

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA

**IMPORTÂNCIA DO HELIOTROPISMO E DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA
NO DESENVOLVIMENTO DE *Macroptilum lathyroides* (L) Urb.¹**

ARMANDO MARTINS DOS SANTOS
Bacharel em Zootecnia/UFRRJ

Dissertação apresentada como um dos requisitos à obtenção do Grau de
Mestre em Zootecnia
Área de Concentração Fisiologia e Manejo

Porto Alegre (RS), Brasil
Fevereiro de 2004

AGRADECIMENTOS

O CRIADOR – Obrigado DEUS por estar onipresente e por ser o amigo de todas as horas.

A GENÉTICA – Agradeço a toda minha família pela educação e pelo exemplo de dedicação e fé. Em especial a meu pai Antônio “*in memorian*”, minha mãe Maria e a Tia Dina.

O SOLO – Obrigado aos amigos Cassiano, Henrique, Júnior e Rúbia por me receberem tão bem nesta terra até então desconhecida, ajudando-me a dar os primeiros passos nesta nova fase da minha vida.

OS NUTRIENTES – Aos macronutrientes, Professores Luís Mauro Rosa, Lúcia Franke e Carlos Nabinger e aos micronutrientes, não menos importantes, mas em doses mais homeopáticas, Professores Homero Bergamaschi, Renato Medeiros e Paulo Carvalho. Obrigado pela grande ajuda na minha formação como profissional e no desenvolvimento do meu raciocínio crítico.

A ÁGUA – Sem meus amigos e colegas não teria conseguido finalizar meu trabalho. Obrigado pelo carinho e por terem me agüentado! Agradeço em especial ao meu “irmão” Michel e aos amigos Cláudia Fogaça, Claudia Porto, Denis, Elisete, Fernando Gimenez, Gustavo, Homero, Joséli, Kelly, Leandro, Lúcio, Luty e Mirela.

RADIAÇÃO SOLAR – Finalmente agradeço a minha namorada e grande companheira Lili. Obrigado por todo o amor, compreensão, dedicação, carinho, e principalmente paciência que você teve durante esta fase. Saiba que o amor que sinto por você me alimentou diariamente para chegar até o fim.

IMPORTÂNCIA DO HELIOTROPISMO E DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA NO DESENVOLVIMENTO DE *Macroptilum lathyroides* (L) Urb.

Autor: Armando Martins dos Santos

Orientador: Prof. Luís Mauro Gonçalves Rosa

Co-orientadores: Prof^a. Lúcia B. Franke e Prof. Carlos Nabinger

SINOPSE

A água é o principal fator do ambiente limitante para a produção vegetal. Esta pode, também, afetar o heliotropismo, movimentos rápidos e reversíveis das folhas em função da radiação solar. Desta forma, faz-se necessário quantificar os efeitos destes dois fatores no desenvolvimento e produtividade das plantas. Experimentos foram conduzidos em casa de vegetação nas dependências da Faculdade de Agronomia, UFRGS, a fim de quantificar a influência do heliotropismo na orientação foliar, na interceptação da radiação solar pelas folhas nos horários de maior incidência desta, na evolução do teor de clorofila da folha, no desenvolvimento vegetativo/reprodutivo, na dinâmica de florescimento e na produção de sementes de *M. lathyroides*. Para a orientação foliar, observa-se que o folíolo central apresentou uma tendência de orientação em direção ao sol em situações de alta umidade do solo (100% da CC), independente da restrição à movimentação foliar. Os folíolos das plantas submetidas à restrição hídrica (60% da CC) apresentaram maior grau de escape da radiação solar. Foram observados efeitos independentes para a disponibilidade hídrica e para a movimentação foliar tanto para os componentes do desenvolvimento vegetativo/reprodutivo quanto para os componentes do rendimento de sementes ao longo do período experimental. Plantas submetidas a uma alta disponibilidade hídrica ou com folhas livremente orientadas apresentaram maior altura, área foliar, número de ramificações e peso seco total. O maior desenvolvimento favoreceu a emissão de um maior número de inflorescências por planta nestes tratamentos. Este comportamento proporcionou um maior número de flores, legumes verdes e legumes maduros por planta, gerando desta forma uma maior taxa de produção de sementes, sendo esta resposta mais evidenciada ao se avaliar o efeito da disponibilidade hídrica. Apesar do peso individual da semente ter apresentado valores superiores para o tratamento com restrição hídrica, a produção total de sementes foi superior no tratamento com alta disponibilidade hídrica, não se observando efeito significativo para a movimentação foliar.

¹Dissertação de Mestrado em Zootecnia – Plantas Forrageiras, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (92p.), fevereiro de 2004.

THE IMPORTANCE OF HELIOTROPISM AND WATER AVAILABILITY ON THE DEVELOPMENT OF *Macroptilum lathyroides* (L) Urb.¹

Author: Armando Martins dos Santos

Advisor: Prof. Luís Mauro Gonçalves Rosa

Co-advisors: Prof^a. Lúcia B. Franke e Prof. Carlos Nabinger

ABSTRACT

Water is the main factor limiting plant production. It may also affect the heliotropic leaf movements, rapid reversible leaf movements in response to the direct solar beam. Thus, it is necessary to quantify the effects of these two factors to understand plant development and productivity in the field. Experiments were carried out at the Campus of Faculdade de Agronomia, UFRGS, to quantify the influence of heliotropism and water availability on leaf orientation, solar radiation interception at midday, evolution of leaf chlorophyll content, plant vegetative/reproductive development, flowering dynamics, and seed production on *M. lathyroides*. The results show that the leaf orientation of the central leaflet tends towards the sun when under well-watered conditions (100% FC), irrespective of the restriction to the leaves. The leaflets of the water-stressed plants (60% FC) showed a higher degree of avoidance of solar radiation. Both the components of vegetative/reproductive development and yield components showed independent effects of water availability and leaf movements throughout the experiment. Plants under well-watered conditions or freely orienting leaves were higher, had a larger leaf area, higher number of ramifications and higher total dry weight. The greater development favored the setting of a higher number of inflorescences per plant on these treatments. The behavior resulted in a higher number of flowers, green and mature legumes per plant, thus resulting in a high seed production which was the most evident response to water availability. Although individual seed weight was higher on the water stress treatment, total seed production was higher for well-watered plants, with no significant effect of leaf movements.

¹Master of Science dissertation in Forage Science, , Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (92p.), february, 2004.

SUMÁRIO

	Página
1. CAPÍTULO I – INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	3
1.1.1 Caracterização da espécie	3
1.1.2. A água na planta	5
1.1.3. Heliotropismo: um mecanismo de resposta da planta ao estresse imposto pelo ambiente.....	11
2. CAPÍTULO II - INFLUÊNCIA DA ORIENTAÇÃO FOLIAR E DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA NA INTERCEPÇÃO DA RADIAÇÃO SOLAR E NA EVOLUÇÃO DO TEOR DE CLOROFILA DA FOLHA EM <i>Macroptilum lathyroides</i> (L.) Urban.....	22
2.1. Resumo	22
2.2. Introdução	23
2.3. Material e métodos	26
2.4. Resultados e discussão	31
2.5. Conclusões	40
3. CAPÍTULO III - EFEITO DO HELIOTROPISMO E DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA NO CRESCIMENTO, DINÂMICA DE FLORESCIMENTO E PRODUÇÃO DE SEMENTES EM <i>Macroptilum lathyroides</i> (L.) Urban.....	41
3.1. Resumo	41
3.2. Introdução	42
3.3. Material e métodos	44
3.4. Resultados e discussão	49
3.5. Conclusões	71
4. CAPÍTULO IV – CONCLUSÕES GERAIS.....	72
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	74
6. APÊNDICES.....	82

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Dispersão circular dos azimutes do folíolo central, em <i>M. lathyroides</i> em cinco datas e dois estratos da planta (superior e inferior). Triângulos cheios representam folhas heliotrópicas e triângulos invertidos vazados representam folhas restritas, a 100% da capacidade de campo (CC) na primeira e terceira colunas e a 60% CC nas segunda e quarta colunas. Datas com * ou ** indicam uma orientação média significativa em direção ao sol (R test) para folhas heliotrópicas e para folhas heliotrópicas e restritas, respectivamente. Porto Alegre - RS, 2003.....	31
2. Dispersão circular dos azimutes dos folíolos laterais, em <i>M. lathyroides</i> , em cinco datas e dois estratos da planta (superior e inferior). Triângulos cheios representam folhas heliotrópicas e triângulos invertidos vazados representam folhas restritas, a 100% da capacidade de campo (CC) na primeira e terceira colunas e a 60% CC nas segunda e quarta colunas. Datas com * ou ** indicam uma orientação média significativa em direção ao sol (R test) para folhas heliotrópicas e para folhas heliotrópicas e restritas, respectivamente. Porto Alegre - RS, 2003.....	34
3. Cosseno de incidência dos folíolos centrais de folhas heliotrópicas nos estratos superior e inferior de plantas de <i>M. lathyroides</i> submetidas a 100% CC e 60% CC. As datas 1, 2, 3, 4 e 5 representam os dias 14/03, 17/03, 27/03, 28/03 e 07/04, respectivamente. Porto Alegre - RS, 2003.....	35
4. Evolução do teor médio de clorofila ao longo de 60 dias após o surgimento dos folíolos (DASF) de <i>M. lathyroides</i> submetido à combinação de dois níveis hídricos (100% (A) e 60% (S) da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas (L) e com movimentação restrita (H)). Porto Alegre-RS, 2003.....	38
5. Altura média de plantas de <i>M. lathyroides</i> 58 dias após o início do florescimento, cultivadas em vasos, em condições de casa de vegetação e submetidas a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B). Porto Alegre, RS – 2003.....	50

	Página
6. Área foliar total de plantas de <i>M. lathyroides</i> 58 DAF, cultivadas em vasos, em condições de casa de vegetação e submetidas a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B). Porto Alegre, RS – 2003.....	53
7. Peso seco total de plantas de <i>M. lathyroides</i> 58 DAF, cultivadas em vasos, em condições de casa de vegetação e submetidas a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC). Porto Alegre, RS – 2003.....	54
8. Período médio do início do florescimento (PMIF) de plantas de <i>M. lathyroides</i> cultivadas em casa de vegetação e submetidas à combinação de dois níveis hídricos (100% (A) e 60% (S) da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas (L) e restritas (H)). Porto Alegre, RS – 2003.....	55
9. Período médio do início do florescimento (PMIF) de plantas de <i>M. lathyroides</i> cultivadas em casa de vegetação e submetidas a dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas). Porto Alegre – RS, 2002.....	55
10. Evolução do número total de inflorescências por planta (NTI/P) de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido à combinação de dois níveis hídricos (100% (A) e 60% (S) da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas (L) e restritas (H)), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre, RS – 2003.....	57
11. Evolução do número total de flores por planta (NTF/P) de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.....	60
12. Evolução do número total de flores por inflorescência (NTF/I) de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.....	61

	Página
13. Evolução do número total de legumes verdes por planta (NTLV/P) de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.....	62
14. Evolução do número total de legumes maduros por planta (NTLM/P) de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.....	64
15. Evolução do número total de sementes por planta (NTS/P) de <i>M. lathyroides</i> cultivados em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.....	65
16. Evolução do peso individual de sementes (PIS), em mg, de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.....	67
17. Evolução da taxa de produção de sementes por planta (TPS/P), em gramas, de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido à combinação de dois níveis hídricos (100% (A) e 60% (S) da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas (L) e restritas (H)), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre, RS – 2003.....	68
18. Produção total de sementes por planta em gramas (PTS/P) de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC). Porto Alegre - RS, 2003.....	70

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
1. Número de ramificações de plantas de <i>M. lathyroides</i> aos 58 DAF, cultivadas em vasos, em condições de casa de vegetação e submetidas a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas). Porto Alegre, RS – 2003.....	51

RELAÇÃO DE APÊNDICES

	Página
1. Teste de R de Rayleigh para a distribuição azimutal em cinco avaliações durante o período vegetativo para o folíolo central de <i>M. lathyroides</i> submetido a dois níveis hídricos, dois níveis de movimentação foliar e dois estratos da planta (R tabelado para o folíolo central (5 repetições, 5%) = 4,146). Porto Alegre – RS, 2003	81
2. Teste de R de Rayleigh para a distribuição azimutal em cinco avaliações durante o período vegetativo para os folíolos laterais de <i>M. lathyroides</i> submetido a dois níveis hídricos, dois níveis de movimentação foliar e dois estratos da planta (R tabelado para os folíolos laterais (10 repetições, 5%) = 5,403). Porto Alegre – RS, 2003.....	82
3. Análise de variância para o cosseno de incidência em cinco avaliações durante o estágio vegetativo de folhas de <i>M. lathyroides</i> submetido a dois níveis hídricos e dois estratos da planta. Porto Alegre – RS, 2003.....	83
4. Análise de variância para medidas repetidas no tempo teor de clorofila na folha de <i>Macroptilium lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	84
5. Análise de variância da altura de plantas de <i>M. lathyroides</i> 58 dias após o início do florescimento, cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	85
6. Análise de variância do número total de ramificações de <i>M. lathyroides</i> 58 dias após o início do florescimento, cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	85
7. Análise de variância da área foliar total de plantas de <i>M. lathyroides</i> 58 dias após o início do florescimento, cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	85

	Página
8. Análise de variância do peso seco total da parte aérea de <i>M. lathyroides</i> 58 dias após o início do florescimento, cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	86
9. Análise de variância do período médio do início do florescimento de <i>Macroptilium lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	86
10. Análise de variância do período médio do início do florescimento de <i>Macroptilium lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis de movimentação foliar (EXPERIMENTO PILOTO). Porto Alegre, 2002.....	86
11. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de inflorescências por planta de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	87
12. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de flores por planta de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	87
13. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de legumes verdes por planta de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	87
14. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de legumes maduros por planta de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	88
15. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de sementes por legume de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	88
16. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de sementes por planta de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	88

	Página
17. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do peso individual de sementes por planta de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	89
18. Análise de variância para medidas repetidas no tempo da taxa de produção de sementes por planta de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	89
19. Análise de variância fatorial da produção total de sementes por planta de <i>M. lathyroides</i> cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.....	89
20. Tabela das equações de regressão, com seus respectivos coeficientes de determinação para as variáveis: teor de clorofila, NTI/P, NTF/P, NTF/I, NTLV/P, NTLM/P, NTS/P, PIS e PDS/P.....	90

RELAÇÃO DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

- PMIF - Período médio do início do florescimento
- NI - Número de inflorescência por planta
- NFI - Número de flores por inflorescência
- NF - Número de flores por planta
- NLV - Número de legumes verdes por planta
- NLM - Número de legumes maduros por planta
- NSL - Número de sementes por legume
- NS - Número de sementes por planta
- PMIS - Peso médio individual das sementes
- TPS - Taxa de produção de sementes
- PTS - Produção total de sementes
- AF - Área foliar
- PST - Peso seco total
- NR - Número de ramificações por planta
- $\text{COS}(i)$ - Cosseno de incidência
- β = ângulo foliar a partir da horizontal
- Z = ângulo zenital solar
- α_s = azimute solar
- α_1 = azimute foliar

CAPÍTULO I

1. INTRODUÇÃO

A estacionalidade produtiva dos rebanhos brasileiros é função da baixa precipitação pluviométrica nas regiões Sudeste, Centro-Oeste, Nordeste e Norte, e das baixas temperaturas na região Sul, durante o período de outono-inverno. O uso de leguminosas forrageiras tropicais mais adaptadas à seca nas áreas com baixa precipitação pode ser uma ótima alternativa para minimizar este problema (ROCHA, 1991). A utilização destas espécies proporcionaria uma melhora no valor nutritivo das pastagens e no ganho animal (ROCHA, 1991), além de incrementar o teor de nitrogênio do solo via fixação simbiótica (LEDEZMA, 2000).

Macroptilium lathyroides (L.) Urb., uma leguminosa anual ou bienal, originária da América do Sul, boa produtora de matéria seca, pouco exigente em fertilidade (SKERMAN *et al.*, 1988), que pode se regenerar pelo banco de sementes do solo (FEREIRA *et al.*, 2001), e tolera precipitações tão baixas quanto 475 mm anuais, parece ser uma espécie com excelentes características para ser utilizada em áreas com má distribuição pluviométrica.

Além destes atributos, *M. lathyroides* apresenta heliotropismo, um mecanismo adaptativo de resposta ao estresse ambiental (FORSETH &

EHLERINGER, 1980). O heliotropismo envolve movimentos foliares rápidos e reversíveis em resposta à direção de incidência dos raios solares (FORSETH, 1990). Estes movimentos apresentam um contínuo entre dois extremos, classificados por DARWIN (1881) como diaheliotropismo (movimento no qual a lâmina foliar é mantida perpendicular à direção da radiação solar) e paraheliotropismo (movimento no qual a lâmina foliar é mantida paralela à direção da radiação solar).

A função primária destes movimentos é regular a radiação direta incidente nas folhas, embora também afete muitos aspectos da interação planta-ambiente, incluindo o balanço de energia da folha, temperatura foliar, perda d'água por transpiração, ganho de carbono fotossintético, eficiência do uso da água (EUA), fotoinibição e o retorno em carbono dos investimentos de nitrogênio no processo de fotossíntese (FORSETH, 1990).

Ao regular todos estes fatores, estas plantas podem se tornar mais eficientes na fixação de carbono em relação a espécies com folhas estacionárias, afetando desta forma o crescimento vegetativo e, principalmente, o desenvolvimento reprodutivo.

CHIARELLO & GULMON (1991) citaram que os órgãos reprodutivos são formados por recursos recentemente adquiridos e por recursos previamente estocados durante o período vegetativo. Portanto, qualquer estresse ambiental que afete a fase vegetativa afetará também por consequência a fase reprodutiva. Apesar desta relação entre o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, sabe-se que este último é freqüentemente mais sensível ao estresse que o primeiro. Esta sensibilidade

surge a partir da fragilidade do desenvolvimento reprodutivo e da freqüente dependência de vetores polinizadores externos (BAZZAZ & ACKERLY, 1992).

A hipótese de trabalho deste estudo é:

- A disponibilidade hídrica e o heliotropismo afetam o acúmulo de reservas em *M. lathyroides*, causando alterações na produção de matéria seca da parte aérea e de sementes.

Com a finalidade de testar a referida hipótese, foram estabelecidos os seguintes objetivos específicos:

- Determinar o grau de orientação e a interceptação da radiação solar direta nos horários de maior incidência desta, em *M. lathyroides*.

- Comparar a duração de vida da folha com sua respectiva variação no teor de clorofila em função da movimentação foliar e da disponibilidade hídrica, em *M. lathyroides*.

- Comparar o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo em função da movimentação foliar e da disponibilidade hídrica, em *M. lathyroides*.

