado oxidado. Os principais produtos da fase fotoquímica são: o ATP e o poder redutor (NADPH_2).

Na etapa bioquímica são utilizados o ATP e NADPH_2 , produzidos durante a etapa fotoquímica da fotossíntese. Quanto ao mecanismo de redução do CO_2 , as plantas podem ser classificadas em três grupos: plantas C3, plantas C4 e plantas CAM (metabolismo do ácido crasuláceo). As plantas C3 apresentam a enzima Rubisco nas células do mesófilo. Esta enzima possui duas atividades: carboxilase e oxigenase. Quando atua como oxigenase, esta reage com a ribulose 1,5-bisfosfato formando duas moléculas de ácido fosfoglicérico (PGA). Esta fase é denominada de carboxilação. Na segunda etapa, denominada de fase de redução, o PGA é reduzido a um açúcar de três carbonos, a Triose-P. Nesta reação, utiliza-se o ATP e o "poder redutor" (NADPH_2). Numa próxima etapa ocorre a regeneração do aceptor inicial de CO_2 , a ribulose 1,5-bisfosfato. A última fase é denominada de síntese de produtos (açúcares, carboidratos, aminoácidos, gorduras, ácidos graxos e ácido carboxílicos). Entretanto, quando a Rubisco atua como oxigenase forma uma molécula de PGA e uma de fosfoglicolato, iniciando o processo denominado fotorrespiração.

As plantas C4 apresentam uma estrutura denominada de "anatomia Kranz", que se caracteriza por um feixe vascular bastante desenvolvido, rodeado por células denominadas células da bainha dos feixes vasculares, que apresentam apresentam cloroplastos sem grana. Em volta dessas células existem as células mesofílicas, com cloroplastos com grana. A fixação inicial de CO_2 ocorre no citossol das células mesofílicas, onde o CO_2 reage com o fosfoenolpiruvato, via enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcarboxilase) para formar oxalacetato. Posteriormente, o oxalacetato pode ser reduzido a malato com utilização de NADPH_2 ou pode ser deaminado a aspartato. Esta característica diferencia se uma planta é formadora de aspartato ou formadora

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

de malato. Posteriormente, os ácidos de quatro carbonos, malato ou aspartato, são transportados até as células da bainha dos feixes vasculares, onde são descarboxilados, liberando CO_2 e produzindo piruvato. O CO_2 liberado é refixado via ciclo de Calvin, através da enzima Rubisco, enquanto o piruvato retorna às células mesofílicas, onde é convertido em fosfoenolpiruvato, regenerando o aceptor inicial de CO_2 . As plantas C4 podem ser divididas em três subtipos, dependendo da enzima descarboxilativa usada nas células da bainha dos feixes vasculares (Quadro 1). Finalmente, as plantas CAM, ao contrário das outras (C3 e C4), abrem os estômatos à noite e os fecham durante o dia. Este pode ser considerado um mecanismo de adaptação destas plantas a regiões áridas, no sentido de minimizar a perda de água. O mecanismo de fixação de CO_2 é bastante similar ao mecanismo das plantas C4. Entretanto, nas plantas CAM as duas vias de fixação de CO_2 (Rubisco e PEPcarboxilase) estão separadas temporalmente. Inicialmente, o CO_2 é fixado à noite, via enzima PEPcarboxilase, utilizando PEP como aceptor e formando oxalacetato que em seguida é reduzido a malato. O malato se acumula no vacúolo à noite, acidificando-o. No dia seguinte, com os estômatos fechados, o malato sai do vacúolo e se descarboxila, por ação da NADP-enzima málica, em piruvato e CO_2 . O CO_2 liberado internamente não escapa da folha, sendo refixado via Ciclo de Calvin, através da Rubisco. A elevada concentração interna de CO_2 favorece a atividade carboxilativa da Rubisco. No Quadro estão resumidas as principais características fotossintéticas dos três grupos de plantas (C3, C4 e CAM).

Desse modo, percebemos o importante papel da luz na fotossíntese, pois irá desencadear o processo de transferência de elétrons à nível da membrana dos tilacóides, fundamental para a continuação do processo, ou seja, fornecendo energia para a etapa de fixação do CO_2 . Entretanto, a capacidade fotossintética de uma planta pode ser severamente reduzida quando exposta a níveis de radiação que excedem os requeridos para saturar a fotossíntese (KYLE & OHAD, 1987). Este fenômeno, denominado hoje, por consenso, como

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

fotoinibição, recebeu anteriormente outras denominações, como: fotoinativação, fotoxidação, fotolabilidade e solarização (POWLES, 1984).