- Determinar a dinâmica de florescimento e a produção de sementes em função da movimentação foliar e da disponibilidade hídrica em *M. lathyroides*.

1.1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.1.1. Caracterização da espécie

M. lathyroides (L.) Urb., também conhecida como feijão dos arrozais, é uma leguminosa originária da parte tropical da América do Sul, sendo introduzida na Índia tropical e subtropical, Austrália, África e Sudeste da

América do Norte. É uma planta de caules eretos, com altura de 0,60 a 0,80 m, podendo adquirir o hábito trepador e alcançar 1,50 m de altura (BOGDAN, 1977). Pertence a subfamília *Faboideae*, do gênero *Macroptilium* segregado de *Phaseolus*, englobando vinte espécies da América tropical e subtropical (ALLEN & VALLS, 1987). Possui folhas pecioladas, apresentando três folíolos ovalados, agudos ou obtusos na base, de 2 a 6 cm de comprimento e 1 a 2 cm de largura. As flores são vermelho-violáceas ou azul-violeta escuro, dispostas em ráceros de 10 a 30cm. O fruto é uma vagem estreita, sub-cilíndrica, reta ou ligeiramente curvada, glabra, de 7 a 12 cm de comprimento com mais ou menos 20 sementes, estampadas em cor cinza-marrom claro/escuro (SKERMAN *et al.*, 1988).

É uma leguminosa pouco exigente em fertilidade, vegetando em locais mal drenados e com pH baixo (FERREIRA, 2001) e adaptada à precipitação anual de 475 a 1800 mm ou mais. A espécie possui crescimento de verão, mas retém bem suas folhas no inverno e se diferencia bastante do sirato (*M. atropurpureum* (M.) Urb.) por apresentar os caules eretos e ramos semilenhosos (SKERMAN *et al.*, 1988). Segundo WHITEMAN (1968), a faixa de temperatura ótima de crescimento da espécie foi de 25 a 30 °C, sendo susceptível a temperaturas abaixo de 15 °C. É uma planta anual ou bienal, autógama, fotoperiodicamente neutra e que não tolera pastejo intenso (SKERMAN *et al.*, 1988).

Apresenta hábito de crescimento indeterminado e com grande deiscência de vagens maduras. Isto dificulta muito a determinação do momento mais apropriado para o início da colheita de sementes, que deve fundamentar-

se em conhecimentos sobre a dinâmica do processo de maturação de sementes individuais e sobre a dinâmica da população de inflorescências (SOUZA, 1981).

Nas regiões tropicais, o rendimento de sementes de *M. lathyroides* situa-se em torno de 200 a 250 Kg/ha (SKERMAN *et al.*, 1988). LEDEZMA (2000) trabalhando com a espécie em Pelotas – RS, observou que a produção de sementes atingiu o máximo aos 15 dias após o aparecimento das primeiras vagens maduras ou 30 dias após o início do florescimento da cultura, com a soma térmica de 654°C. O autor obteve um rendimento de sementes em torno de 180 Kg/ha.

1.1.2. A água na planta

Importância

A água é a mais comum e a mais importante substância da superfície terrestre. Ela é essencial para a existência da vida, e os tipos de vegetação presentes nas várias partes da terra dependem mais da disponibilidade de água do que de qualquer outro fator ambiental isolado.

A principal importância ecológica da água é ditar o padrão local da vegetação, através da relação precipitação/transpiração. Além disso, quase todos os processos fisiológicos das plantas são, direta ou indiretamente, afetados pelo suprimento hídrico (KRAMER & BOYER, 1995). A sua importância ecológica é resultado da sua importância fisiológica, e esta é decorrente das funções que ela desempenha na planta, como:

- Ser o principal constituinte dos órgãos vegetais (sendo fundamental até para a manutenção da vida das sementes, apesar destas apresentarem níveis de água tão baixos quanto 5% em sua composição).
- Ser considerada solvente universal e estar presente de forma contínua na planta. Isto permite que ela seja o principal meio de transporte de gases, minerais e solutos nos vegetais.
- Ser o reagente em importantes processos metabólicos, como na fotossíntese, onde atua como fonte de prótons (H^+) para a redução de CO_2 a carboidrato ou na hidrólise do amido.
- Atuar na manutenção da turgescência, um importante processo para a alongação celular, para a manutenção da forma de plantas herbáceas e para a regulação da movimentação foliar e estomática.
- Atuar na regulação térmica dos tecidos. Os altos valores de calor específico e calor latente de vaporização da água permitem alta absorção da radiação e dissipação de energia, contribuindo para a regulação térmica dos tecidos.

Em resumo, a redução do conteúdo de água da planta é acompanhada pela perda de turgor e murchamento, cessando desta forma a alongação celular, fechando os estômatos, reduzindo a fotossíntese, e interferindo em vários processos metabólicos basais (ANGELOCCI, 2002).

O estresse hídrico

As plantas estão sujeitas a uma variedade de estresses ambientais, incluindo temperaturas anormais, condições químicas e físicas do solo

desfavoráveis, várias doenças e pragas. No entanto, em uma ampla escala, a deficiência hídrica reduz o crescimento e a produção vegetal mais do que qualquer outra fonte de estresse combinada (KRAMER, 1985).

Em termos simples, a deficiência hídrica se desenvolve em situações onde a perda d'água por transpiração excede a absorção. Esta varia em intensidade, desde pequenos decréscimos transientes no potencial hídrico devido à elevada demanda evaporativa ao meio-dia, até a murcha permanente e morte por desidratação causada pelo secamento do solo (BEGG, 1981).

O déficit de curto prazo ocorre geralmente em dias quentes e nos horários de maior incidência de radiação solar direta. Isto pode ser explicado pela existência de uma considerável resistência ao fluxo de água do solo para o xilema radicular, e pela existência de um considerável volume de água prontamente disponível nos parênquimas das folhas e das hastes. Quando a taxa transpiratória aumenta, ocorre uma redução do potencial da água nas células de onde a água evaporou. Esta redução de potencial é a força motriz para o início do fluxo de água, que no início retira a água das células parenquimáticas com alto potencial hídrico, e baixa resistência à perda de água reduzindo desta forma o turgor (KRAMER & BOYER, 1995). Já o déficit de longo prazo é relacionado com a redução da disponibilidade de água do solo (SLATYER, 1967).

Efeitos fisiológicos

Vários são os efeitos proporcionados pelo déficit hídrico, dentre eles destacam-se principalmente:

- A redução da fotossíntese, gerada pela redução da área foliar, pelo fechamento estomático e pelo decréscimo na eficiência da fixação de carbono (JONES, 1992). MOONEY (1977) citou que o efeito no processo de fixação de CO₂ (limitação não estomática) é mais limitante que a própria limitação estomática em situações de escassez hídrica.

- O metabolismo de carboidratos é outro fator bastante afetado pelo estresse hídrico. Este promove uma redução no conteúdo de amido (reservas), resultado do aumento da concentração de amilase, que aumenta desta forma a concentração de açúcares na planta. A redução da síntese protéica e o aumento de aminoácidos livres (principalmente prolina, glicina-betaína e di e poli-aminas), são também respostas observadas em plantas submetidas à baixa disponibilidade hídrica (PASSIOURA *et al.*, 1993; KRAMER, 1985). Além disso, o déficit hídrico altera a partição de fotossintatos da planta (SINCLAIR *et al.*, 1981), diminuindo a relação parte aérea-raiz devido à redução da área foliar e do aumento do crescimento radicular (visando uma maior exploração do solo), ou da maior redução do crescimento da parte aérea em relação ao crescimento da raiz. O custo desta mudança fisiológica traz custos qualitativos e quantitativos para a produção vegetal.

A produção vegetal e o déficit hídrico

Os efeitos mais gerais do déficit hídrico são reduções na altura, na área foliar e na produção das culturas. No entanto, a extensão dos danos causados pelo estresse hídrico depende consideravelmente do estágio de desenvolvimento e da duração do ciclo da cultura. Para plantas anuais, um

período de escassez hídrica pode ser muito mais crítico do que para plantas perenes, haja vista que o tempo de recuperação para as primeiras é muito menor. Com relação ao ciclo de vida da planta, podemos dividi-lo em três estágios para avaliarmos os efeitos do déficit hídrico (KRAMER & BOYER, 1995):

1) Germinação e estabelecimento da plântula – Muitas sementes são tolerantes a desidratação, porém, após o aparecimento dos primórdios radiculares e foliares estas se tornam muito vulneráveis a qualquer tipo de estresse, já que estes tecidos são muito mais suscetíveis a danos por desidratação. BERG *et al.* (1990) constataram esta vulnerabilidade ao submeterem plântulas de soja a estresse hídrico.

2) Estágio vegetativo – O crescimento e a expansão foliar são severamente inibidos pelo déficit hídrico moderado. A divisão, a alongação e a diferenciação celular são muito afetadas, mas não necessariamente na mesma extensão (BARLOW *et al.*, 1980). O efeito mais comum observado é a redução na altura e na produção vegetal. Este efeito é reflexo principalmente da menor área foliar (que é afetada por uma menor divisão e alongação celular), da menor taxa de surgimento de folhas novas e da maior taxa de senescência (HSIAO, 1973; TURNER & BEGGER, 1978). Além disso, plantas submetidas ao estresse hídrico freqüentemente aumentam seu peso específico. Este aumento vem acompanhado de um aumento na cutícula e no depósito de cera para algumas espécies. Outras espécies aumentam a quantidade de pêlos para reduzirem a perda de água em situações adversas (EHLERINGER, 1980).

3) Estágio Reprodutivo – A deficiência hídrica pode afetar todos os estágios da reprodução, afetando desde a diferenciação celular até o enchimento e maturação das sementes. Em *Macroptilium atropurpurem*, um déficit hídrico moderado seguido por uma reidratação estimula o florescimento em relação a plantas não estressadas (KOWITHAYAKORN & HUMPHREYS, 1987). Esta escala de efeitos do estresse hídrico no florescimento serve para ilustrar que este deve ser definido relativamente às condições ótimas para uma determinada espécie ou genótipo. Uma vez iniciado o desenvolvimento reprodutivo, a deficiência hídrica pode interromper muitos dos eventos fenológicos necessários para uma máxima produção de sementes. A deficiência hídrica pode prejudicar a alongação da inflorescência e a formação de flores. Esta pode causar ainda abortamento floral e redução do número e tamanho das sementes produzidas (FISHER, 1973). Em milho, a deficiência hídrica pode causar o abortamento do saco embrionário nas flores femininas e a esterilização das flores masculinas (MOSS & DOWNEY, 1971).

Quando o estresse é menos severo ou ocorre fora do período de maior sensibilidade, este geralmente é mediado através da mobilização de reservas e afeta apenas o crescimento vegetal (CHIARELLO & GULMON, 1991). Em plantas de crescimento indeterminado existe uma estreita relação entre os crescimentos vegetativo e reprodutivo. Esta relação, para as respostas ao estresse é inerente mesmo em modelos de crescimento vegetal simples, que consideram a planta toda como um módulo. Durante o crescimento vegetativo, a acumulação de biomassa é aproximadamente exponencial. No início do estágio reprodutivo, a porção vegetativa se mantém, e novas acumulações de

biomassa em estruturas reprodutivas são formadas. Isto leva a um aumento linear da taxa de crescimento reprodutivo, influenciada por dois fatores: o grau de recursos alocados na fase vegetativa e a disponibilidade de recursos durante a fase reprodutiva. De acordo com este modelo, a biomassa reprodutiva final é proporcional a estes dois fatores somados a um terceiro: a duração da fase reprodutiva. Estes termos são considerados os componentes fisiológicos mais importantes na produção de biomassa reprodutiva (CHIARELLO & GULMON, 1991).

Decréscimos na produção absoluta de biomassa reprodutiva em plantas sujeitas a deficiência hídrica podem ser acompanhados e/ou causados por mudanças na quantidade relativa de biomassa das estruturas reprodutivas, ou pela partição de assimilados nesta fase. Para sementes de plantas cultivadas, o índice de colheita (relação da produção econômica com o nível de biomassa na colheita) exclui as raízes, mas por outro lado é comparável ao conceito ecológico de esforço reprodutivo. Os componentes do rendimento que determinam a produção absoluta de biomassa reprodutiva também determinam sua distribuição nas estruturas reprodutivas (BAZZAZ & ACKERLY, 1995).

1.1.3 Heliotropismo: um mecanismo de resposta da planta ao estresse imposto pelo ambiente

A movimentação foliar

Os movimentos foliares heliotrópicos são respostas ativas à direção da radiação solar direta e podem ser classificados entre dois extremos: diaheliotropismo e paraheliotropismo. No primeiro, a lâmina foliar permanece

perpendicular aos raios solares, enquanto que no outro esta se orienta paralelamente aos raios solares diretos (EHLERINGER & FORSETH, 1980).

A regulação da intercepção da radiação solar direta na lâmina foliar pelo heliotropismo pode ser dividida em três diferentes componentes: a magnitude do pico de radiação diário, a duração diária do pico de radiação e a radiação total diária.

De acordo com FORSETH (1990), os dois primeiros componentes determinarão o grau de exposição das folhas à demanda evaporativa atmosférica, o padrão de uso da água foliar, o potencial para incidência luminosa e aumento da temperatura associada a danos no aparato fotossintético. Já a radiação total diária possui grande influência na assimilação diária de carbono.

O diaheliotropismo é a resposta fisiológica que maximiza a absorção de radiação solar, especialmente no início da manhã e no final da tarde, quando a luz é oblíqua e a demanda evaporativa é menor. A presença do diaheliotropismo eleva a taxa fotossintética, aumentando a fixação de carbono comparado às plantas com folhas estacionárias. Este ganho depende da absorção de fótons fotossinteticamente ativos (FFA), e da capacidade fisiológica da folha para utilizar estes fótons na fixação do carbono (JONES, 1992).

No paraheliotropismo temos uma resposta de escape da radiação solar direta, minimizando desta forma as perdas de água em horários de alta irradiância (FORSETH, 1990). A intensidade da resposta aumenta em plantas sob estresse hídrico comparadas com plantas mantidas sob irrigação, e

também em dias claros e quentes com alta demanda evaporativa comparados a dias frescos com baixa demanda evaporativa (ROSA *et al*, 1991).

Muitas plantas combinam os movimentos paraheliotrópicos e diaheliotrópicos ao longo do dia visando balancear a absorção de radiação fotossinteticamente ativa e a perda de água por transpiração (FORSETH & EHLERINGER, 1980; PRICHARD & FORSETH, 1988; ROSA & FORSETH, 1995).

O grau de orientação foliar pode ser medido através do cosseno de incidência ($\text{Cos } (I)$). Este representa o cosseno do ângulo entre uma normal dos raios solares diretos e a lâmina foliar, e mede a proporção de raios solares diretos que atingem a folha, variando de zero a um. Assim sendo, $\text{Cos } (I)$ igual a um representaria uma folha na qual a superfície adaxial estaria perpendicular à direção da radiação solar direta, enquanto um valor zero representaria uma folha com a superfície adaxial paralela aos raios solares diretos. Os valores compreendidos entre zero e um representam orientações intermediárias.

Embora a função primária dos movimentos foliares seja regular a radiação direta incidente nas folhas, estes também afetam muitos aspectos da interação planta-ambiente, incluindo o balanço de energia da folha, temperatura foliar, perda d'água por transpiração, ganho de carbono fotossintético, eficiência do uso da água (EUA) e o retorno de carbono em investimentos de nitrogênio (FORSETH, 1990).

Balanço de energia da folha: resposta heliotrópica à radiação direta, temperatura foliar e a perda d'água por transpiração

O balanço de energia da folha pode ser representado pela expressão (GATES, 1980):

$$S + IV_{in} = IV_{out} + C + G + LE + M \quad (\text{eq. 1})$$

Sendo:

S = radiação solar absorvida pela folha

IV_{in} = radiação infravermelha absorvida pela folha

IV_{out} = radiação infravermelha emitida pela folha

C = troca de calor por convecção

G = troca de calor por condução

LE = troca de calor latente

M = energia usada no metabolismo

Os movimentos heliotrópicos alteram o balanço energético da folha pela regulação dos feixes de luz diretos, que compõem a radiação solar absorvida pela folha. Em dias claros, este componente é muito maior que os componentes das radiações difusa e refletida. O paraheliotropismo nestas situações pode reduzir a entrada de energia da folha em até 20-30 %. Isto promoverá uma redução de fatores como: radiação infravermelha emitida pelas folhas, perda de calor por convecção e troca de calor latente, que afetam diretamente a temperatura foliar e a perda de água por transpiração. Assim como o estômato fecha em resposta ao decréscimo no conteúdo de água do solo ou da planta, a troca de calor latente através da perda de água por

transpiração é reduzida, podendo gerar aumento da temperatura foliar. O paraheliotropismo é capaz de compensar parcialmente esta redução de troca de calor latente pela redução da quantidade de radiação solar incidente na folha (FORSETH, 1990).

Dependendo do padrão específico do movimento, tamanho da folha, disponibilidade de água e condições microclimáticas, os movimentos foliares heliotrópicos são capazes de gerar diferenças de temperatura entre folhas estacionárias e orientadas da ordem de 1 a 10 °C (FORSETH & EHLERINGER, 1980; FORSETH & TERAMURA, 1986; PRICHARD & FORSETH, 1988; BERG & HEUCHELIN, 1990).

Heliotropismo e a água

Concomitante com os efeitos do paraheliotropismo na temperatura foliar estão os efeitos na quantidade de água perdida através da transpiração. A força motriz para a transpiração estomática é o gradiente de concentração de vapor d'água entre folha e ar, sendo este gradiente dependente da temperatura foliar. Com isso, para uma determinada condutância estomática, concomitante com um aumento da temperatura foliar, obtem-se um incremento na transpiração e no gradiente de concentração de vapor folha-ar (FU & EHLERINGER, 1992).

A importância ecológica do heliotropismo em ambientes com recursos hídricos limitados é enfatizada pela ampla ocorrência de heliotropismo em floras de clima árido, com alta intensidade luminosa, e por numerosas

observações de espécies heliotrópicas exibindo aumento de movimentos paraheliotrópicos em resposta ao estresse hídrico (FORSETH, 1990).

Os movimentos paraheliotrópicos foram freqüentemente associados com plantas em estresse hídrico (BEGG e TORSELL, 1974; SHACKEL e HALL, 1979; FORSETH e EHLERINGER, 1980; OOSTERHUIS et al, 1985; REED e TRAVIS, 1987), sendo observada uma relação consistente entre o potencial hídrico da folha e o cosseno de incidência das folhas. FORSETH e ELHERINGER (1980) demonstraram que o cosseno de incidência entre a normal da lâmina foliar e os raios solares diretos diminuiu linearmente em plantas de *Lupinus arizonicus* à medida que o solo secou. O trabalho de BEGG e TORSELLI (1974) mostrou que decréscimos no conteúdo relativo de água das folhas de *Stylosanthes humilis* causados pelo alto déficit de pressão de vapor ao meio-dia, levaram à redução do cosseno de incidência.

BERG & HEUCHELIN (1990) associaram a redução do potencial hídrico com a temperatura foliar, a condutância estomática e o ângulo entre as folhas unifolioladas em plântulas de soja. Os autores observaram que à medida que aumenta a disponibilidade hídrica, tem-se uma redução da temperatura foliar graças a um aumento da condutância estomática. Já o aumento da angulação foliar (folíolos mais horizontais), proporcionou uma elevação da quantidade de radiação solar direta absorvida, potencializando o incremento da temperatura foliar. O padrão observado no trabalho de BERG & HEUCHELIN (1990) pode ser comprovado através da pesquisa de FORSETH & TERAMURA (1986), onde ao avaliarem a temperatura foliar e a transpiração em Kudzu (*Pueraria lobata*) submetidos a diferentes níveis de condutância estomática

(alta e baixa) e ângulo foliar (0° e 75°) observaram que o principal fator de controle da temperatura foliar e da transpiração é o mecanismo estomático, sendo que o ângulo foliar também contribui para estas reduções, porém em menor escala.

Com relação à eficiência do uso da água (EUA), plantas heliotrópicas mantidas sob condições de baixa disponibilidade hídrica mantiveram oblíquos os ângulos entre suas lâminas foliares e os raios solares diretos, minimizando a interceptação de radiação solar. O paraheliotropismo, através da redução dos níveis de radiação próximos aos de fotossaturação aumentaria a EUA ao meio-dia ao compararmos com folhas orientadas horizontalmente (FORSETH, 1990).

Mecanismo da movimentação foliar: um breve paralelo com o movimento estomático

A movimentação foliar é regida por mudanças no turgor de células especializadas (células motoras) situadas em lados opostos do pulvino (complexa estrutura localizada na base dos folíolos) nas Fabaceae e Faboideae, e nas nervuras principais das folhas em Malvaceae (SATTER, 1990).

Estruturas semelhantes podem ser encontradas entre os movimentos foliar e estomático. As mudanças de turgor são ativadas através de um fotorreceptor sensível a luz azul; mudanças no turgor são controladas por movimentos osmoticamente ativos de solutos, especialmente K^+ , balanceado pelo co-transporte de Cl^- e outros ânions orgânicos e inorgânicos

(GORTON, 1990; FORSETH, 1990). Os movimentos foliar e estomático são respostas rápidas e completamente reversíveis, que geram impactos diretos no ganho de carbono fotossintético e perda de água por transpiração. A resposta destes dois movimentos a condições de alta radiação, alta temperatura e deficiência hídrica são complementares para a troca de gases e uso de recursos pela planta (BERG & HEUCHELIN, 1990; FORSETH, 1990).

Heliotropismo: apenas um mecanismo de redução do estresse ambiental ou um co-fator na produção vegetal?

Apesar de vários aspectos terem sido abordados anteriormente sobre os efeitos fisiológicos do heliotropismo, pouca coisa se sabe sobre seus efeitos diretos na produção vegetal. O objetivo desta sessão é tentar agrupar estas respostas fisiológicas para chegar a algumas considerações sob o ponto de vista produtivo.

Primeiramente, observa-se que espécies heliotrópicas regulam a radiação direta incidente na folha ao longo de todo o dia, aumentando a interceptação desta nos horários de baixa inclinação solar (início da manhã e final da tarde) e reduzindo ao meio-dia. À primeira vista pode parecer que a redução da captação ao meio-dia prejudicaria a fotossíntese, já que este é o horário de maior incidência de radiação solar direta. No entanto, estas situações freqüentemente vêm acompanhadas de déficit hídrico transiente, causado pela transpiração excessiva em relação à absorção radicular (PRICHARD & FORSETH, 1988). Esta perda de água reduz a condutância estomática via transpiração peristomática prejudicando desta forma a fixação

de carbono e a regulação térmica da folha (FORSETH, 1990). Adicionalmente, a alta irradiância nestes horários pode causar fotoinibição, gerando danos ao aparato fotossintético (mais especificamente aos fotossistemas) (LUDLOW & BJORKMAN, 1987). Folhas heliotrópicas, ao reduzirem a captação de radiação ao meio-dia, permitem que os estômatos permaneçam mais abertos, aumentando a fixação de carbono, mantendo a taxa de transpiração constante e reduzindo a probabilidade de danos causados pelos excessos de radiação e temperatura (LUDLOW & BJORKMAN, 1987; FORSETH, 1990; FU & EHLERINGER, 1991).

Além disso, a movimentação foliar permite uma maior fixação de carbono em horários mais favoráveis (baixa demanda evaporativa) (PRICHARD & FORSETH, 1988). Com base neste aspecto, pode-se inferir que o heliotropismo aumenta a eficiência de assimilação de carbono ao longo de todo o dia, disponibilizando desta forma mais fotoassimilados para a diferenciação, para o crescimento vegetal e para o acúmulo de reservas.

Outro importante aspecto a ser considerado é a melhoria da eficiência de utilização do nitrogênio (EUN). Existe uma forte e positiva relação entre o conteúdo de nitrogênio das folhas e as taxas fotossintéticas fotossaturadas, afinal 27% do nitrogênio total da planta estão localizados nos cloroplastos, e a maioria deste está envolvido no processo de fotossíntese (FIELD, 1983). O nitrogênio na fotossíntese pode ser dividido em proteína solúvel (principalmente Ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco)) e componentes da membrana do tilacóide (FARQUAR & CAEMMERER, 1982; FARQUAR & SHARKEY, 1982; EVANS, 1989). A principal função da Rubisco é

captar o CO_2 assimilado e ligá-lo com o primeiro substrato do ciclo de carboxilação, a Ribulose 1,5 bifosfato (RuBP) (FARQUAR & CAEMMERER, 1982; FARQUAR & SHARKEY, 1982).

Este substrato é regenerado após a fixação do CO_2 e depende da energia gerada na fase fotoquímica, energia também necessária para a realização de duas etapas do ciclo de carboxilação. A fotossíntese (A) em uma folha horizontal é limitada pela luz (limitada pela regeneração da RuBP) a baixos níveis de elevação solar (ex..início da manhã e fim da tarde), enquanto esta pode ser limitada pela carboxilação ao meio-dia. Inversamente, os movimentos foliares em muitas espécies heliotrópicas regulam a radiação incidente através de quase todo o dia na região onde a curva de resposta A x fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) é co-limitada tanto pela carboxilação quanto pela regeneração da RuBP. Quando a co-limitação ocorre, existe uma distribuição ótima de nitrogênio entre regeneração da RuBP e componentes da carboxilação, o qual maximiza a EUN. Isto resultará no maior retorno de carbono em nitrogênio investido na fotossíntese para folhas heliotrópicas em relação a folhas horizontais (FORSETH, 1990).

Os movimentos heliotrópicos também são observados ao se avaliar um dossel de perfil ereto, com folhas dispostas em várias alturas e diferentes ângulos, tendo assim uma maior possibilidade de penetração vertical da luz incidente. Resumindo, tem-se que o movimento diaheliotrópico na base do dossel que apresente baixo índice de área foliar incrementa o ganho diário de carbono, mas pode de fato reduzir o nível de ganho de carbono do dossel que apresente alto índice de área foliar. Em contraste temos que o

paraheliotropismo ou a combinação dia-paraheliotropismo tem o potencial de contribuir para o nível de produtividade do dossel em condições ambientais favoráveis ou não favoráveis (ROCHA, 1991). A forma estrutural do relvado para altos índices de área foliar terá níveis tanto mais altos de aproveitamento da energia luminosa quanto melhor se combinarem em profundidade os ângulos de inclinação dos perfilhos e folhas. A luminosidade direta ou difusa de maior intensidade deverá atingir idealmente em ângulo reto as folhas próximas do chão, justamente as mais densamente sombreadas. Em situação oposta, a folhagem superior da copa, com melhor exposição solar, terá maior área iluminada quando bem aprumada, tendendo a verticalidade. Já nas profundidades intermediárias do dossel, a abertura dos ângulos de inclinação das folhas deve ser reduzida proporcionalmente (BLAD & BAKER, 1972). Esta resposta permitirá que todos os estratos do dossel contribuam efetivamente para a produção de fotoassimilados, aumentando a contribuição das folhas do estrato inferior, que geralmente atuam como dreno em função da baixa intensidade luminosa recebida. A participação efetiva destas folhas como produtoras de fotoassimilados pode fazer com que o tempo de vida da folha aumente devido a sua utilidade para a planta, aumentando desta forma a área fotossintetizante. Este aumento poderá resultar em uma maior produção de matéria seca e sementes em plantas heliotrópicas.

CAPÍTULO II

INFLUÊNCIA DA ORIENTAÇÃO FOLIAR E DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA NA INTERCEPÇÃO DA RADIAÇÃO SOLAR E NA EVOLUÇÃO DO TEOR DE CLOROFILA DA FOLHA EM *Macroptilum lathyroides* (L.) Urban.

2.1 RESUMO

A água é o principal fator ambiental limitante para o crescimento vegetal. Pode afetar também os movimentos heliotrópicos, que são respostas rápidas e reversíveis das folhas à direção da radiação solar direta e possuem a função de reduzir os efeitos dos estresses ambientais. O objetivo deste experimento foi avaliar o efeito do heliotropismo na orientação foliar, na intercepção da radiação solar pelas folhas nos horários de maior incidência desta e na evolução do teor de clorofila da folha de *M. lathyroides* em situações de boa disponibilidade e de restrição hídrica. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, em vasos, com uma planta por vaso e nove repetições por tratamento. Os tratamentos foram: plantas com folhas livremente orientadas ou restritas, submetidas a condições hídricas de 90-100% e 60-70% da capacidade de campo. A distribuição dos azimutes apresentou uma tendência de orientação em direção ao sol em quase todas as datas avaliadas apenas para o fófolo central, nos tratamentos submetidos a uma boa disponibilidade hídrica, independentemente da restrição a intercepção de radiação solar imposta pela pintura do pulvino. Foi encontrado um menor cosseno de incidência para os tratamentos 60% CC, demonstrando um maior grau de escape dos fófolos submetidos ao estresse hídrico. Observa-se que o estrato superior por estar mais exposto a radiação solar direta, apresenta uma tendência de maior grau de escape em relação ao estrato inferior, apesar de não diferirem estatisticamente. Para a evolução do teor de clorofila na folha, não se observou uma diferença entre tratamentos até o 20º dia após o surgimento da folha. No entanto, a partir desta data, as plantas com folhas heliotrópicas, independentemente do nível hídrico, mantiveram seu teor de clorofila mais estável até o último dia de avaliação (60º dia), enquanto as plantas com folhas restritas iniciaram uma redução linear no teor de clorofila, vindo a senescer completamente aos 46 e 53 dias, respectivamente.

2.2 INTRODUÇÃO

As folhas de algumas plantas mudam sua orientação ao longo do dia através de movimentos rápidos e reversíveis em resposta a radiação solar direta e de algumas alterações ambientais (MOONEY & EHLERINGER, 1987; EHLERINGER & FORSETH, 1980). Estes movimentos foram identificados por Darwin (1881) e classificados entre dois extremos: o diaheliotropismo e o paraheliotropismo. No primeiro, a lâmina foliar permanece perpendicular, enquanto que no outro esta se orienta paralelamente aos raios solares diretos (EHLERINGER & FORSETH, 1980).

O diaheliotropismo é a resposta fisiológica que maximiza a absorção de radiação solar direta, especialmente no início da manhã e no final da tarde, quando a luz é oblíqua e o estresse hídrico menos severo. A presença do diaheliotropismo resulta numa mais alta taxa fotossintética, aumentando a fixação de carbono comparado às plantas com folhas estacionárias. Este ganho depende da absorção de fótons fotossinteticamente ativos, e da capacidade fisiológica da folha para utilizar estes fótons na fixação do carbono (JONES, 1992).

No paraheliotropismo temos uma resposta de escape da radiação solar direta, minimizando desta forma as perdas de água em horários de alta irradiância (FORSETH, 1990). Há muito tempo este movimento tem sido associado com a baixa disponibilidade hídrica do solo (DUBERTZ et al., 1969; FORSETH & EHLERINGER, 1980; ROSA et al., 1991), embora também tenha sido observado nos horários de maior demanda evaporativa em plantas submetidas a uma condição hídrica favorável (CALDAS, 1993). A intensidade

da resposta para este movimento aumenta em plantas sob estresse hídrico comparadas com plantas mantidas sob irrigação, e também em dias claros e quentes com alta demanda evaporativa comparados a dias frescos com baixa demanda evaporativa (ROSA *et al*, 1991). Apesar de estar relacionado com a interceptação da radiação solar e com a disponibilidade hídrica do solo, o heliotropismo responde também à temperatura do ar (FU & EHLERINGER, 1991), sendo que aumentos neste componente estimulam os movimentos paraheliotrópicos.

Os movimentos foliares heliotrópicos têm sido documentados em dezessete famílias de plantas, incluindo algumas leguminosas cultivadas como o feijão caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.; SHACKEL & HALL, 1979), o feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.; DUBERTZ, 1969; WIEN & WALLACE, 1973), a alfafa (*Medicago sativa* L.; TRAVIS & REED, 1983) e a soja (*Glycine max*; OOSTERHUIS *et al.*, 1985).

Por estar associado a interceptação da radiação solar, o heliotropismo altera o balanço energético da folha pela regulação dos feixes de luz diretos, que compõe a radiação solar absorvida pela folha. Em dias claros e quentes, este componente é muito maior que os componentes das radiações difusa e refletida. Nestas situações, o paraheliotropismo pode reduzir a entrada de energia da folha em até 20-30 % (FORSETH, 1990). Isto promoverá uma redução da radiação infravermelha emitida pelas folhas, da perda de calor por convecção e da troca de calor latente, fatores que afetam diretamente a temperatura foliar e a perda de água por transpiração. Ao melhorar a eficiência de uso da água (EUA), estas plantas podem reduzir o consumo de água do

solo através da redução da taxa transpiratória em horários onde a absorção é inferior a transpiração, tornando-se mais eficientes em situações de déficit hídrico de curto e longo prazo, em relação a espécies com folhas estacionárias (FORSETH, 1990).

Adicionalmente, plantas com folhas heliotrópicas combinam os movimentos paraheliotrópicos e diaheliotrópicos ao longo do dia visando balancear a absorção de radiação fotossinteticamente ativa e a perda de água por transpiração. Em seu trabalho com soja, ROSA & FORSETH (1995) descreveram que nas primeiras horas da manhã, as folhas de soja se orientam em direção ao sol (diaheliotropismo), enquanto que ao meio-dia folhas iluminadas pelo sol evitam luz solar direta (paraheliotropismo) através da inclinação angular íngreme, e, que finalmente no fim da tarde as folhas iluminadas pelo sol novamente voltam sua face em direção a ele.

Esta combinação de movimentos permite uma maior fixação de carbono em horários mais favoráveis (baixa demanda evaporativa), e apesar de reduzir a interceptação de radiação solar no horário de maior incidência desta, tem-se freqüentemente nestes horários um déficit hídrico causado pela transpiração excessiva em relação à absorção radicular. Esta perda de água reduz a condutância estomática, prejudicando desta forma a fixação de carbono e a regulação térmica da folha. Folhas heliotrópicas ao reduzirem a captação de radiação ao meio-dia permitem que os estômatos permaneçam mais abertos, aumentando a fixação de carbono, mantendo a taxa de transpiração constante e reduzindo a probabilidade de danos causados pelos excessos de radiação e temperatura (LUDLOW & BJORKMAN, 1987;

FORSETH, 1990). Com isso, os movimentos foliares heliotrópicos podem afetar o tempo de duração da vida da folha através de maiores taxas fotossintéticas em horários mais favoráveis e pela redução dos estresses térmico e luminoso nos horários de maior demanda evaporativa.

O objetivo deste experimento foi avaliar o efeito da disponibilidade hídrica e da orientação foliar na interceptação da radiação solar pelas folhas nos horários de maior incidência desta e na duração de vida da folha durante o período favorável de crescimento de *M. lathyroides*.

2.3 MATERIAL E MÉTODOS

Local

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, entre o período de dezembro de 2002 e abril de 2003, no campus da Faculdade de Agronomia da UFRGS, localizado no município de Porto Alegre - RS, região fisiográfica denominada depressão central (30° 05' de latitude sul e 51° 39' de longitude oeste).

Solo

O solo do experimento foi coletado na Estação Experimental Agronômica (EEA), localizada em Eldorado do Sul – RS, e de acordo com o sistema brasileiro de classificação de solos é classificado como um Argissolo Vermelho Distrófico (PVd) (EMBRAPA, 1999). Foram utilizados vasos plásticos com capacidade aproximada para 10 Kg do solo, retirado da camada arável (0-20cm de profundidade), seco ao ar, destorroado e peneirado. O teor de umidade do solo foi avaliado pela diferença de peso do solo seco ao ar e após 72 hs em estufa a 120 °C. Os vasos foram levados à capacidade de campo

(CC) para a determinação da quantidade de água recebida pelos diferentes tratamentos de água ao longo do período experimental.

Tratamentos

Para a avaliação do efeito da disponibilidade hídrica e do heliotropismo foram utilizados quatro tratamentos em casa de vegetação, constituídos por plantas com folhas restritas (H) ou livremente orientadas (L), submetidas a 100% da capacidade de campo (A) e a 60% da capacidade de campo (S).

As folhas foram mantidas restritas pintando-se a região do pulvino, órgão responsável pela movimentação foliar, logo após a expansão, com tinta hidrossolúvel não alergênica. Este tratamento pode ser considerado apenas como parcialmente restrito, pois as folhas apresentaram um certo grau de movimentação nos horários de maior demanda evaporativa nos dias com alta temperatura do ar. Fato este, que parece estar associado à resposta do pulvino à temperatura. Os tratamentos de água foram aplicados após a emissão da terceira folha trifoliolada através da pesagem diária dos vasos.

Sementes

Para a semeadura, foram utilizadas as sementes que haviam sido colhidas em um experimento piloto (realizado no período de julho a dezembro de 2002), e que passaram por teste de germinação conforme as Regras de Análises de Sementes – RAS (BRASIL, 1992). Posteriormente, estas foram escarificadas, inoculadas com *Rhizobium* específico para a espécie, e

colocadas para germinar em bandejas com células de 2,5 x 2,5 cm em 20/12/2002.