Quadro 1. Subtipos de plantas C4.

Grupo C ₄	Enzima Descarboxilativa	Exemplos
1. Formadora de malato	NADP-enzima málica	Milho, cana de açúcar, sorgo
2. Formadora de aspartato	NAD-enzima málica	Milheto, <i>Panicum miliaceum</i>
3. Formadora de aspartato	PEP-carboxicinase	<i>Panicum maximum</i>

3. PROCESSOS ENVOLVIDOS NA INTERCEPTAÇÃO DA LUZ

Vários aspectos morfofisiológicos estão associados à interceptação da luz pelas plantas em comunidades vegetais. Dentre esses aspectos pode-se citar a organização espacial das folhas, podendo ser expressa pela densidade de cobertura foliar, distribuição horizontal e vertical entre as folhas e pelos ângulos foliares. Outros aspectos dependem das plantas e do ambiente como idade, tipo e tamanho das folhas, saturação lumínica e flutuações na qualidade e intensidade da luz (BERNARDES, 1987).

A produção de matéria seca depende fundamentalmente da eficiência das folhas em utilizar a luz incidente e de como essa luz é distribuída ao longo do dossel (VERHAGEN *et al.* 1963). Esses autores ainda observaram que a utilização da energia solar é influenciada por alguns fatores como, propriedades óticas das folhas, intensidade de luz, distribuição espacial das folhas.

A arquitetura do dossel interfere tanto na distribuição da luz dentro das população de plantas quanto na circulação de ar afetando os processos de transferência de CO₂ e evapotranspiração. Por isso, a arquitetura do dossel vegetativo é um fator determinante dos padrões de interceptação luminosa pelas plantas, e provavelmente, a característica mais importante que

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

determina sua habilidade competitiva pela luz é a altura (LOOMIS & WILLIAMS, 1969).

Para a máxima produtividade de forragem pelo pasto é essencial que toda a luz incidente seja utilizada pelo tecido fotossintético, e continuas mudanças na interceptação luminosa pelas folhas do pasto são devidas ao estágio de crescimento, espécie da planta e estação do ano (BROUGHAM, 1957).

Consideráveis reduções de crescimento de plantas individuais e da pastagem, tanto tropicais quanto temperadas ocorrem devido ao sombreamento que acarreta diminuição da radiação solar que penetra no perfil do pasto, ou à ocorrência de dias nublados.

3.1 Índice de Área Foliar

O índice de área foliar (IAF) é definido como a razão entre a área foliar de uma população de plantas e a área de solo por ela ocupada (WATSON, 1947). Ele expressa a disponibilidade de superfície assimiladora de CO₂ e da radiação fotossinteticamente ativa e de perdas de água (transpiração) da população de plantas. O IAF tem relação com a capacidade fotossintética da população vegetal por estar relacionado à área de assimilação de CO₂ e de interceptação de radiação, pela redução da própria taxa fotossintética quando altos IAFs provocam grande perda de água e conseqüente deficiência hídrica.

Diferenças em produção podem ser explicadas por diferentes arquiteturas apresentadas pelo perfil do dossel vegetal, havendo, portanto, a existência de interações entre a morfologia e o regime de desfolhação (RHODES, 1971).

Quando os intervalos entre desfolhações são curtos, plantas com maior proporção do IAF na parte inferior do dossel apresentam maior IAF residual, o que assegura uma rápida rebrota inicial após desfolhação, através de uma maior interceptação luminosa. Entretanto, se o período de rebrotação é longo, as plantas de crescimento mais alto e ereto, com maiores proporções do IAF

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

nas regiões intermediária e superior do dossel, têm tempo suficiente para acumular um grande IAF e utilizam melhor a radiação incidente sendo, portanto, mais produtivas (RHODES, 1973). À medida que o índice de área foliar aumenta ocorre um decréscimo na penetração de luz até o nível do solo durante o crescimento de uma cultura hipotética (BROWN, 1984).

Kephart *et al.* (1992) evidenciaram que menos luz foi interceptada pelas folhas dentro do dossel de um pasto para um tratamento de baixa radiação, resultando sistematicamente na limitação da fotossíntese para o crescimento nos tratamentos sombreados. Isso foi explicado por Bernardes (1987), que afirmou que em situações onde a radiação difusa fica proporcionalmente mais importante que a radiação direta, maiores densidades populacionais, ou comunidades vegetais com índice da área foliar mais elevados, são favorecidos.