Manejos

As plântulas foram transferidas para os vasos com aproximadamente 08 cm de altura (10/01/2003), sendo utilizadas três plantas por vaso. Na época do transplante para os vasos foi realizado um aporte de 100ml de solução de uréia por vaso na concentração de 1mmolar com intuito de fornecer uma dose inicial de nitrogênio para as plântulas, haja vista que estas estavam iniciando sua nodulação nesta época. Vinte dias após o transplante foi realizado o desbaste de homogeneização, deixando apenas uma planta por vaso. As plantas foram tutoradas ao longo do período experimental para evitar o entrelaçamento e a quebra dos ramos. O controle de invasoras nos vasos foi realizado manualmente. Aplicou-se o composto Azodrim (2%) + Kumulus (0,5%), em duas épocas no estágio vegetativo para o combate de “tripes” (*Liothrips adisi*), “formigas cortadeiras” (*Atta sexdens rubropilosa*) e “joaninhas” (*Azya luteipes*).

Avaliações

Para a avaliação dos efeitos da orientação foliar e da disponibilidade hídrica na interceptação da radiação solar direta e na duração de vida da folha com seu respectivo teor de clorofila foram avaliados, respectivamente:

- Distribuição dos azimutes dos folíolos central e laterais: realizado com o auxílio de uma bússola (Suuntoo, modelo #KB-14/360) nos estratos superior e inferior das plantas. As avaliações de distribuição azimutal foram realizadas

em cinco datas (14/03/03, 17/03/03, 27/03/03, 28/03/03 e 07/04/03), em horários próximos ao meio-dia, com alta incidência de radiação solar e temperatura do ar superior a 35 °C. Foram utilizadas duas folhas por planta (uma no estrato superior e outra no inferior) e cinco repetições (plantas) por tratamento.

- Cosseno de incidência (Cos (I)): dados obtidos durante a fase vegetativa (dias 14/03/03; 17/03/03; 27/03/03; 28/03/03; 07/04/03) de acordo com PRICHARD & FORSETH (1988). Este mede a proporção dos raios solares diretos que atingem a folha e varia de zero a um, sendo obtido através da equação 1:

$$\text{Cos (I)} = \cos \beta * \cos z + \text{sen } \beta * \text{sen } z \cos (\alpha s - \alpha 1) \quad \text{eq 1}$$

Onde:

β = ângulo foliar a partir da horizontal: obtido com o auxílio de um inclinômetro de mão (Suunto, modelo #PM 5/360PC);

Z = ângulo zenital solar: obtido através da equação $Z = 1/ \text{sen}(\text{latitude}) * \text{sen}(\text{declinação solar}) + \text{cos}(\text{latitude}) * \text{cos}(\text{declinação solar}) * \text{cos}(15(\text{hora solar da avaliação}) - (\text{meio dia solar}))$;

αs = azimute solar: obtido através da equação $\alpha s = 180 + \text{sen}^{-1} * (\text{cos}(\text{declinação}) * \text{sen}(15*(\text{hora solar da avaliação} - \text{meio dia solar}))/\text{cos } Z$;

$\alpha 1$ = azimute foliar: obtido com o auxílio de uma bússola (Suunto, modelo #KB-14/360);

- Duração de vida da folha com respectivo teor de clorofila: uma folha por planta foi marcada, sendo sua duração de vida acompanhada durante 60 dias. O teor médio de clorofila (°SPAD) dos folíolos vivos foi obtido com auxílio do aparelho clorofilômetro (Minolta, modelo SPAD 502). Para esta variável foram utilizadas cinco plantas por tratamento. As folhas foram marcadas logo após sua emissão e o teor de clorofila foi avaliado na região central dos folíolos a cada dois dias, por um período de 60 dias.

Delineamento Experimental e Análise Estatística

O delineamento experimental utilizado foi o completamente casualizado, com cinco repetições, sendo cada vaso considerado uma repetição. A análise estatística foi realizada com o auxílio do programa SAS 8.2 (SAS Institute, 2001), constituindo uma análise de variância (ANOVA) para medidas repetidas no tempo para a variável teor de clorofila da folha (°SPAD). A partir dos resultados fornecidos por esta análise, foi realizada uma análise de regressão para os efeitos principais e/ou interações significativas. Para a variável cosseno de incidência foi realizada uma ANOVA e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. A distribuição azimutal foi avaliada através do teste de "R" de Rayleigh (ZAR, 1974) e os tratamentos folhas heliotrópicas e folhas restritas foram comparados para os diferentes níveis hídricos e os diferentes estratos da planta avaliados.

2.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Distribuição azimutal

A distribuição dos azimutes do folíolo central no estrato superior da planta apresentou uma tendência de orientação em direção ao sol em todas as datas avaliadas nos tratamentos submetidos a uma disponibilidade hídrica de 100% CC, independentemente da restrição a intercepção de radiação solar imposta pela pintura do pulvino, exceto para o dia 17/03/2003 que apresentou uma orientação significativa apenas para o tratamento com folhas heliotrópicas. Já para o estrato inferior neste mesmo tratamento, observa-se que apenas as plantas com folhas livremente orientadas se orientaram em direção ao sol (Figura 1; Apêndice 1). Este comportamento pode ser atribuído à resposta do pulvino tanto à luz quanto à temperatura, que foram identificados em feijão (*Phaseolus vulgaris*) e soja (*Glycine max*) como os principais estímulos para a orientação foliar em plantas submetidas a uma condição hídrica favorável (FU & ELHERINGER, 1989, 1991; KAO & FORSETH, 1992). Como as avaliações foram realizadas nos períodos mais quentes do dia, com temperatura do ar superior a 35 °C, e que as folhas do estrato superior se orientaram independentemente da pintura do pulvino, pode-se sugerir que estas folhas estavam mais expostas a radiação solar direta que as do estrato inferior da planta e tenderam a sofrer maiores incrementos energéticos, influenciando desta forma a resposta do pulvino a temperatura do ar. Observa-se também que os folíolos centrais submetidos a uma baixa disponibilidade hídrica (60% CC) apresentam uma orientação aleatória, exceto para as plantas com folhas

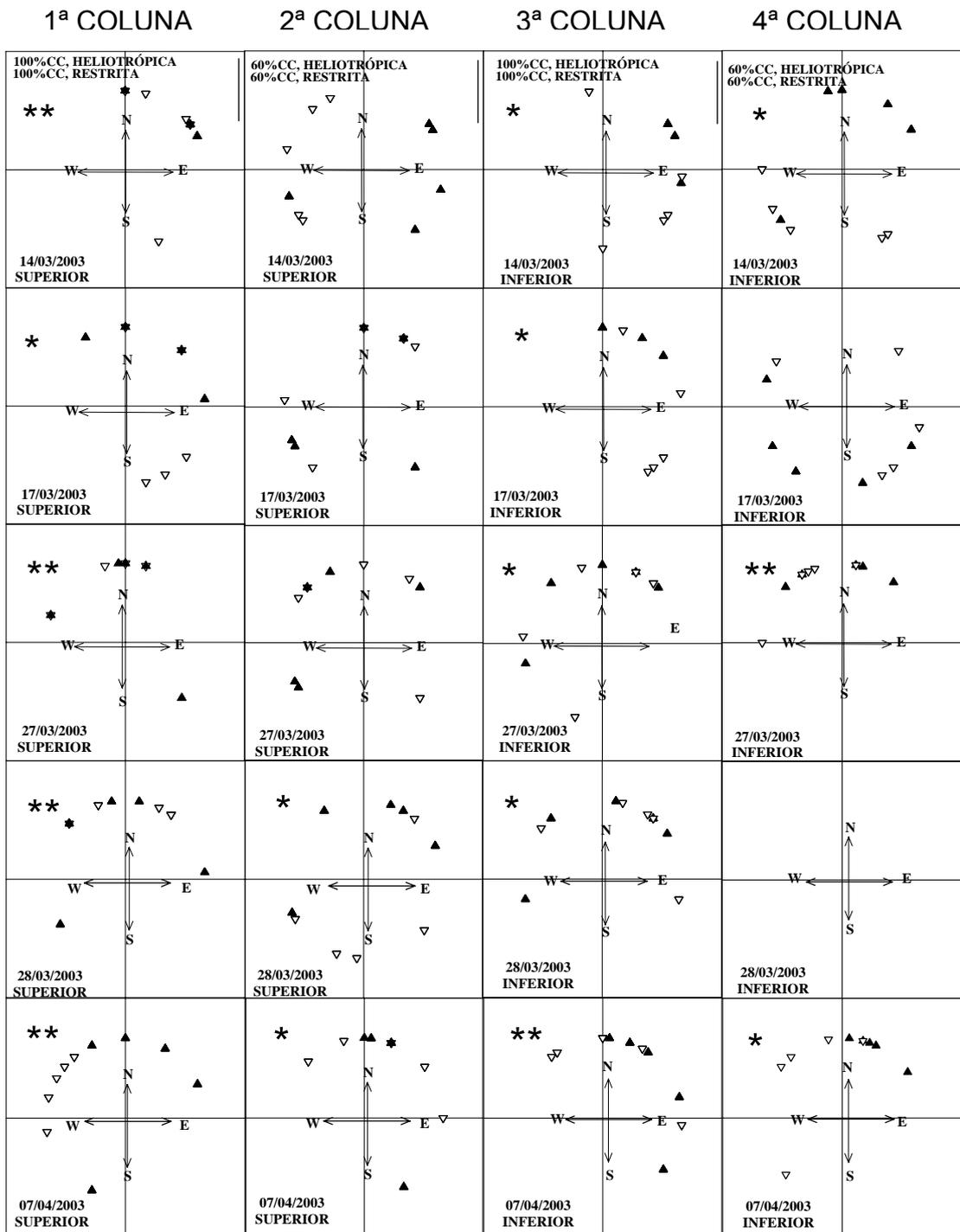


Figura 1. Dispersão circular dos azimutes do fóliolo central, em *M. lathyroides* em cinco datas e dois estratos da planta (superior e inferior). Triângulos cheios representam folhas heliotrópicas e triângulos invertidos vazados representam folhas restritas, a 100% da capacidade de campo (CC) na primeira e terceira colunas e a 60% CC nas segunda e quarta colunas. Datas com * ou ** indicam uma orientação média significativa em direção ao sol (R test) para folhas heliotrópicas e para folhas heliotrópicas e restritas, respectivamente. Porto Alegre - RS, 2003.

livremente orientadas nas datas 28/03/2003 e 07/04/2003 para o estrato superior, e nas datas 14/03/2003, 27/03/2003 e 07/04/2003 para o estrato inferior.

Para os folíolos laterais não se observou uma tendência na distribuição dos azimutes, independentemente da disponibilidade hídrica e do estrato da planta avaliado (Figura 2; Apêndice 2). Apenas as plantas com folhas livremente orientadas avaliadas no estrato superior apresentaram uma orientação direção ao sol nas datas 14/03/2003 e 17/03/2003.

Estes resultados concordam com BERG & HEUCHELIN (1990) e BIELENBERG *et al.* (2003), que, estudando o efeito do potencial hídrico do solo no paraheliotropismo de plântulas de soja e de feijão, encontraram uma alta correlação entre a redução do potencial hídrico do solo e a orientação foliar apenas para o folíolo central. Diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as distribuições azimutais de plantas submetidas a 100% da capacidade de campo (CC) e a 60% CC foram encontradas, de acordo com o “R test” (ZAR, 1974), cujas plantas submetidas à restrição hídrica não apresentaram orientação em direção ao sol. SATTER (1990) demonstrou que a movimentação foliar é regida por mudanças no turgor de células especializadas (células motoras) situadas em lados opostos do pulvino nas Faboideae. Apesar de se tratar de um mecanismo ativo, uma redução mais acentuada na disponibilidade hídrica para estas plantas poderia ocasionar uma redução de turgor nesta região, prejudicando desta forma a orientação foliar.

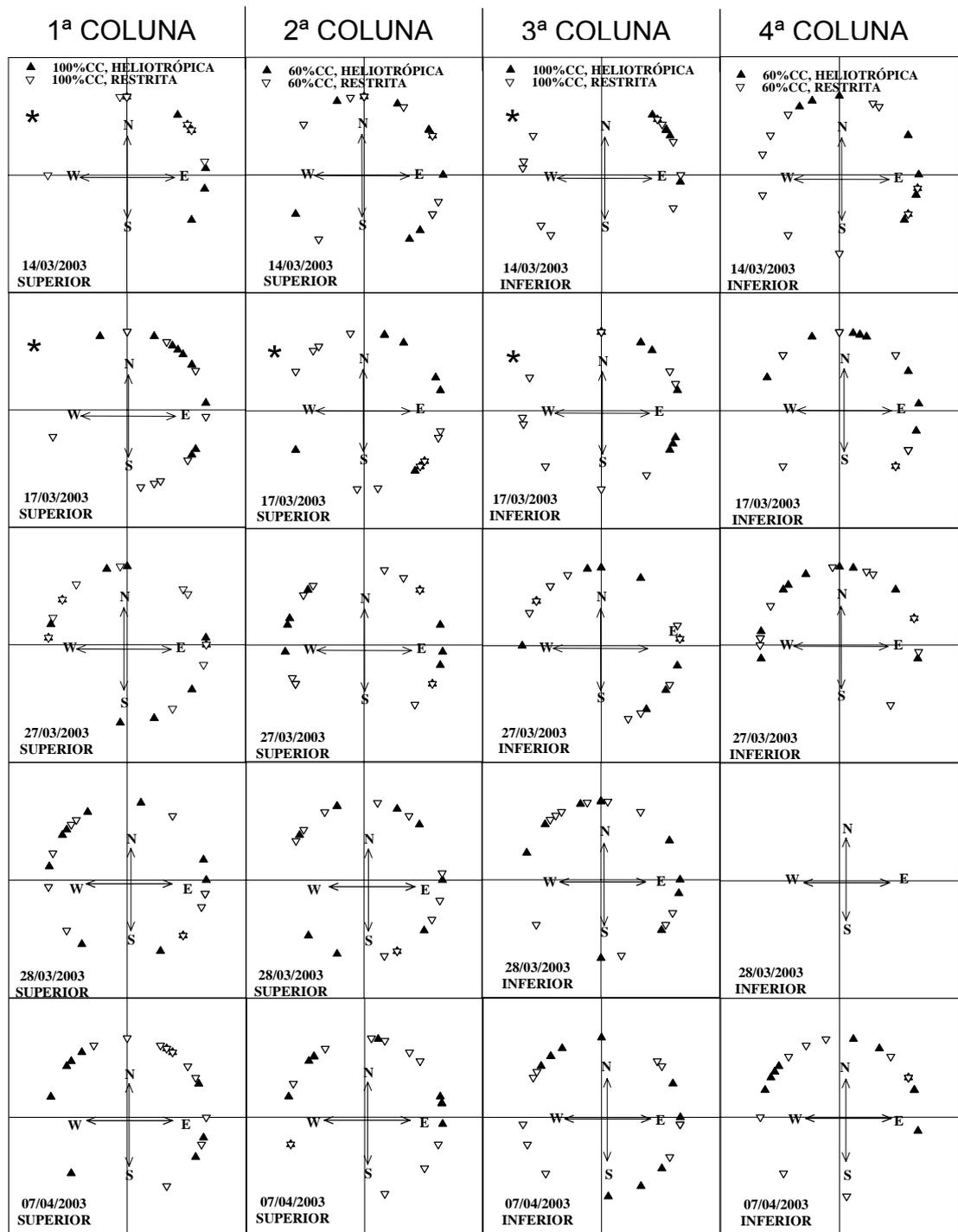


Figura 2. Dispersão circular dos azimutes dos folíolos laterais, em *M. lathyroides*, em cinco datas e dois estratos da planta (superior e inferior). Triângulos cheios representam folhas heliotrópicas e triângulos invertidos vazados representam folhas restritas, a 100% da capacidade de campo (CC) na primeira e terceira colunas e a 60% CC nas segunda e quarta colunas. Datas com * ou ** indicam uma orientação média significativa em direção ao sol (R test) para folhas heliotrópicas e para folhas heliotrópicas e restritas, respectivamente. Porto Alegre - RS, 2003.

Cosseno de incidência

A Figura 3 mostra o Cos (I) dos folíolos centrais de folhas heliotrópicas em função da disponibilidade hídrica e dos estratos de dossel avaliados. Observa-se um menor Cos(I) para os tratamentos submetidos à 60% CC (Apêndice 3), demonstrando um maior grau de escape dos folíolos submetidos ao estresse hídrico, que nestas situações são sensivelmente mais susceptíveis aos danos causados pela alta luminosidade e temperatura. A movimentação e a orientação foliar para o tratamento com pulvino pintado (folhas restritas) não apresentou consistência entre os estratos e os níveis hídricos avaliados em função das respostas heliotrópicas a temperatura do ar e a disponibilidade hídrica. Por este motivo, a resposta do Cos (I) para este tratamento não será apresentada.

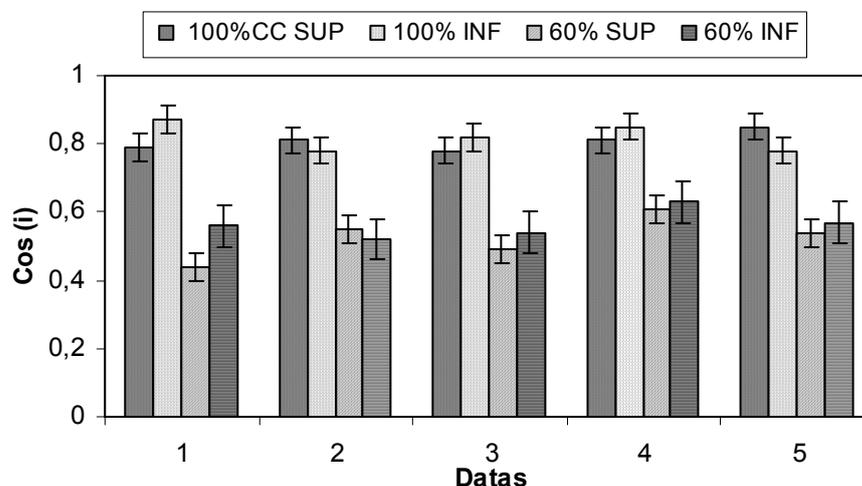


Figura 3. Cosseno de incidência dos folíolos centrais de folhas heliotrópicas nos estratos superior e inferior de plantas de *M. lathyroides* submetidas a 100% CC e 60% CC. As datas 1, 2, 3, 4 e 5 representam os dias 14/03, 17/03, 27/03, 28/03 e 07/04, respectivamente. Porto Alegre - RS, 2003.

Em relação aos estratos do dossel avaliados, observa-se que o estrato superior, por estar mais exposto a radiação solar direta, apresenta uma

tendência de maior grau de escape em relação ao estrato inferior, apesar de não diferirem estatisticamente ($p > 0,05$), exceto para o nível hídrico 60% CC na data 14/03/2003. Numerosos estudos apontam que diversas espécies vegetais são capazes de ajustarem seus ângulos foliares em resposta a quantidade de água disponível no solo (DUBERTZ, 1969; WIEN & WALLACE, 1973; BEGG & TORSELL, 1974; SHACKEL & HALL, 1979; FORSETH & EHLERINGER, 1980; MEYER & WALKER, 1981; OOSTERHUIS *et al.*, 1985). Estes estudos indicam que, sob condição de estresse hídrico, as folhas ou folíolos aumentam seus ângulos foliares em horários próximos ao meio-dia.

Quando a posição solar no céu é combinada com a direção do azimute foliar, o ângulo do folíolo determinará a proporção dos raios solares diretos que serão interceptados (LANG, 1973; PRICHARD & FORSETH, 1988). A combinação de um ângulo foliar íngreme com uma orientação azimutal em direção ao sol pela manhã ou no final da tarde pode resultar em uma alta proporção de radiação solar interceptada. Por outro lado, ângulos íngremes ao meio-dia podem resultar na redução da interceptação quando comparadas a folhas restritas.

A alta demanda evaporativa ao meio-dia freqüentemente resulta em redução da condutância estomática (WISE *et al.*, 1990; BERGONCI *et al.*, 2000), que pode levar a danos foliares causados pela alta temperatura. Estes danos são decorrentes da redução na troca de calor latente na folha (BURKE & UPCHURCH, 1989; FORSETH, 1990). Adicionalmente, a fotoinibição pode ocorrer devido à inabilidade do aparato fotossintético em dissipar o excesso de luz nos horários de maior incidência luminosa (POWLES, 1984). O

paraheliotropismo, através da redução da interceptação da radiação solar em períodos de alta luminosidade e temperatura pode ter um grande valor adaptativo na redução da temperatura foliar e da fotoinibição, principalmente em situações de déficit hídrico (EHLERINGER & FORSETH, 1980; POWLES & BJORKMAN, 1981; LUDLOW & BJORKMAN, 1984). FORSETH & TERAMURA (1986) estimaram que a orientação foliar livre em *Pueraria lobata* poderia manter a temperatura foliar em até 7 °C mais baixa que a temperatura de folhas horizontalmente restritas. GAMON & PEARCY (1989) verificaram que a orientação foliar em *Vitis californica* reduzia a troca de calor latente ao meio-dia, ajudando a preservar as funções fotossintéticas. Desta forma, as plantas de *M. lathyroides* submetidas a estresse hídrico provavelmente conseguiriam reduzir os estresses ocasionados no horário de maior demanda evaporativa em função da combinação do ângulo foliar íngreme e da ausência de orientação ao sol, em relação a espécies não heliotrópicas.

Duração de vida e teor de clorofila da folha

O efeito do heliotropismo e da disponibilidade hídrica no teor de clorofila e na duração de vida da folha é apresentado na Figura 4. Para esta variável foi encontrada uma interação entre o heliotropismo, a disponibilidade hídrica e o número de dias após o surgimento da folha (DASF), sendo que todos os tratamentos apresentaram uma resposta quadrática para esta variável (Apêndices 4 e 20). Até o 20º DASF, todos os tratamentos apresentaram um comportamento similar, aumentando linearmente seu teor de clorofila. No entanto, a partir desta data, as plantas com folhas heliotrópicas,

independentemente do nível hídrico, mantiveram seu teor de clorofila mais estável até o último dia de avaliação (60º dia) com níveis variando entre 50 e 65º SPAD, enquanto as plantas com folhas restritas atingiram seu ponto máximo aos 20 e 25 DASF para os tratamentos 100% e 60% da CC, iniciando, então, uma redução linear no teor de clorofila, vindo a senescer completamente aos 46 e 53 dias, respectivamente. Com base neste comportamento, pode-se dizer que nas situações impostas por este experimento, o heliotropismo influenciou mais na duração da vida da folha que a disponibilidade hídrica.

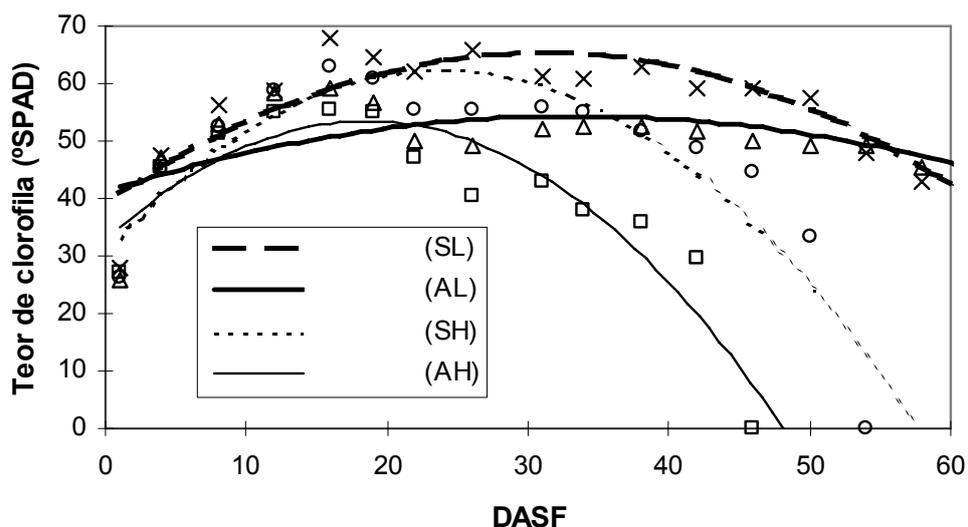


Figura 4. Evolução do teor médio de clorofila ao longo de 60 dias após o surgimento dos folíolos (DASF) de *M. lathyroides* submetido à combinação de dois níveis hídricos (100% (A) e 60% (S) da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas (L) e com movimentação restrita (H)). Porto Alegre-RS, 2003.

Apesar do tratamento com folhas livremente orientadas submetido a 60% CC (SL) ter senescido mais precocemente em relação ao tratamento com

folhas restritas submetido a 60% CC (SH), observa-se nas últimas avaliações que o tratamento AL (plantas com folhas restritas submetidas a 100%CC) apresenta uma taxa de decréscimo no teor de clorofila inferior ao tratamento AH (plantas com folhas restritas submetidas a 100% CC). Esta resposta indica que o heliotropismo não influenciou a duração da vida da folha e seu respectivo teor de clorofila em situações de baixa disponibilidade hídrica, porém, em situações de alta disponibilidade hídrica este parece ser favorável no aumento da duração de vida da folha e na manutenção do teor de clorofila da folha.

Os resultados encontrados acordam com GAMON & PEARCY (1989), que descreveram uma senescência prematura para folhas horizontalmente restritas em relação a folhas heliotrópicas. A redução da fotoinibição e da temperatura foliar nos horários de maior demanda evaporativa associado a maiores taxas fotossintéticas em horários favoráveis podem ser atribuídos como os principais fatores que contribuíram para este comportamento nas plantas com folhas heliotrópicas (POWLES, 1984; FORSETH, 1990; ROSA, 1993). PEREIRA (1995) cita que as taxas fotossintéticas das folhas aumentam linearmente até sua completa expansão, acompanhando a evolução no teor de clorofila da folha. Com isso, pode-se sugerir que plantas com folhas heliotrópicas ao manterem o teor de clorofila de suas folhas por um período mais longo, aumentam sua fixação de carbono, aumentando conseqüentemente suas taxas de crescimento e/ou seu acúmulo de reservas.

Para um mesmo nível de movimentação foliar, observa-se que plantas submetidas à restrição hídrica apresentaram teores de clorofila

superiores em relação às plantas bem hidratadas. Estes resultados corroboram com o estudo de GAMON & PEARCY (1989), que atribuem este maior teor a menor quantidade de água presente na folha.

2.5 CONCLUSÕES

1) A distribuição azimutal responde de maneira regular apenas para o folíolo central em situações de boa disponibilidade hídrica, cujos folíolos se voltam em direção ao sol, enquanto plantas submetidas à restrição hídrica apresentam uma orientação aleatória.

2) Plantas com folhas heliotrópicas submetidas a uma baixa disponibilidade hídrica apresentaram maior grau de escape da radiação solar direta nos horários de maior demanda evaporativa em relação às plantas submetidas a uma boa disponibilidade hídrica.

3) Plantas com movimentação livre mantêm maior teor de clorofila, determinando maior duração da vida da folha.

CAPÍTULO III

EFEITO DO HELIOTROPISMO E DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA NO CRESCIMENTO, DINÂMICA DE FLORESCIMENTO E PRODUÇÃO DE SEMENTES EM *Macroptilum lathyroides* (L.) Urban.

3.1 RESUMO

Folhas heliotrópicas podem maximizar a captação da radiação nos horários de baixa inclinação solar (diaheliotropismo), além de minimizar o estresse luminoso e térmico nos horários de maior intensidade luminosa, reduzindo, entre outros, a transpiração nos horários de maior demanda evaporativa (paraheliotropismo). O acúmulo de carboidratos de reserva via fotossíntese e a disponibilidade de água no solo são fatores que influenciam diretamente o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo e a produção de sementes. O objetivo deste estudo foi avaliar a influência da movimentação foliar e da disponibilidade hídrica no desenvolvimento vegetativo/reprodutivo, na dinâmica do florescimento e na produção de sementes em *M. Lathyroides*. O experimento foi realizado em casa de vegetação, em vasos, com uma planta por vaso e nove repetições por tratamento. Os tratamentos foram: plantas com folhas livremente orientadas ou restritas, submetidas a condições hídricas de 90-100% e 60-70% da capacidade de campo. Foram observados efeitos independentes para a disponibilidade hídrica e para a movimentação foliar tanto para os componentes do desenvolvimento vegetativo/reprodutivo quanto para os componentes do rendimento de sementes ao longo do período experimental. Plantas submetidas a uma alta disponibilidade hídrica ou com folhas livremente orientadas apresentaram maior altura, área foliar, número de ramificações e peso seco total. Este maior desenvolvimento favoreceu a emissão de um maior número de inflorescências por planta nestes tratamentos. Este comportamento proporcionou um maior número de flores, legumes verdes e legumes maduros por planta, gerando desta forma uma maior produção diária de sementes, sendo esta resposta mais evidenciada ao se avaliar o efeito da disponibilidade hídrica. Apesar do número de sementes por legume ter apresentado valores superiores para o tratamento com restrição hídrica, a produção total de sementes foi superior no tratamento com alta disponibilidade hídrica, não se observando efeito significativo para a movimentação foliar. Conclui-se que tanto a disponibilidade hídrica quanto os movimentos foliares influenciam o florescimento e a produção de sementes de *M. Lathyroides*, sendo a água o agente principal desta resposta.

3.2 INTRODUÇÃO

A principal importância ecológica da água é ditar o padrão local da vegetação através da relação precipitação/transpiração. Além disso, quase todos os processos fisiológicos das plantas são, direta ou indiretamente, afetados pelo suprimento hídrico (KRAMER E BOYER, 1995; ANGELOCCI, 2002). A sua importância ecológica é resultado da sua importância fisiológica, e esta, é decorrente das funções que ela desempenha na planta. A redução do conteúdo de água da planta é acompanhada pela perda de turgor e murchamento, cessando desta forma a alongação celular, fechando os estômatos, reduzindo a fotossíntese, e interferindo em vários processos metabólicos basais (ANGELOCCI, 2002). Estes efeitos podem afetar a produção vegetal e, principalmente a produção de sementes, prejudicando desta forma a disseminação da espécie.

CHIARELLO & GULMON (1991) citam que os órgãos reprodutivos são formados por recursos recentemente adquiridos e por recursos previamente estocados durante o período vegetativo. Portanto, qualquer estresse ambiental que afete a fase vegetativa afetará também por consequência a fase reprodutiva. Apesar desta relação entre o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, sabe-se que este último é freqüentemente mais sensível ao estresse que o primeiro. Esta sensibilidade surge a partir da fragilidade do desenvolvimento reprodutivo e da freqüente dependência de vetores polinizadores externos (BAZZAZ & ACKERLY, 1992).

Assim como outras espécies de leguminosas, *M. lathyroides* apresenta heliotropismo, um mecanismo adaptativo de resposta ao estresse

ambiental. O heliotropismo envolve movimentos foliares rápidos e reversíveis em resposta à direção de incidência dos raios solares (FORSETH, 1990). Estes movimentos apresentam um contínuo entre dois extremos, classificados por DARWIN (1881) como diaheliotropismo (movimento no qual a lâmina foliar é mantida perpendicular à direção da radiação solar) e paraheliotropismo (movimento no qual a lâmina foliar é mantida paralela a direção da radiação solar).

A função primária destes movimentos é regular a radiação direta incidente nas folhas, embora também afete muitos aspectos da interação planta-ambiente, incluindo o balanço de energia da folha, temperatura foliar, perda d'água por transpiração, ganho de carbono fotossintético, eficiência do uso da água (EUA), fotoinibição e o retorno de carbono em investimentos de nitrogênio (KOLLER *et al.*, 1985; LUDLOW & BJORKMAN, 1987; FU & EHLERINGER, 1989 e 1991; BERG & HEUCHELIN, 1990; FORSETH, 1990).

Ao regular todos estes fatores, estas plantas podem se tornar mais eficientes na fixação de carbono em relação a espécies com folhas estacionárias, afetando desta forma o crescimento vegetativo e, principalmente, o desenvolvimento reprodutivo.

Com base nestes aspectos, pode-se inferir que o heliotropismo aumenta a eficiência do uso da água e da assimilação de carbono ao longo de todo o dia, disponibilizando desta forma mais fotoassimilados para a diferenciação e o crescimento vegetal e para o acúmulo de carboidratos de reserva, que são de fundamental importância para o crescimento vegetal e para a produção de sementes.

O objetivo deste experimento foi avaliar o efeito da disponibilidade hídrica e do heliotropismo no crescimento, na dinâmica de florescimento e na produção de sementes de *M. lathyroides*.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

Local

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, entre o período de dezembro de 2002 e abril de 2003, no campus da Faculdade de Agronomia da UFRGS, localizado no município de Porto Alegre - RS, região fisiográfica denominada depressão central (30° 05' de latitude sul e 51° 39' de longitude oeste).

Solo

O solo do experimento foi coletado na Estação Experimental Agrônômica (EEA), localizada em Eldorado do Sul – RS, e de acordo com o sistema brasileiro de classificação de solos é classificado como um Argissolo Vermelho Distrófico (PVd) (EMBRAPA, 1999). Foram utilizados vasos plásticos com capacidade aproximada para 10 Kg do solo, retirado da camada arável (0-20cm de profundidade), seco ao ar, destorroado e peneirado. O teor de umidade do solo foi avaliado pela diferença de peso do solo seco ao ar e após 72 hs em estufa a 120 °C. Os vasos foram levados à capacidade de campo (CC) para a determinação da quantidade de água recebida pelos diferentes tratamentos de água ao longo do período experimental.

Tratamentos

Para a avaliação do efeito da interação disponibilidade hídrica e heliotropismo foram utilizados quatro tratamentos em casa de vegetação,

constituídos por plantas com folhas restritas (H) ou livremente orientadas (L), submetidas a 100% da capacidade de campo (A) e a 60% da capacidade de campo (S).

As folhas foram mantidas restritas pintando-se a região do pulvino, órgão responsável pela movimentação foliar, logo após a expansão, com tinta hidrossolúvel não alergênica. Este tratamento pode ser considerado apenas como parcialmente restrito, pois as folhas apresentaram um certo grau de movimentação nos horários de maior demanda evaporativa nos dias com alta temperatura do ar. Fato este, que parece estar associado à resposta do pulvino à temperatura. Os tratamentos de água foram aplicados após a emissão da terceira folha trifoliolada através da pesagem diária dos vasos.

Sementes

Para a semeadura, foram utilizadas as sementes que haviam sido colhidas em um experimento piloto (realizado no período de julho a dezembro de 2002), e que passaram por teste de germinação conforme as Regras de Análises de Sementes – RAS (BRASIL, 1992). Posteriormente, estas foram escarificadas, inoculadas com *Rhizobium* específico para a espécie, e colocadas para germinar em bandejas com células de 2,5 x 2,5 cm em 20/12/2002.

Manejos

As plântulas foram transferidas para os vasos com aproximadamente 08 cm de altura (10/01/2003), sendo utilizadas três plantas por vaso. Na época do transplante para os vasos foi realizado um aporte de 100ml de solução de uréia por vaso na concentração de 1mmolar com intuito

de fornecer uma dose inicial de nitrogênio para as plântulas, haja vista que estas estavam iniciando sua nodulação nesta época. Vinte dias após o transplante foi realizado o desbaste de homogeneização, deixando apenas uma planta por vaso. As plantas foram tutoradas ao longo do período experimental para evitar o entrelaçamento e a quebra dos ramos. O controle de invasoras nos vasos foi realizado manualmente. Aplicou-se o composto Azodrim (2%) + Kumulus (0,5%), em duas épocas no estágio vegetativo para o combate de “tripes” (*Liothrips adisi*), “formigas cortadeiras” (*Atta sexdens rubropilosa*) e “joaninhas” (*Azya luteipes*).

Avaliações

A partir do aparecimento da primeira flor na primeira inflorescência, iniciou-se o acompanhamento da dinâmica de florescimento e das determinações dos componentes de rendimento de sementes. A cada dois dias, por um período de 58 dias, em cada tratamento e em todas as repetições, avaliaram-se os seguintes componentes:

- Período médio do início do florescimento: número médio de dias para o aparecimento da primeira flor em cada planta de cada tratamento. Contado a partir do início do florescimento da primeira planta do experimento.
- Número de inflorescência por planta: obtido pela contagem do número total de inflorescências em cada planta.
- Número de flores por inflorescência: obtido através da contagem do número total de flores em cada inflorescência presente em cada planta.

- Número de flores por planta: obtido através da contagem do número de flores de todas as inflorescências presentes em cada planta.

- Número de legumes verdes por planta: obtido através da contagem do número total de legumes verdes de todas as inflorescências presentes em cada planta.

- Número de legumes maduros por planta: obtido através da contagem do número total de legumes maduros de todas as inflorescências presentes em cada planta. À medida que surgiram os legumes maduros, procedeu-se a colheita dos mesmos. O material após secagem era trilhado, limpo e pesado em balança analítica, obtendo-se assim, o rendimento de sementes por planta, expresso em gramas.

- Número de sementes por legume: dado médio obtido pela contagem do número de sementes presentes nos legumes maduros colhidos em cada data.

- Número de sementes por planta: dado médio obtido pela multiplicação do número de legumes maduros por planta pelo número de sementes por legume.

- Peso médio individual das sementes: determinado conforme as regras de Análise de Sementes – RAS (BRASIL, 1992). Os resultados foram expressos em miligramas.

- Taxa de produção de sementes: evolução da produção de sementes ao longo do florescimento. Determinado pela multiplicação do número de sementes por planta pelo peso individual da semente em cada data avaliada. Dados expressos em gramas por planta.