A utilização ótima da luz solar incidente foi proposta por Warren-Wilson (1961) como sendo aquela que ocorre quando a folhagem de um dossel fechado recebe luz de intensidade uniforme e relativamente baixa, e com as folhas basais permanecendo no ponto de compensação luminosa.

As diferenças de interceptação de luz e taxa fotossintética de dossel relacionadas com ângulo foliar ocorrem principalmente para luz direta, e são também dependentes da elevação solar (BERNARDES, 1987). Assim, para ângulo foliar de 0° (folhas planófilas), as variações na produção de matéria seca em função do índice de área foliar ou da hora do dia são pequenas. Para um ângulo foliar de 80° a produção é maior quanto maior for o IAF, ocorrendo diferenças nas produções de matéria seca nas horas de maior disponibilidade de radiação direta, em relação as horas em que predomina a radiação difusa.

Avaliando o crescimento de capim elefante "napier" adubado e irrigado, Andrade *et al.* (2005) verificaram que as adubações nitrogenada e potássica e a irrigação aumentaram os valores de IAF do capim-elefante 'Napier'. A absorção de luz aumentou com o aumento do IAF do capim-elefante 'Napier'.

3.1.1 IAF ótimo

De uma forma geral, à medida que o IAF aumenta a taxa de crescimento da cultura também aumenta até um valor de IAF considerado "ótimo", ponto a partir do qual ocorre redução na taxa de crescimento.

Tem-se um IAF ótimo quando ocorre a interceptação de aproximadamente toda a luz incidente, com um mínimo de auto-sombreamento, e esta proporciona o máximo valor de taxa de crescimento da cultura (TCC, peso de matéria seca acumulado por unidade de área por unidade de tempo) (RHODES, 1973). Assim, abaixo do IAF "ótimo" as taxas de crescimento da cultura seriam menores quanto mais incompleta a interceptação da luz (menor IAF) e acima do IAF "ótimo" a redução da taxa de crescimento da cultura seria causada pelo aumento das perdas respiratórias, consequência do sobreamento excessivo, que resulta num balanço negativo de carbono (HAY & WALKER, 1989).

O valor ótimo de IAF varia com estação do ano, sendo maior para maiores intensidades luminosas e quando a proporção de radiação direta na radiação incidente aumenta, além de ser dependente da arquitetura e composição botânica morfológica do dossel.

3.1.2 IAF crítico

O valor de IAF que proporciona 95% de interceptação luminosa e no qual o valor de TCC está próximo do máximo, é definido como "crítico". Abaixo do IAF ótimo as TCC são dependentes do IAF e são mais reduzidas quando a interceptação da luz incidente é incompleta. Acima do IAF ótimo a redução da TCC é causada pelo aumento das perdas respiratórias, consequência do sobreamento excessivo que resulta num balanço negativo de carbono (HAY & WALKER, 1989).

Diferenças no IAF ótimo entre gramíneas, leguminosas e pastagens consorciadas podem ser explicadas por diferenças de arquitetura do dossel.

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

Folhas horizontais, como ocorre nos trevos (*Trifolium* spp.) proporciona a habilidade de interceptar mais luz com um IAF menor, o que, todavia, não deve ser visto como uma vantagem em termos produtivos. Em estudo com gramíneas Sheehy & Cooper (1973) observaram que os valores de TCC variaram de acordo com a morfologia da planta e com o coeficiente de extinção luminosa $k = -[\log_e (I/I_0)]/IAF$, onde I e I_0 são os valores de irradiância abaixo e acima da folhagem, respectivamente). Variedades mais eretas tiveram TCC mais baixa e maior k. Embora diferenças entre as taxas fotossintéticas de folhas individuais não tenham sido notadas, a eficiência de conversão da energia luminosa foi maior nas plantas eretas (7,8%) que nas prostradas (3,9%).

Mello & Pedreira (2004) observaram aumentos do IAF de capim Tanzânia (*Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia-1) sob lotação rotacionada correlacionados aos aumentos de interceptação luminosa. A maior intensidade de pastejo (menor resíduo pós-pastejo) alterou a estrutura da pastagem, com relação à arquitetura do dossel, evidenciada pela redução nos ângulos foliares médios (folhas mais planas) ao longo das estações do ano, resultando em maior interceptação luminosa por unidade de área foliar.

Se o intervalo de pastejo for suficiente para o dossel interceptar quase toda a luz incidente (MELLO & PEDREIRA, 2004), principalmente em gramíneas forrageiras tropicais, pode ocorrer o alongamento de colmos, que altera os padrões de acúmulo, gerando aumento na massa de forragem do resíduo, provavelmente pelo aumento na massa de perfilhos individuais (DA SILVA & SBRISSIA, 2001). Carnevalli *et al.* (2006), em estudo com capim-mombaça (*Panicum maximum* Jacq. cv. Mombaça) submetido a pastejo rotacionado, encontraram menor massa de forragem pós-pastejo no verão na estratégia de desfolhação aos 95% IL comparada a 100% IL.

Pedreira *et al.* (2009) realizaram trabalho para avaliar o acúmulo de forragem durante a rebrotação de capim-xaraés submetido a três estratégias de desfolhação e verificaram que o padrão de acúmulo de colmos, folhas e material morto foi melhor na estratégia de desfolhação aos 95% de

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

interceptação luminosa. E concluíram que o manejo baseado em dias fixos e pré-determinados de descanso, apesar de facilitar o planejamento do pastejo rotativo, restringe as possibilidades de ganhos em eficiência do sistema, pois não gera um padrão uniforme de respostas fisiológicas de plantas e estruturais do dossel. Em vez disso, resulta em dosséis de estrutura variável, o que provavelmente afeta o consumo de forragem e o desempenho animal de forma variável e pouco previsível.

Sbrissia & Da Silva (2008) observaram decréscimo na população de perfilhos à medida que os pastos foram mantidos mais altos. Essa competição entre perfilhos ocorreu particularmente por luz (Sackville-Hamilton *et al.* 1995), ou seja, a baixa intensidade luminosa na base do relvado é, reconhecidamente, um dos principais fatores que interferem na capacidade de perfilhamento de pastos mantidos mais altos.

3.2 Eficiência Fotossintética das Folhas

A arquitetura do dossel forrageiro também define o grau de exposição das folhas à luz. Em um dossel, são encontradas folhas das mais variadas idades e estas contribuem de forma diferente para a fotossíntese total.

As folhas jovens têm uma taxa fotossintética por unidade de área maior que as folhas mais velhas sob condições de quantidade de radiação incidente elevada, e a disposição dessas folhas no perfil vertical do dossel pode otimizar a eficiência de utilização da luz (LAWLOR, 1995). Dessa forma, existe a necessidade de manter o dossel forrageiro com um IAF alto o suficiente para assegurar uma interceptação luminosa efetiva e ao mesmo tempo manter uma alta eficiência fotossintética de folhas individuais, assegurando que folhas jovens sejam expostas o quanto antes à luz direta e que não sejam sombreadas por folhas mais velhas e senescentes (HODGSON, 1990).

O ponto de compensação (fotossíntese=respiração) acontece por que a radiação luminosa que penetra no dossel forrageiro vai progressivamente perdendo sua intensidade. A assimilação líquida de carbono é positiva até esse

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

ponto e negativo abaixo dele. A produção máxima é obtida quando o ponto de compensação ocorre na folhagem mais baixa do dossel. Contudo, isso só irá acontecer se o dossel apresentar IAF, distribuição da área foliar e outros componentes morfológicos, ângulo da folhagem e disposição das diversas categorias de folhas, adequados (WARREN WILSON, 1961).

A eficiência de uso da radiação incidente de um dossel em situações de disponibilidade ilimitada de nitrogênio e água situa-se por volta de 5,0 g MS. MJ⁻¹ de radiação incidente para gramíneas de clima tropical (LAWLOR, 1995).

Folhas individuais apresentam grande variação em sua capacidade fotossintética, determinada por vários fatores, como quantidade de radiação solar incidente, temperatura, suprimento de água e, principalmente, o estágio de desenvolvimento da folha (ZELICH, 1982; BRAGA *et al.*, 2006). Ao longo do perfil vertical de um dossel, as variações de temperatura e luminosidade e a diferença na idade fisiológica das folhas são grandes, o que lhes confere diferentes potenciais fotossintéticos (LOOMIS & WILLIAMS, 1969).