- Produção total de sementes: obtido pelo somatório da produção diária de sementes ao longo de todo o período experimental. Dado expresso em gramas por planta.

Para a avaliação do crescimento, determinou-se no 58º dia após o florescimento:

- Altura: Determinada em metros, obtida com auxílio de uma trena.
- Área foliar: dado obtido pela medição de todas as folhas verdes presentes em cada planta através do uso de um planímetro ótico (LI-COR, modelo LI-3100).
- Peso seco total da parte aérea: determinado após secagem do material em estufa com circulação forçada de ar a 65 °C até a estabilização do peso.
- Número de ramificações por planta: dado obtido pela contagem do número dos ramos primários e secundários em cada planta.

Delineamento Experimental e Análise Estatística

O delineamento experimental utilizado foi o completamente casualizado, com nove repetições, sendo cada vaso considerado uma repetição. A análise estatística foi realizada com o auxílio do programa SAS 8.2 (SAS Institute, 2001), constituindo uma análise de variância (ANOVA) para medidas repetidas no tempo das variáveis: inflorescências, flores por planta, flores por inflorescência, legumes verdes, legumes maduros, sementes por

legume, sementes por planta, peso de sementes e produção diária de sementes. A partir dos resultados fornecidos por esta análise, foi realizada uma análise de regressão para os efeitos principais e/ou interações significativas. Para as variáveis: altura, área foliar, peso seco total da parte aérea, número de ramificações, período médio do início do florescimento e produção total de sementes, foram realizadas uma ANOVA e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

3.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As condições ambientais favoráveis da casa de vegetação (temperatura do ar elevada), a baixa competição por luz (uma planta por vaso), a ausência de supressão do crescimento promovido pelo corte e/ou pelo pastejo e o tutoramento ao longo do período experimental proporcionaram as plantas um vigoroso desenvolvimento, principalmente nas plantas submetidas a uma boa condição hídrica, o que dificultou as avaliações de florescimento a partir de determinado momento, dado a altura e o grau de entrelaçamento que as plantas apresentavam. Por estas razões o experimento foi conduzido até o 58º dia após o início do florescimento (DAF), data na qual as plantas foram cortadas para avaliação do crescimento até este momento.

Altura

A análise da variação da altura média das plantas nesta data mostrou diferenças significativas para o fator água ($p < 0,0001$) e para o fator movimentação foliar ($p = 0,0064$), não havendo efeito para a interação entre

estes fatores ($p=0,3572$) (Apêndice 5) . A altura das plantas submetidas a 100% CC ($2,41 \pm 0,40$ m, média seguida pelo desvio padrão) superou a altura das submetidas a 60% CC ($1,58 \pm 0,40$ m, média seguida pelo desvio padrão) (Figura 5A). Este resultado acorda com KRAMER & BOYER (1995), que citaram a redução da altura como um dos principais efeitos do déficit hídrico. Com relação à movimentação foliar, a altura média das plantas com folhas livremente orientadas ($2,19 \pm 0,29$ m, média seguida pelo desvio padrão) foi superior às plantas com folhas restritas ($1,80 \pm 0,29$ m, média seguida pelo desvio padrão) (Figura 5B).

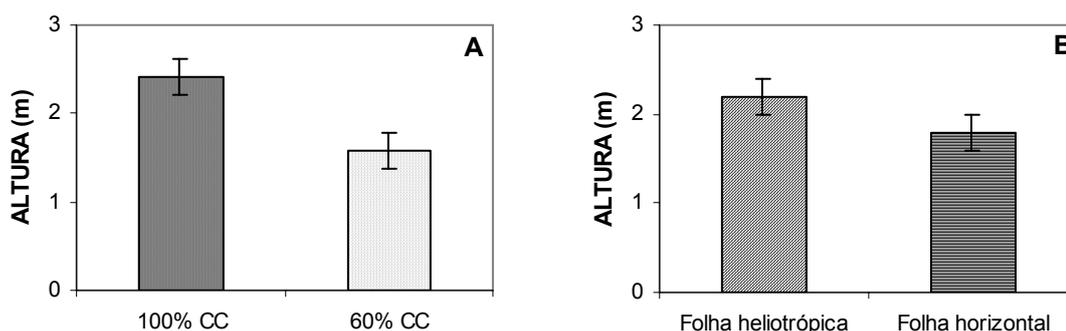


Figura 5. Altura média de plantas de *M. lathyroides* 58 dias após o início do florescimento, cultivadas em vasos, em condições de casa de vegetação e submetidas a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B). Porto Alegre, RS – 2003.

Em ambas as situações esta variável apresentou valores acima dos encontrados na literatura para a espécie, que cita média de 0,5 a 1,0 m, podendo alcançar 1,50 m quando adquirido o hábito trepador (BOGDAN, 1977; SKERMAN *et al.*, 1988). Este comportamento pode ser atribuído às temperaturas mais elevadas dentro da casa de vegetação, associadas a uma

maior quantidade de radiação difusa no ambiente e ao tutoramento das plantas durante o período experimental.

Número de ramificações

O número médio de ramificações aos 58 DAF mostrou diferença significativa para a interação entre disponibilidade hídrica e movimentação foliar ($p=0,0445$; Apêndice 6). Observa-se na Tabela 1 que as plantas com folhas heliotrópicas apresentaram maior número de ramificações em boas condições hídricas, enquanto para as plantas com folhas restritas, o nível hídrico não influenciou o número de ramificações. Dentro de um mesmo nível hídrico as plantas heliotrópicas e restritas não apresentaram diferença significativa, sendo o valor absoluto do número de ramificações no tratamento 100% CC superior ao tratamento 60% CC.

Tabela 1. Número de ramificações de plantas de *M. lathyroides* aos 58 DAF, cultivadas em vasos, em condições de casa de vegetação e submetidas a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas). Porto Alegre, RS – 2003.

	100% CC	60% CC	Média
Folhas heliotrópicas	4,11 ± 1,28^{Aa}	1,77 ± 1,28^{Ab}	2,94
Folhas horizontais	3,33 ± 1,28^{Ab}	2,77 ± 1,28^{Ab}	3,05
Média	3,72	2,27	-

Médias seguidas da mesma letra maiúscula nas colunas não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($\alpha=0,05$).

Médias seguidas da mesma letra minúscula nas linhas não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($\alpha=0,05$).

Esta resposta pode indicar que plantas com folhas heliotrópicas submetidas à baixa disponibilidade hídrica ao minimizarem a interceptação da

radiação solar direta reduziram desta forma a disponibilidade de fotoassimilados na parte aérea, mais especificamente em ramificações.

Área foliar

A maior altura associada a um maior número de ramificações possibilitou um maior desenvolvimento de área foliar para o tratamento 100% da CC ($p < 0,0001$) e para o tratamento com livre movimentação foliar ($p = 0,0220$), comparado aos tratamentos 60% CC e com folhas restritas, respectivamente, não se observando efeito significativo para a interação entre o heliotropismo e a disponibilidade hídrica (Apêndice 7).

Plantas submetidas a 60% CC apresentaram reduções superiores a 50% na área foliar em relação às plantas submetidas a 100% CC (Figuras 6A). Os efeitos da redução da área foliar em condições de restrição hídrica podem ser atribuídos também a redução da divisão e do crescimento celular, que são dependentes do turgor (BARLOW, 1980), da menor taxa de surgimento de folhas novas, e da maior taxa de senescência (HSIAO, 1973; TURNER & BEGGER, 1978).

Para o efeito da movimentação foliar, observa-se uma redução superior a 200 cm² na área foliar média de plantas com folhas restritas em relação a plantas com folhas heliotrópicas (Figura 6B). Pode-se considerar a combinação dia-paraheliotropismo ao longo do dia para se justificar este resultado (FORSETH, 1990; ROSA & FORSETH, 1995). Esta combinação pode ter permitido maiores taxas fotossintéticas em horários favoráveis e pode reduzir o estresse térmico, luminoso e hídrico nos horários de maior demanda

evaporativa, evitando danos ao aparato fotossintético e permitindo que a folha atue como fonte de fotoassimilados por um período mais longo, aumentando seu tempo de vida (FORSETH, 1990; ROSA *et al*, 1991). Adicionalmente, a menor duração de vida da folha observada em plantas com folhas restritas (Figura 4) também pode ter influenciado na área foliar média.

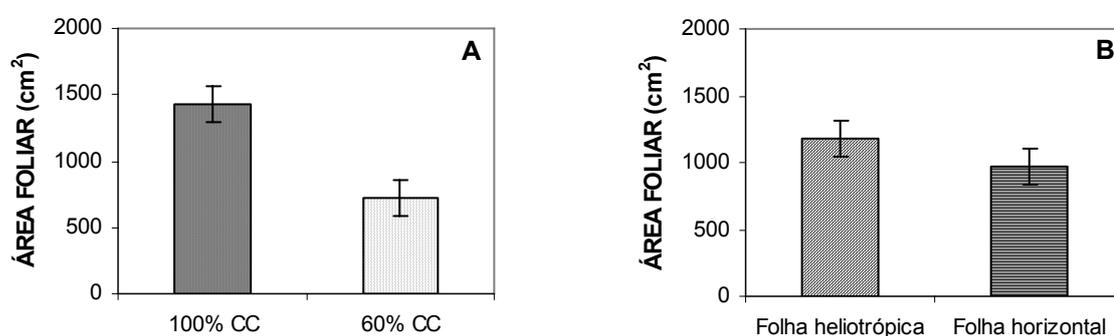


Figura 6. Área foliar total de plantas de *M. lathyroides* 58 DAF, cultivadas em vasos, em condições de casa de vegetação e submetidas a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B). Porto Alegre, RS – 2003.

Peso seco total da parte aérea

Para o peso seco total da parte aérea aos 58 DAF, observou-se apenas o efeito significativo da disponibilidade hídrica ($p < 0,0001$), não se observando efeito para o heliotropismo ($p = 0,1637$) nem para a interação entre heliotropismo e água ($p = 0,1694$; Apêndice 8).

Plantas sob restrição hídrica (60% CC) apresentaram uma redução de quase 60% no peso seco total da parte aérea (Figura 7). TAYLOR *et al.* (1959), demonstraram que a produção de forragem decresceu com o aumento do déficit hídrico. Reduções na divisão e alongação celular, na fotossíntese, e alterações no metabolismo de carboidratos são consideradas as causas mais

relevantes para a redução na produção de matéria seca em condições de estresse hídrico (HENDERSON et al, 1979; PIMENTEL, 1999; BERGONCI *et al.*, 2000). Estes efeitos fisiológicos influenciaram a altura, o número de ramificações e a área foliar, e proporcionaram ao tratamento 60% CC uma redução no peso seco total da parte aérea.

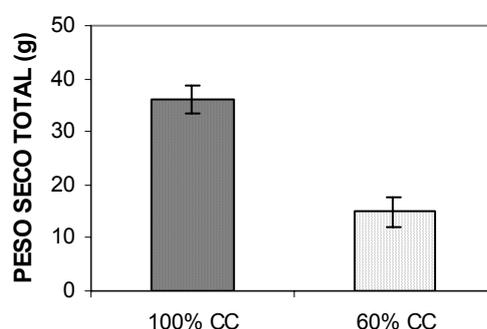


Figura 7. Peso seco total de plantas de *M. lathyroides* 58 DAF, cultivadas em vasos, em condições de casa de vegetação e submetidas a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC). Porto Alegre, RS – 2003.

Período médio para o início do florescimento

A Figura 8 apresenta o período médio para o início do florescimento (PMF) em função da movimentação foliar e da disponibilidade hídrica. Observa-se que não há diferença significativa para os efeitos principais disponibilidade hídrica ($p=0,6062$) e heliotropismo ($p=0,3327$) nem para a interação destes fatores ($p=0,7452$) (Apêndice 9). Esta resposta pode ser atribuída ao curto período de exposição aos tratamentos até o início do florescimento da cultura, haja vista que estes só foram implementados aos 35 dias após a semeadura (DAS), e as plantas floresceram em média aos 60 DAS. Um experimento piloto realizado somente com níveis de movimentação foliar indicou diferença

significativa ($p < 0,0001$) no PMIF (Apêndice 10). Neste experimento, as plantas com movimentação foliar livre iniciaram o florescimento mais precocemente (10 dias em média) em relação às plantas com folhas restritas (Figura 9).

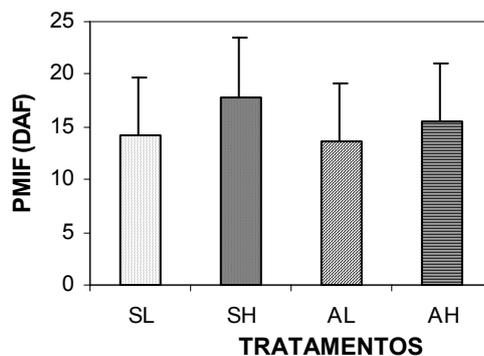


Figura 8. Período médio do início do florescimento (PMIF) de plantas de *M. lathyroides* cultivadas em casa de vegetação e submetidas à combinação de dois níveis hídricos (100% (A) e 60% (S) da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas (L) e restritas (H)). Porto Alegre, RS – 2003.

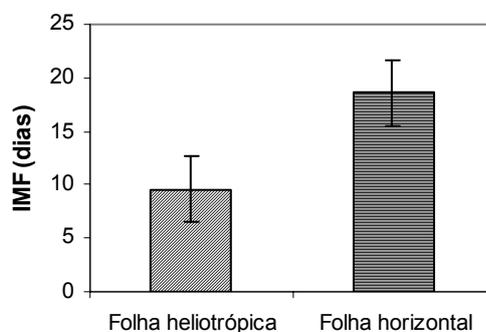


Figura 9. Período médio do início do florescimento (PMIF) de plantas de *M. lathyroides* cultivadas em casa de vegetação e submetidas a dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas). Porto Alegre – RS, 2002.

Por se tratar de uma espécie fotoperiodicamente neutra, e por este motivo depender do acúmulo de uma soma térmica para o florescimento (LEDEZMA, 2000; FERREIRA, 2002), pode-se sugerir que a combinação de

movimentos dia e paraheliotrópicos ao longo do dia no tratamento com folhas heliotrópicas pode ter possibilitado maiores acúmulos de temperatura em relação aos tratamentos com folhas restritas, estimulando mais precocemente os eventos fenológicos necessários para o início do florescimento.

Número total de inflorescências por planta (NTI/P)

Segundo CARAMBULA (1981), os componentes do rendimento de sementes são determinados desde o desenvolvimento vegetativo até o final do desenvolvimento reprodutivo. Durante o desenvolvimento vegetativo as condições ambientais e de manejo provocam mudança no número de ramificações, responsáveis pelo primeiro componente da produção de sementes, o número de inflorescências por área e/ou por planta.

A análise de variância para o número total de inflorescências por planta (NTI/P) revelou efeito significativo ($p=0,0151$) para a interação heliotropismo x disponibilidade hídrica x dias após o início do florescimento (DAF) (Apêndice 11). Ao se avaliar a Figura 10, observa-se que o NTI/P aumentou linearmente a partir do início do florescimento até o 58° DAF, apresentando nesta data uma média de 23,0 inflorescências no tratamento com folhas livremente orientadas submetidas a 100% da CC (AL) ($NTI/P = 0,44378x - 1,32687$, $r^2=0,98$), 18,4 no tratamento com folhas restritas à movimentação submetidas a 100% da CC (AH) ($NTI/P = 0,37358x - 2,41952$, $r^2=0,98$), 9,6 no tratamento com folhas livremente orientadas submetidas a 60% da CC (SL) ($NTI/P = 0,19113x - 0,53502$, $r^2=0,97$) e 8,9 no tratamento com folhas restritas à movimentação submetidas a 60% da CC (SH) ($NTI/P = 0,18641x - 0,92533$,

$r^2=0,96$). BASEGGIO (1997) citou que o NTI/m^2 em *Desmodium incanum* aumentou linearmente até um determinado momento, alcançando um ponto máximo (2172 Graus-dia), a partir do qual a taxa de emissão de novas inflorescências diminuiu, reduzindo paulatinamente o NTI/m^2 até este atingir valor zero aos 3933 Graus-dia. Por apresentar um longo período de florescimento (cerca de 6 meses para a região Sul do Brasil), o comportamento do NTI/P em *Macroptilium lathyroides* pode se portar da mesma maneira que para o *D. incanum*, porém como as avaliações foram realizadas em um curto período do florescimento (2 meses), este pode ter coincido apenas com a fase de aumento linear deste componente.

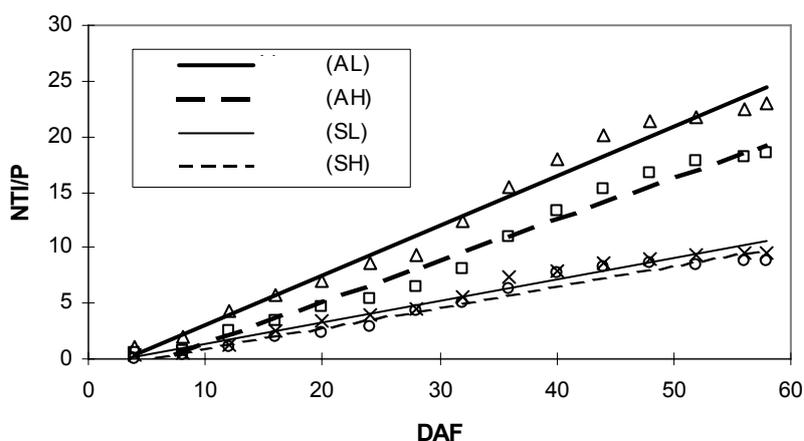


Figura 10. Evolução do número total de inflorescências por planta (NTI/P) de *M. lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido à combinação de dois níveis hídricos (100% (A) e 60% (S) da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas (L) e restritas (H)), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre, RS – 2003.

Comparando-se os tratamentos com mesmo grau de movimentação foliar (AL x SL e AH x SH), observa-se que a redução da umidade do solo de

100% da capacidade de campo (CC) para 60% da CC provocou uma queda de 58,43% e 52% nas plantas com movimentação livre e restrita, respectivamente. Segundo BAZZAZ & ACKERLY (1992), a restrição hídrica moderada no início do período reprodutivo é favorável ao florescimento em plantas de crescimento indeterminado, pois esta situação inibe o crescimento meristemático apical e favorece a alocação de recursos para o desenvolvimento do aparato reprodutivo. Porém, o estresse hídrico mais severo e prolongado, que foi o caso deste experimento, inibe tanto o crescimento vegetativo quanto o desenvolvimento reprodutivo (CHIARELLO & GULMON, 1992). Nestas situações, há pouca alocação de reservas devido às baixas taxas fotossintéticas, e estas geralmente são utilizadas pela parte vegetativa da planta, reduzindo desta forma o envio de recursos para o desenvolvimento reprodutivo.

O efeito do heliotropismo pode ser observado pela comparação dos tratamentos com mesma disponibilidade hídrica (AL x AH e SL x SH). Na condição de restrição hídrica, a diferença no NTI/P no 58º DAF entre as plantas com movimentação livre e restrita é muito pequena. No entanto, para a condição hídrica favorável observa-se que as plantas com movimentação livre apresentam em média 5,0 inflorescências a mais do que as plantas com movimentação restrita nesta data. Esta resposta indica que apesar da interação, a água é o principal agente controlador da emissão de inflorescências, sendo o heliotropismo um fator complementar em condições hídricas favoráveis, sendo pouco influente em situações de baixa disponibilidade hídrica. Como a movimentação foliar é dependente do turgor de

células especializadas (SATTER, 1990), a restrição hídrica pode ter influenciado o grau de heliotropismo apresentado pelas plantas, reduzindo desta forma seus efeitos, que são melhor observados em situações hídricas favoráveis.

Número total de flores por planta (NTF/P)

Para o número total de flores por planta (NTF/P) verifica-se um efeito para a interação disponibilidade hídrica x DAF ($p < 0,0001$) e outro para a interação heliotropismo x DAF ($p = 0,0093$), não se observando efeito significativo para a interação heliotropismo x disponibilidade hídrica x DAF ($p = 0,7713$) (Apêndice 12).

Na Figura 11A, observa-se para ambos os níveis hídricos, dois picos de produção de flores, sendo estes intercalados por um período de menor produção, e bem representados por uma regressão de quarta e outra quinta ordem para os tratamentos 100% CC e 60% CC, respectivamente (Apêndice 20). O comportamento encontrado está relacionado com o tipo de florescimento apresentado por *M. lathyroides*, que apesar de ser indeterminado para a planta, é determinado nas hastes. Inicialmente, a haste principal emite inflorescências, e estas produzem flores, alcançando um ponto máximo que é representado pelo primeiro pico de produção. Com o esgotamento de recursos da haste principal no preenchimento das vagens e enchimento de grãos e a realocação destes para as ramificações, há uma redução no NTF/P até o 24º DAF. A partir desta data, há uma retomada na emissão de flores pelas hastes primárias e secundárias, alcançando desta forma o segundo pico de produção de flores

aos 36 e 50 dias para plantas submetidas a 60% e 100% da CC, respectivamente.

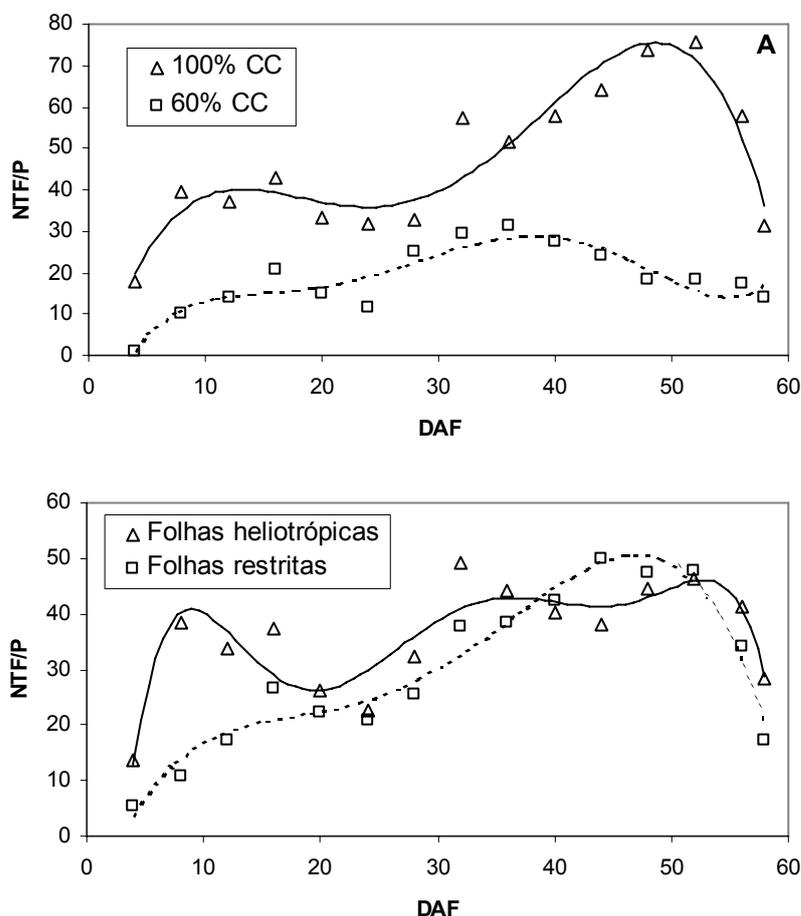


Figura 11. Evolução do número total de flores por planta (NTF/P) de *M. lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.

Vários são os fatores que afetam a formação de flores, dentre estes, sabe-se que a restrição hídrica possui um papel de destaque (ELGERSMA, 1991; KRAMER & BOYER, 1995). Este fato, associado ao maior número de inflorescências possibilitou uma maior produção de flores ao longo de todo o período avaliado para os tratamentos submetidos a 100% da CC.

O NTF/P comporta-se da mesma maneira para o efeito da movimentação foliar (Figura 11B), melhor representados por uma regressão de sexta ordem para o tratamento com folhas heliotrópicas e outra de quarta ordem para as plantas com folhas restritas (Apêndice 20). Em plantas com folhas heliotrópicas observam-se três picos de produção de flores e para plantas com folhas restritas não se observa uma redução evidente entre os picos de produção de flores. Como o NTI/P para estes dois tratamentos foi muito similar, esta diferença pode ser atribuída principalmente pelo maior número de flores por inflorescência (NTF/I) nos tratamentos com folhas livremente orientadas, principalmente até o 35° DAF (Figura 12).

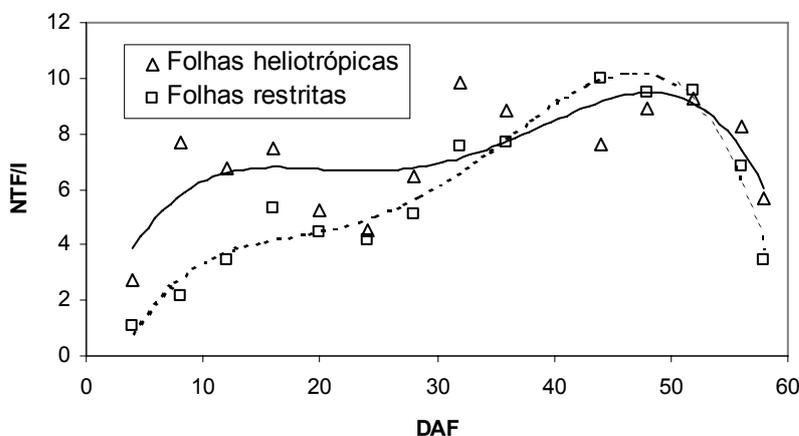


Figura 12. Evolução do número total de flores por inflorescência (NTF/I) de *M. lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.

Número total de legumes verdes por planta (NTLV/P)

Seguindo o padrão de resposta do NTF/P, o número total de legumes verdes por planta (NTLV/P) também apresentou efeitos independentes para a interação disponibilidade hídrica x DAF ($p < 0,0001$) e para a interação heliotropismo x DAF ($p = 0,0005$) (Apêndice 13). As Figura 13A e 13B apresentam a dinâmica do NTLV/P ao longo dos DAF para o efeito da disponibilidade hídrica e do heliotropismo, respectivamente. A regressão de quarta ordem foi a que mais se adequou ao comportamento deste componente para ambas as interações (Apêndice 20).

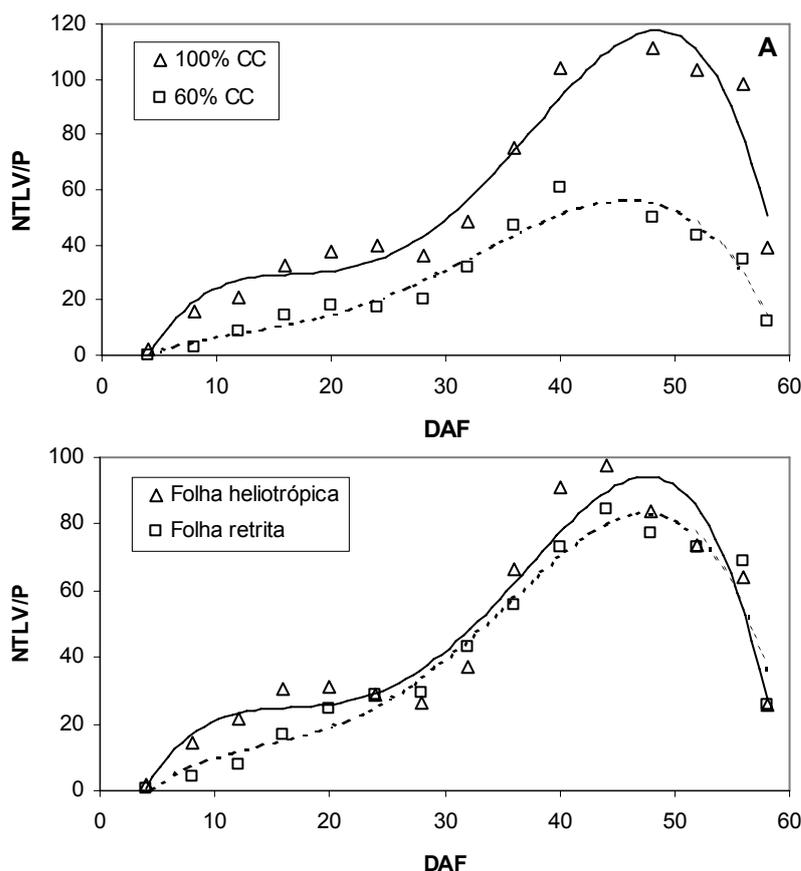


Figura 13. Evolução do número total de legumes verdes por planta (NTLV/P) de *M. lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.

Para ambos os efeitos, a resposta para esta variável seguiu o comportamento do NTF/P, ou seja, a partir do oitavo DAF, as primeiras flores emitidas começaram a formar os primeiros legumes verdes, aumentando assim seu número aproximadamente até o vigésimo DAF, período este correspondente ao florescimento da haste principal. A partir do florescimento das ramificações, o NTLV/P apresenta um novo aumento no seu valor, alcançando um ponto de máximo aproximadamente aos 45 DAF. Após esta data houve uma redução no NTLV/P até o último dia de avaliação.

Número total de legumes maduros por planta (NTLM/P)

A Figura 14 apresenta o número total de legumes maduros por planta (NTLM/P), que também apresentou efeitos independentes para as interações disponibilidade hídrica x DAF ($p=0,0128$) e heliotropismo x DAF ($p=0,0030$) (Apêndice 14) .

As respostas para ambos os tratamentos (movimentação foliar e disponibilidade hídrica) foi semelhante, mostrando uma tendência de aumento inicial do NTLM/P, seguido por um período de estabilidade, e, finalmente por um novo aumento até o final das avaliações. O efeito da alta disponibilidade hídrica (100% CC) melhor se ajustou em uma regressão cúbica, enquanto para os efeitos da baixa disponibilidade hídrica (60% CC), das plantas com folhas heliotrópicas e com folhas restritas se enquadraram em uma regressão de quarta ordem (Apêndice 20).

Por ser uma planta de hábito indeterminado, *M. lathyroides* apresenta um longo período de florescimento (cerca de seis meses). Como as

avaliações foram realizadas apenas durante 58 dias, o NTLM/P apresentou aumento até a última data avaliada, seguindo a dinâmica de florescimento observado para as flores e para os legumes verdes.

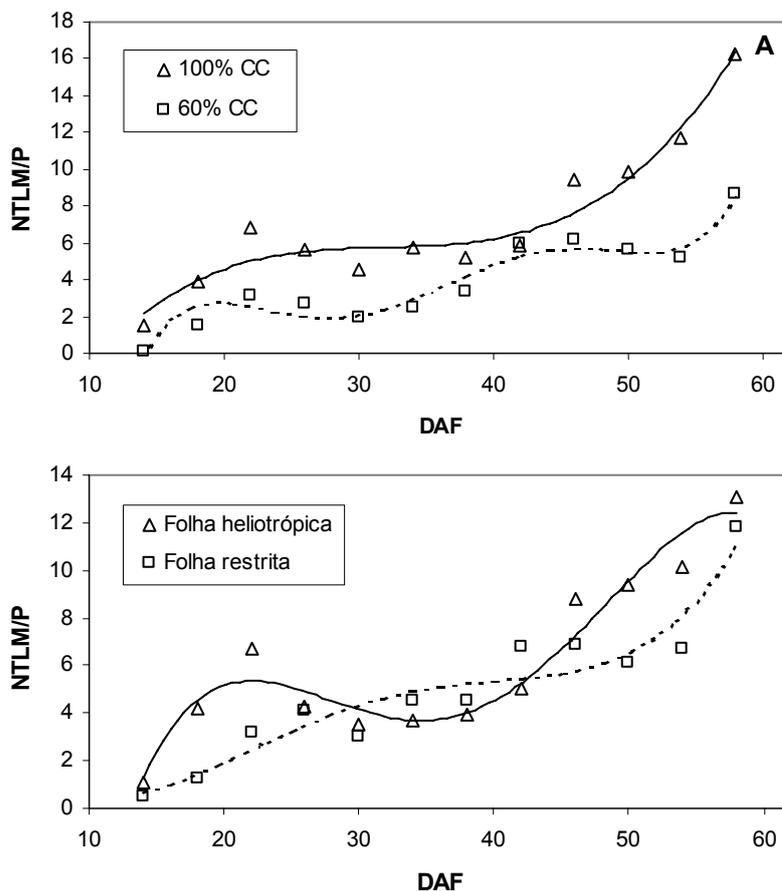


Figura 14. Evolução do número total de legumes maduros por planta (NTLM/P) de *M. lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.

Número médio de sementes por legume (S/L)

A variável número médio de sementes por legume (S/L) não apresentou efeito significativo ($p=0,5073$) para a interação heliotropismo x disponibilidade hídrica x DAF, nem para as interações heliotropismo x DAF e disponibilidade hídrica x DAF, sendo este observado apenas para os efeitos

principais da disponibilidade hídrica ($p=0,0091$) e dos DAF ($p=0,0424$), mas sem apresentar uma tendência definida (Apêndice 15). Os valores do S/L encontrados ao longo do período avaliado variaram entre 16,5 e 20,5, concordando com SKERMAN *et al.* (1988) que apontaram um número médio de 20 sementes por legume para esta espécie.

Número total de sementes por planta (NTS/P)

A Figura 15 apresenta o número total de sementes por planta (NTS/P).

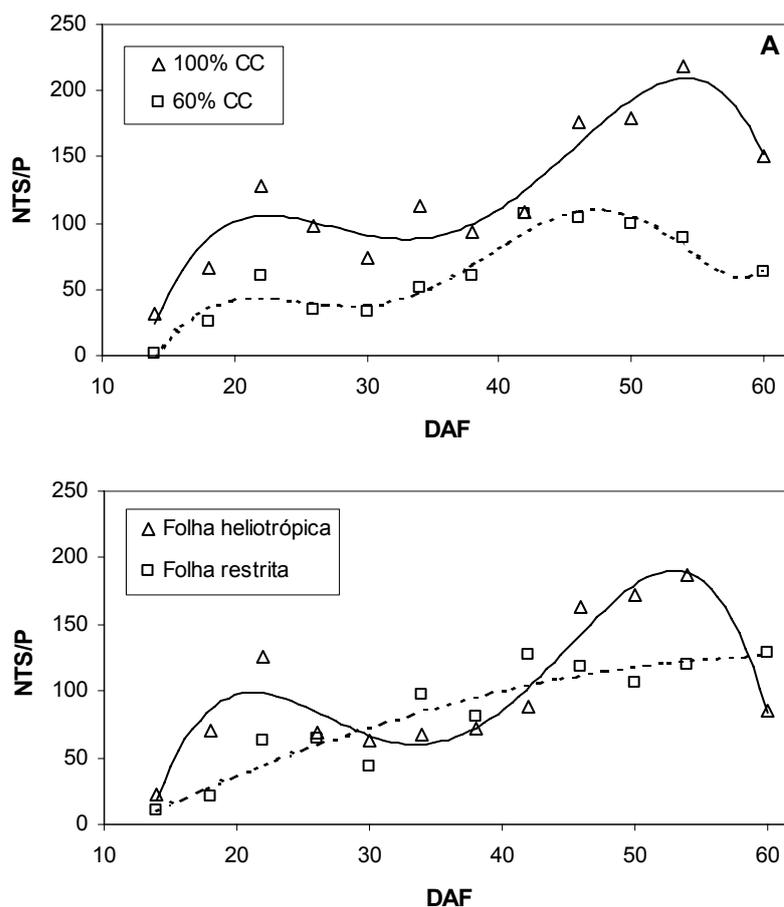


Figura 15. Evolução do número total de sementes por planta (NTS/P) de *M. lathyroides* cultivados em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC) (A) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas e restritas) (B), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.

Observa-se um efeito significativo para a interação disponibilidade hídrica x DAF ($p=0,0092$) e outro para a interação heliotropismo x DAF ($p=0,0007$) (Apêndice 16).

Os tratamentos 100% CC e com folhas heliotrópicas apresentaram um maior NTS/P em relação aos tratamentos 60% CC e folhas restritas, respectivamente. Como o número de sementes por legume não diferiu entre os tratamentos avaliados, esta resposta pode ser atribuída ao maior NTLM/P.

Peso individual da semente (PIS)

O peso individual de sementes (PIS) apresentou uma resposta significativa para a interação água x DAF ($p=0,0646$), não sendo observado um efeito principal para o heliotropismo ($p=0,8676$), nem para a interação heliotropismo x DAF ($p=0,5343$) (Apêndice 17). A figura 16 mostra que plantas submetidas a uma menor disponibilidade hídrica apresentaram uma resposta quadrática, com maior PIS ao longo de quase todo o período experimental, decrescendo a partir do 42º DAF. Em plantas bem hidratadas, a resposta encontrada foi linear e crescente até o final das avaliações (Apêndice 20). TAYLOR *et al.* (1959) apontaram um favorecimento no enchimento de grãos quando a umidade do solo é mais baixa. Conforme LAY (1980), esta restrição hídrica impede novos crescimentos vegetativos, os quais necessitam de substâncias que deveriam ser destinadas ao enchimento das sementes e, no entanto, são direcionadas para os meristemas foliares e caulinares em desenvolvimento.