Pedreira & Pedreira (2007) avaliando a fotossíntese foliar do capim-xaraés concluíram que a taxa fotossintética de folhas individuais reduz quando diminui a frequência de pastejo, comprometendo o potencial fotossintético do dossel e gerando atraso na rebrotação. O manejo mais adequado das plantas forrageiras deve priorizar a otimização do uso da luz pelo dossel, resultando em maiores taxas fotossintéticas. A menor frequência de desfolhação gera competição por luz e reduz os valores de fotossíntese foliar e de dossel.

Folhas completamente expandidas fazem fotossíntese com intensidade máxima e os assimilados por elas formados servem não apenas para sua própria manutenção como para atender às necessidades do meristema apical, do sistema radicular e das folhas em formação. A folha cujo limbo está parcialmente exposto, não transloca assimilados para outras partes do perfilho, usando-os para o seu próprio desenvolvimento (MILTHORPE & DAVIDSON, 1966). Com isso, a idade das folhas remanescentes após a desfolha, e sua relação com a eficiência de absorção de CO₂ na taxa de

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

acúmulo de forragem, assume fundamental importância, como demonstrado por Brown *et al.* (1966).

O nível de eficiência fotossintética das folhas novas depende do ambiente em que elas se desenvolvem. Se a espécie forrageira tem hábito de crescimento prostrado, o desenvolvimento de folhas novas ocorrerá em um ambiente de baixa intensidade luminosa, o mesmo ocorrendo para as folhas de perfilhos que iniciam o crescimento na base de touceiras de espécies com hábito de crescimento cespitoso (CORSI & NASCIMENTO JÚNIOR, 1994). Assim, folhas que se desenvolvem em ambiente de baixa intensidade luminosa apresentam menor eficiência fotossintética que aquelas que se desenvolvem sem sofrer competição por luz.

3.3 Distribuição da Área Foliar no Dossel

Loomis & Williams (1969) relataram que o arranjo espacial (estrutura) do dossel afeta tanto a distribuição da luz como a circulação de ar dentro da população de plantas, afetando os processos de transferência de CO₂ e evapotranspiração. A densidade da área foliar de um dossel forrageiro é determinada primeiramente pela separação vertical das folhas que, por sua vez, é determinada pelo comprimento dos internódios das hastes. Quando a distância vertical entre as folhas vai sendo reduzida, a distribuição da luz no dossel torna-se progressivamente mais irregular reduzindo, assim, a fotossíntese e conseqüentemente a produção de forragem (LUDLOW *et al.*, 1982). As folhas podem estar dispersas no dossel forrageiro ao acaso, de forma regular ou agrupadas (cachos). Quando as folhas distribuem-se de forma regular são capazes de interceptar mais luz que quando aparecem agrupadas, pois o auto-sombreamento reduz bastante a interceptação luminosa (LANTINGA *et al.* 1999).

Quanto mais uniforme e regular for a distribuição da área da folhagem ao longo do perfil vertical do dossel forrageiro, melhor será a taxa de crescimento da cultura. A dispersão da área foliar é afetada por muitos fatores como: 1)

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

hábito de crescimento das plantas (capacidade de ocupação horizontal), 2) filotaxia (inserção das folhas sobre as hastes), 3) tamanho, forma e curvatura das folhas e 4) respostas plásticas às variações em intensidade luminosa, que promovem uma dispersão regulada a partir do perfilhamento, formação das folhas e alongamento de hastes e pecíolos (WARREN WILSON, 1961).

Os padrões de distribuição espacial dos componentes morfológicos no dossel, entre as espécies forrageiras, é semelhante. Todos os componentes morfológicos possuem densidade volumétrica decrescente ao longo do perfil vertical ascendente do dossel, sendo que as folhas ocupam posições superiores, as hastes ocupam posições mais intermediárias e o material morto encontra-se próximo ao solo (HODGSON, 1990).

A área foliar é mais concentrada na porção mediana do dossel, sendo os menores valores verificados nos estratos superior e basal, parecendo um triângulo. A base do triângulo corresponderia aos baixos valores de área foliar verificados nas menores e maiores alturas do dossel forrageiro e sua altura a porção central do perfil vertical do dossel (LANTINGA *et al.* 1999).

A fase reprodutiva acarreta modificação na arquitetura do dossel, pois nessa fase, as hastes alongam, as taxas de acúmulo de forragem aumentam como consequência do alongamento das hastes, o desenvolvimento de novas folhas cessa e o desenvolvimento de novos perfilhos diminuiu (HODGSON, 1990). Assim, para um mesmo valor de IAF, a fotossíntese bruta máxima é maior para plantas em estágio reprodutivo, já que ocorre uma modificação na estrutura do dossel segundo a qual o alongamento de hastes empurra novas folhas para horizontes melhor iluminados (LEMAIRE & CHAPMAN, 1996).

3.4 Ângulo Foliar

O ângulo de inserção foliar é importante, pois afeta a extensão da penetração da radiação solar no dossel.

Monsi & Saeki (1953), descreveram a relação entre a eficiência de absorção diária de luz e o IAF do dossel como sendo:

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

$$E_a = k_1(1 - e^{-k_2 IAF})$$

O coeficiente k_1 é determinado pelas propriedades óticas das folhas, sendo que o valor 0,95 pode ser usado por várias espécies (LACA & LEMAIRE, 2000). O coeficiente k_2 é o coeficiente de extinção luminosa, dependente da estrutura geométrica do dossel forrageiro, podendo ser calculado pela lei de Beer-Lambert ($k_2 = -[\log_e(PAR_i/PAR_0)]/IAF$) assumindo que ao longo de um dossel homogêneo as folhas são distribuídas ao acaso (SHEEHY & COOPER, 1973).

Quando uma determinada área foliar atinge uma área de 1 cm² de uma folha exposta horizontalmente no dossel, e quando essa folha é gradativamente inclinada (aproximando-se da posição vertical), a área iluminada vai sendo progressivamente aumentada e a intensidade luminosa dentro dessa área diminui. Em uma dada inclinação é atingida uma intensidade luminosa que, combinada a uma maior área foliar iluminada determina o coeficiente de extinção luminosa mais adequado para uma melhor eficiência de utilização da luz incidente.

Portanto, a inclinação ótima para utilização eficiente da luz incidente varia com a intensidade da luz incidindo verticalmente sobre a folhagem. Sob luz fraca qualquer distanciamento do ângulo da posição horizontal reduz a assimilação líquida. Já sob luz forte, alterações pequenas nos dois sentidos do ângulo reto podem determinar mudanças na eficiência de utilização que terão grandes efeitos sobre as quantidades de carbono assimiladas.

Andrade *et al.* (2005) encontraram o coeficiente de extinção médio do capim-elefante 'Napier' de 0,37, em condições de adubações nitrogenada e potássica e a irrigação.

Fagundes *et al.* (2001) observaram que em pastagem de *Cynodon* spp. sob lotação contínua, as pastagens mantidas mais altas apresentaram maior IAF, sem, contudo, produzirem mais forragem que as mantidas mais baixas e que a variação nos valores de k sugeriram alterações em arquitetura das plantas e do dossel relacionadas com época do ano, estágio fisiológico das plantas, e cultivar e regime de desfolha.

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A produção forrageira se baseia na transformação de energia solar em compostos orgânicos pela fotossíntese, onde o carbono do dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera é combinado com água e convertido em carboidratos com a utilização da energia solar.

A avaliação da estrutura do dossel e seus efeitos na utilização de luz pelo revaldo e, conseqüentemente, na fotossíntese das folhas e do dossel é uma maneira de garantir o entendimento dos mecanismos que governam o acúmulo de forragem e ao mesmo tempo influenciam a resposta em desempenho dos animais e do sistema como um todo.

Em gramíneas tropicais, as plantas que se desenvolvem em ambiente de baixa intensidade luminosa apresentam menor eficiência fotossintética. A freqüência de pastejo influencia na taxa fotossintética de folhas individuais, reduzindo-a à medida que diminui a freqüência de pastejo, comprometendo o potencial fotossintético do dossel a gerando atraso na rebrotação.

As arquiteturas das plantas e do dossel de gramíneas tropicais sofrem alterações relacionadas com época do ano, estágio fisiológico das plantas, e cultivar e regime de desfolha.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRADE, A. C.; FONSECA, D. M. DA; LOPES, R. DOS S.; NASCIMENTO JÚNIOR, D. DO; CECON, P. R.; QUEIROZ, D. S.; PEREIRA, D. H.; REIS, S. T. Análise de crescimento do Capim-Elefante 'Napier' adubado e irrigado. **Revista Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 29, n. 2, p.415-423, mar./abr., 2005.

BARNES, P.W.; BEYCHLAG, W.; RYEL, R.J.; FLINT S.D. & CALDWELL, M.M. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. III. Influence of canopy structure in mixtures and monocultures of wheat and wild oat. **Oecologia** **82**: 560-566. 1990.

BERNARDES, M. S. Fotossíntese no dossel de plantas cultivadas. IN: CASTRO, P. R. C.; FERREIRA, S. O.; YAMADA, T. Ecofisiologia da produção agrícola. Piracicaba. Associação Brasileira de Potassa e de Fosfato, 1987. p.13-48.

BRAGA, G.J.; PEDREIRA, C.G.S.; HERLING, V.R. *et al.* Sward structure and herbage yield of rotationally stocked pastures of 'Marandu' palisadegrass [*Brachiaria brizantha* (A. Rich.) Stapf] as affected by herbage allowance. **Scientia Agricola**, v.63, n.2, p.121-129, 2006.

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

BROUGHAM, R. L. Interception of light by the foliage of pure mixed stands of pasture plants. *Australian Journal Agricultural Research*, v. 9, p. 39-52, 1957.

BROWN, R. H.; COOPER, R. B.; BLASER, R. E. Effects of leaf age on efficiency. *Crop Science*, v. 6, n.2, p. 206-209. 1966.

BROWN, R.H. Growth of the green plant. In: TESAR, M.B. (Ed.). **Physiological basis of crop growth and development**. Madison: ASA-CSSA, 1984. p.153-174.

CARNEVALLI, R.A.; DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O. *et al.* Herbage production and grazing losses in *Panicum maximum* cv. Mombaça under four grazing managements. **Tropical Grasslands**, v.40, p.165-176, 2006.

CORSI, M.; NASCIMENTO JÚNIOR, D. do. Princípios de Fisiologia e Morfologia de Plantas Forrageiras Aplicados no Manejo das Pastagens. In: Pastagens -Fundamentos da Exploração Racional. FEALQ. p. 15-47, 1994

DA SILVA, S. C.; PEDREIRA, C. G. S. Princípios de ecologia aplicados ao manejo de pastagem. In: FAVORETO, V. ; RODRIGUES, L. R. A.; RODRIGUES, T. J. D.(Eds.). SIMPÓSIO SOBRE ECOSSISTEMA DE PASTAGENS 3. JABOTICABAL, 1997. ANAIS. JABOTICABAL -FCAV(UNESP). FUNEP 1997 p. 1-62.

DA SILVA, S.C.; SBRISSIA, A.F. A planta forrageira no sistema de produção. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 17., 2001, Piracicaba. **Anais....** Piracicaba: Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, 2001. p.71-88.

DUNCAN, W.G. 1971. Leaf angles, leaf area and canopy photosynthesis. **Crop Science 11**: 482-485.

FAGUNDES, J. L.; DA SILVA, S. C. ; PEDREIRA, C. G. S.; CARNEVALLI, R. A.; CARVALHO C. A. B. DE; SBRISSIA, A. F. ; PINTO, L. F. DE M. Índice de área foliar, coeficiente de extinção luminosa e acúmulo de forragem em pastagens de *Cynodon* spp. sob lotação contínua. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. v.36 n.1 Brasília Jan. 2001

GOVINDJEE. Photosystem II heterogeneity: the acceptor side. *Photosynth. Res.*, v.25, p.151-160. 1990.

HAY, R.K.M.; WALKER, A.J. **An introduction to the physiology of crop yield**. Essex: Longman Scientific and Technical, 1989, 292 p.

HAY, R.K.M.; WALKER, A.J. Interception of solar radiation by the crop canopy. In: HAY, R.K.M.; WALKER, A.J. (Eds.) **An introduction to the physiology of crop yield**. New York: Longman Scientific & Technical, 1989. p.8-30.

HODGSON, J. **Grazing management: science into practice**. Essex : Longman Scientific and Technical, 1990. 203 p.

KRAUSE, G.H. WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Biol.*, v.42, p.313-349. 1991.

KYLE, D.J., OHAD, I. The mechanism of inhibition in higher plants and green algae. In: STAEHELIN, L.A., ARNTZEN, C.J. (Eds.). *Encyclopedia of plant physiology*. Berlin, Springer-Verlag, 1987. v.19, p.468-475.

- GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.
- LACA, E. A.; LEMAIRE, G. Measuring sward structure. In: T'MANNETJE, L.; JONES, R. M. Field and laboratory methods for grassland and animal production research. New York: CABI, 2000, p. 103-122.
- LANTINGA, E. A.; NASSIRI, M.; KROPFF, M. J. Modeling and measuring vertical absorption within grass-clover mixture. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 96, p. 71-93. 1999.
- LAWLOR, D.W. Photosynthesis, productivity and environment. **Journal Experimental Botany**, v. 46, p. 1449-1461, 1995.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue flows in grazed plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Eds.) **The ecology and management of grazing systems**. Guilford: CAB International, 1996. p.3-36.
- LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. Productivity and the morphology of crop stands: patterns with leaves. In: EASTIN, J.D.; HASKINS, F.A.; SULLIVAN, C.Y. *et al.* (Eds.). **Physiological aspects of crop yield**. Madison: ASA/CSSA/SSA, 1969. p.27-47.
- LUDLOW, M. M.; STOBBS, T. H.; DAVIS, R. CHARLES-EDWARDS, D. A. Effect of sward structure of two tropical grasses with contrasting canopies on light distribution, net photosynthesis and size of bite harvested by grazing cattle. *Australian Journal of Agricultural Research*, v. 33, p. 187-201, 1982.
- MELLO, A.C.L.; PEDREIRA, C.G.S. Respostas morfológicas do capim-tanzânia (*Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia-1) irrigado à intensidade de desfolha sob lotação rotacionada. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.33, n.2, p.282-289, 2004.
- MILTHORPE, F. L.; DAVIDSON, J. L. Physiological aspects of regrowth in grasses. In: MILTHORPE, F. L.; IVINS (Eds). *The growth of cereals and grasses*. 1966, p. 241-254.
- PEDREIRA, B. C. E; PEDREIRA, C. G. S. Fotossíntese foliar do capim-xaraés [*Brachiaria brizantha* (A. Rich.) Stapf. cv. Xaraés] e modelagem da assimilação potencial de dosséis sob estratégias de pastejo rotativo. *Revista Brasileira de Zootecnia*. v..3, n.4 Viçosa July/Aug. 2007.
- PEDREIRA, B. C. e; PEDREIRA, C. G. S.; DA SILVA, S. C. Acúmulo de forragem durante a rebrotação de capim-xaraés submetido a três estratégias de desfolhação. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v.38 n.4 Viçosa Apr. 2009.
- POWLES, S.B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Annu. Rev. Plant. Physiol.**, v.35, p.15-44. 1984.
- RHODES, I. Relationships between canopy structure and productivity in herbage grasses and its implication for plant breeding. **Herbage Abstracts**, v.43, p.129-133, 1973.
- RHODES, I. The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium* spp.). **Journal of Agricultural Science**, v.37, p.283-292, 1971.
- RODRIGUES, L.R. de A.; RODRIGUES, T. de J. D. Ecofisiologia de Plantas Forrageiras. In: **Ecofisiologia da Produção Agrícola**. p.203-230, 1987.
- RODRIGUES, T. de J. D.; RODRIGUES, L.R. de A.; REIS, R.A. In: **2º Simpósio sobre Ecossistema de Pastagens**. UNESP. p. 17-61, 1993.

GUIMARÃES, A.K.V. e BITENCOURT, L.L. Utilização de luz pelas comunidades de plantas forrageiras nas pastagens, com ênfase nas tropicais. **PUBVET**, Londrina, V.4, N. 3, Ed. 108, Art. 727, 2010.

SACKVILLE-HAMILTON, N.R.; MATTHEW, C.; LEMAIRE, G. In defence of the $-3/2$ boundary rule: a re-evaluation of self thinning concepts and status. **Annals of Botany**, v.76, p.569-577, 1995.

SBRISSIA, A. F.; Da Silva, S. C. Compensação tamanho/densidade populacional de perfilhos em pastos de capim-marandu. **Revista Brasileira de Zootecnia** v.37 n.1 Viçosa Jan. 2008.

SHEEHY, J.E.; COOPER, J.P. Light interception, photosynthetic activity, and crop growth rate in canopies of six temperate forage grasses. **Journal of Applied Ecology**, v.10, p.239-250, 1973.

VERHAGEN, A.M.; WILSON, J.H.; BRITTEN, E.J. Plant production in relation to foliage illumination. **Annals of Botany**, v.27, p.626-640, 1963.

WARREN-WILSON, J. Influence of spatial arrangement of foliage area on light interception and pasture growth. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 8., 1961. **Proceedings ...** Berkshire: Alden Press, 1961. p.275-279.

WATSON, D.J. Comparative physiological studies on growth of field crops. I - Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. **Annals of Botany**, London, v.11, p.41-76, 1947.

ZELITCH, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. **BioScience**, v.32, p.796-802, 1982.