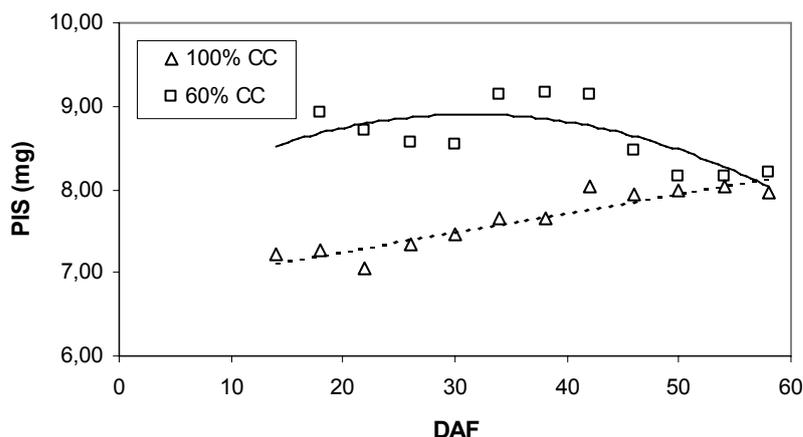


Figura 16. Evolução do peso individual de sementes (PIS), em mg, de *M. lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre - RS, 2003.

Taxa de produção de sementes por planta (TPS/P)

A Figura 17 apresenta a produção diária de sementes por planta (PDS/P) ao longo do período de florescimento. Para esta variável observou-se o efeito da interação heliotropismo X disponibilidade hídrica X DAF ($p=0,0085$; Apêndice 18). O tratamento AL se ajustou melhor a uma regressão de quarta ordem ($y = -1E-05 x^4 + 0,0022 x^3 - 0,1161 x^2 + 2,5098 x - 16,719$; $r^2 = 0,607$), enquanto os demais se adequaram a uma de quinta ordem ($y = 6E-07 x^5 - 0,0001 x^4 + 0,008 x^3 - 0,2706 x^2 + 4,3154 x - 23,921$, $r^2 = 0,8529$ para AH; $y = 9E-07 x^5 - 0,0002 x^4 + 0,016 x^3 - 0,4373 x^2 + 7,137 x - 42,708$; $r^2 = 0,8382$ para SL; $y = 1E-07 x^5 - 0,0002 x^4 + 0,0141 x^3 - 0,4727 x^2 + 7,5205 x - 44,39$; $r^2 = 0,6119$ para SH).

Observam-se dois picos de produção para os tratamentos AL e AH, sendo o primeiro aos 18 e 20 DAF e o segundo aos 55 DAF para AL. O segundo pico para AH não foi observado devido ao final das avaliações. No

tratamento SH observam-se dois picos de produção de sementes (PS), aos 20 e 42 DAF, e um terceiro não bem definido também devido ao fim das avaliações. Já o tratamento SL apresentou um primeiro pico de PS aos 20 dias, e outro aos 45. Este último foi seguido de um aumento posterior, sem observar nenhum decréscimo.

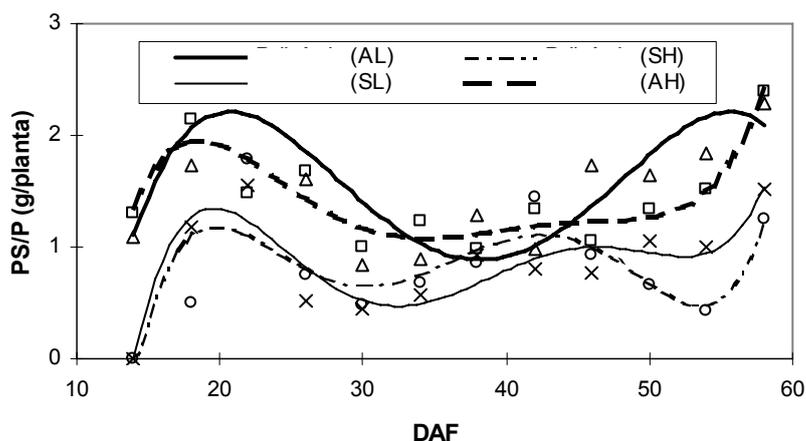


Figura 17. Evolução da taxa de produção de sementes por planta (TPS/P), em gramas, de *M. lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido à combinação de dois níveis hídricos (100% (A) e 60% (S) da CC) e dois níveis de movimentação foliar (folhas livremente orientadas (L) e restritas (H)), em função dos dias após o início do florescimento. Porto Alegre, RS – 2003.

O comportamento cíclico observado em todos os tratamentos pode ser justificado pelo fato da espécie apresentar hábito de crescimento indeterminado. As inflorescências de *M. lathyroides* emitem flores escalonadamente ao longo do período de florescimento avaliado. Provavelmente se as avaliações fossem realizadas em uma população de plantas, o comportamento para esta variável seria quadrático, com um pico de PS bem definido, pois nesta população constariam plantas em vários estágios de florescimento. BASEGGIO (1997), trabalhando com dinâmica de florescimento em uma população de *Desmodium incanum*, observou

inflorescências em diferentes estágios fenológicos ao longo de todo o período de florescimento para esta espécie, obtendo uma resposta quadrática para o rendimento potencial de sementes ao longo do tempo.

Ao se comparar o efeito da água (tratamentos AL e AH contra SL e SH, respectivamente) na TPS/P, observa-se que a restrição hídrica reduziu em média 50% a TPS/P ao longo de quase todo o período de florescimento avaliado. Já a movimentação foliar mostrou respostas menos evidentes na TPS/P, sendo que a diferença mais marcante foi observada em situações de boa condição hídrica (tratamento AL contra SL). Esta resposta é um indicador de que a disponibilidade de água no solo foi o principal fator limitante da produção de sementes em *M. lathyroides*.

Produção total de sementes por planta (PTS/P)

A produção total de sementes (PTS/P) foi obtida através do somatório da TPS/P ao longo de todo o período do florescimento avaliado. Apenas o efeito da disponibilidade hídrica foi observado para esta variável ($p=0,0008$), não se observando um efeito significativo para o heliotropismo ($p=0,2135$) nem para a interação disponibilidade hídrica x heliotropismo (0,5513) (Apêndice 19).

Plantas submetidas a 60% da capacidade de campo apresentaram uma redução média de 44% na produção total de sementes, independentemente da movimentação foliar (Figura 18). Esta diferença na PTS/P pode ser atribuída a alguns componentes do rendimento, já que a PTS/P é função do S/L, do PIS e do NTLM/P, e este último componente por

sua vez depende do NTI/P e do NTF/I. Apesar do PIS ser superior em plantas submetidas a 60% da CC, o S/L e, principalmente o NTLM/P apresentam valores muito superiores para plantas sob boa disponibilidade hídrica. Para o efeito do heliotropismo, observou-se que plantas com folhas restritas apresentaram uma redução de cerca de 20% na PTS, apesar de não ser significativamente diferente do tratamento com folhas livremente orientadas. A movimentação parcial das folhas com pulvino pintado (principalmente as do estrato superior da planta) nos horários de maior demanda evaporativa dos dias que apresentaram alta temperatura do ar (Figura 1) podem ter influenciado esta resposta. Com isso, a diferença no NTF/P, NTLV/P e NTLM/P entre as plantas com folhas livremente orientadas e restritas pode ter sido reduzida devido a menor imposição do tratamento de restrição a movimentação.

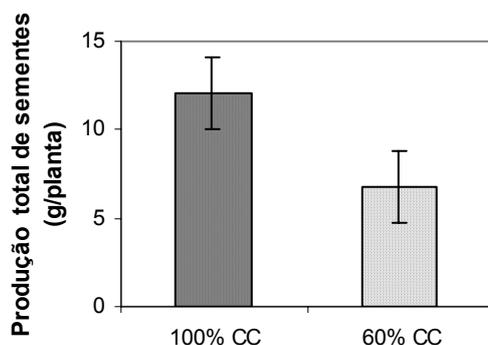


Figura 18. Produção total de sementes por planta em gramas (PTS/P) de *M. lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a dois níveis hídricos (100% e 60% da CC). Porto Alegre - RS, 2003.

3.5 CONCLUSÕES

4) Sob condições hídricas favoráveis, o heliotropismo promoveu um aumento nos componentes de rendimento, em função de um maior desenvolvimento vegetativo/reprodutivo das plantas. Já sob baixa disponibilidade hídrica, a movimentação foliar não promoveu melhoria dos componentes do rendimento.

5) A produção total de sementes por planta foi influenciada apenas pelo grau de umidade do solo.

CAPÍTULO IV

CONCLUSÕES GERAIS

A alta umidade do solo (100% CC) permitiu que as plantas se orientassem em direção ao sol mesmo nos horários de maior demanda evaporativa. Esta resposta pode ser atribuída a menor susceptibilidade destas aos estresses luminoso e térmico em função da melhor condição hídrica imposta por este tratamento. Adicionalmente, plantas submetidas a uma baixa umidade do solo (60% CC) reduziram a incidência de radiação solar direta nestes horários (via paraheliotropismo), em relação às plantas bem hidratadas. A combinação de uma orientação aleatória com ângulos foliares íngremes pode ter proporcionado menores taxas fotossintéticas nestes horários para as plantas submetidas à restrição hídrica.

A restrição da movimentação foliar através da pintura do pulvino não impediu a orientação e a inclinação dos folíolos nos horários de maior demanda evaporativa e temperatura do ar elevada, principalmente no estrato superior da planta. Este comportamento pode estar associado à resposta do pulvino à temperatura do ar.

Em contrapartida, plantas com movimentação livre mantêm maior teor de clorofila, determinando maior duração da vida da folha, independente da disponibilidade hídrica. Esta resposta pode ter permitido que plantas

heliotrópicas submetidas a condições hídricas favoráveis tenham aumentado os componentes de rendimento, em função de um maior desenvolvimento vegetativo/reprodutivo das plantas (maior área foliar, devido a maior duração de vida da folha). Já sob baixa disponibilidade hídrica, a movimentação foliar não promoveu melhoria dos componentes do rendimento, demonstrando que a água atua como um fator principal e a movimentação foliar como uma coadjuvante. Isto pode ser confirmado pois a produção total de sementes por planta foi influenciada apenas pelo grau de umidade do solo.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, C.A.; VALLS, J.F.M. Leguminosas forrageiras. In: ALLEN, C.A.; VALLS, J.F.M. **Recursos forrageiros nativos do pantanal mato-grossense**. Brasília: EMBRAPA – CENARGEM, 1987. p.105-109.
- ANGELOCCI, L.R. **Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera**: introdução ao tratamento biofísico. Piracicaba, SP: Edição do autor, 2002. 272p.
- BARLOW, E.W.R.; MUNNS, R.E.; BRADY, C.J. Drought responses of apical meristems. In: TURNER, N.C.; KRAMER, P.J. (Eds.). **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: Wiley, 1980. p.295-308.
- BASEGGIO, J. **Dinâmica de florescimento, produção de sementes e padrões para a análise da germinação de sementes de *Desmodium incanum* DC**. 1997. 107 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.
- BAZZAZ, F.A.; ACKERLY, D.D. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. IN: FENNER, M. (Ed.). **Seeds: The ecology of regeneration in plant communities**. Oxon, UK: Springer-Verlag, 1995. p. 1-26.
- BEGG, J.E.; TORSELL, B.W.R. Diaphotrophic and parahelionastic leaf movements in *Stylosanthes humilis* HBK. **Royal Society of New Zeland Bulletin**, New Zeland, n.12, p.277-283, 1974.
- BERG, V.S.; HEUCHELIN, S. Leaf orientation of soybean seedlings. I. Effect of water potential and photosynthetic photon flux density on paraheliotropism. **Crop Science**, Madison, v.30, p.631-638, 1990.
- BERGONCI, J.I. et al. Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.35, n.8, p.1531-1540, 2000.
- BIELLENBERG, D.G.; MILLER, J.D.; BERG, V.S. Paraheliotropism in two *Phaseolus* species: combined effects of photon flux density and Pulvinus temperature, and consequences for leaf gas exchange. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v.49, p.95-105, 2003.
- BLAD, B.L.; BAKER, D.G. Orientation and distribution of leaves within soybean canopies. **Agronomy Journal**, Madison, v.61, p.26-29, 1972.
- BOGDAN, A.V. **Tropical pasture and fodder plants**. New York: Longman, 1977. 474 p.

- BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Secretaria Nacional de Defesa Vegetal. **Regras para Análise de Sementes**. Brasília – DF, 1992. 365p.
- BURKE, J.J.; UPCHURCH, D.R. Leaf temperature and transpirational control in cotton. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, n.29, p.487-492, 1989.
- CALDAS, L.S. et al. Leaf heliotropism in *Pterodon pubescens*, a woody legume from the brazilian cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Viçosa, v.9, n.1, p.1-7, 1997.
- CAMILO, P.C.; MONKS, P.L.; REIS, J.C. Curva de produção e qualidade da forragem do feijão dos arrozais (*Macroptilium lathyroides* (L.) Urb. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37., 2000, Viçosa. **Resumos...** Viçosa: SBZ, 2000. p. 64.
- CARAMBULA, M. **Produccion de semillas de plantas forrajeras**. Montevideo: Hemisferio Sur, 1981. 518p.
- CHIARELLO, N.R.; GULMON, S.L. Stress effects on plant reproduction. In: MOONEY, H.A.; WINNER, W.E.; PELL, E.J. (Eds.). **Responses of plants to multiple stresses**. San Diego, California: Academic Press, 1991. p.162-184.
- DUBERTZ, S. An unusual photonastism induced by drought in *Phaseolus vulgaris*. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, n.47, p.1640-1641, 1969.
- EHLERINGER, J. Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress. In: TURNER, N.C.; KRAMER, P.J. (Eds.). **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: Wiley, 1980. p.295-308.
- EHLERINGER, J.R.; FORSETH, I.N. Solar tracking by plants. **Science**, Hawthorn, n.210, p.1094-1098, 1980.
- ELGERSMA, A. Floret site utilization in grasses: definitions, breeding perspectives and methodology. **Journal of Applied Seed Production**, Oregon, n.3, p.55-57, 1991.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília: Embrapa Produção de Informação, 1999. 412 p.
- EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. **Oecologia**, Berlim, v.78, p.9-19, 1989.

- FARQUHAR, G.D.; CAEMMERER, S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: O.L LANGE et al. (Eds.). **Physiological Plant Ecology**. II. Water Relations and Carbon Assimilation. New York: Springer-Verlag, 1982. p. 550-587.
- FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v.33, p. 317-345, 1982.
- FERREIRA, O.G.L. **Efeito do corte no estágio vegetativo e de épocas de colheita sobre o rendimento e qualidade das sementes de *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb.** 2002. 56 f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia – Pastagens) - Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2002.
- FIELD, C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. **Oecologia**, Berlim, v.56, p.341-347, 1983.
- FISCHER, R.A. The effect of water stress at various stages of development on yield processes in wheat. In: SLATYER, R.O. **Plant response to climatic factors**. Paris: UNESCO, 1973. p. 233-241.
- FORSETH, I.N.; EHLERINGER, J.R. Solar tracking response to drought in a desert annual. **Oecologia**, Berlim, n.44, p.159-163, 1980.
- FORSETH, I.N.; TERAMURA, A.H. Kudzu leaf energy budget and calculated transpiration: the influence of leaflet orientation. **Ecology**, Dordrecht, v.67, n.2, p.564-571, 1986.
- FORSETH, I.N. Function of leaf movements. In: SATTER, R. L.; GORTON, H. L.; VOGELMANN, T. C. (Eds.). **The Pulvinus: Motor Organ for Leaf Movement**. Rockville, MD: The American Society of Plant Physiologists, 1990. p.238-261.
- FRANKE, L.B. **Disponibilidade hídrica e doses de fósforo na produção de matéria seca e componentes do rendimento de sementes de alfafa (*Medicago sativa* L.)**. 1993. 175 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1993.
- FU, Q.A.; EHLERINGER, J.R. Modification of paraheliotropic leaf movement in *Phaseolus vulgaris* by photon flux density. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, n.14, p.339-343, 1989.
- FU, Q.A.; EHLERINGER, J.R. Heliotropic leaf movements in Common Beans controlled by air temperature. **Plant Physiology**, Rockville, n.91, p.1162-1167, 1991.

- FU, Q.A.; EHLERINGER, J.R. Paraheliotropic leaf movements in common bean under different soil nutrient levels. **Crop Science**, Madison, v.32, n.5, p.1192-1196, 1992.
- GAMON, J.A.; PEARCY, R.W. Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. **Oecologia**, Berlim, n.79, p.475-481, 1989.
- HEALTH, M.; BARNES, R.; METCALFE, D. **Forages**. Iowa: Iowa University Press, 1985. 643 p.
- HSIAO, T.C. Plants responses to water stress. **Annual Rev. Plant Physiology**. Palo Alto, n.24, p.519-570, 1973.
- JONES, H.G. **Plants and microclimate**: a quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. 428p.
- KAO, W.Y.; FORSETH, I.N. Responses of gas exchange and phototropic leaf orientation in soybean to soil water availability, leaf water potential, air temperature and photosynthetic photon flux. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v.32, n.2, p.153-161, 1992.
- KAO, W.Y.; FORSETH, I.N. Chlorophyll a fluorescence of NO₃-FED vs N₂ - fixing soybean grown under two water treatments. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v.32, n.4, p.343-349, 1992.
- KAO, W.Y.; FORSETH, I.N. Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availabilities. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.15, p.703-710, 1992.
- KECK, R.W.; BOYER, J.S. Chloroplast response at low leaf potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorilation. **Plant Physiology**, Rockville, v.53, p.474-479, 1974.
- KOLLER, D.; LEVITAN, I.; BRIGGS, W.R. The vectorial photo-excitation in solar-tracking leaves of *Lavatera cretica* (MALVACEA). **Photochemistry and Photobiology**, Lausanne, v.42, n.6, p.717-723, 1985.
- KOLLER, D.; COHEN, M. After-effects of vectorial photo-excitation in solar-tracking leaves of *Lavatera cretica* L. – A kinetic analysis. **Journal of Plant Physiology**, Basingstoke, v.133, p.702-709, 1989.
- KOWITHAYAKORN, L.; HUMPHREYS, L.R. Effects of severity and repetition of water stress on seed production of *Macroptilium atropurpureum* cv. Siratro. **Australian J. Agricultural Research**, Collingwood, v.38, p.529-536, 1987.

- KRAMER, P.J. **Water relations of plants**. San Diego, California: Academic Press, 1985. 489 p.
- KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. **Water relations of plants and soils**. San Diego, California: Academic Press, 1995. 565p.
- LANG, A.R.G. Leaf orientation of a cotton plant. **Agricultural Meteorology**, Tokio, v.11, p.37-51, 1973.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos, SP: Rima, 2000. 531p.
- LAY, J.K. White clover seed production with irrigation. In: LANCASHIRE, J.A. (Ed.) **Herbage Seed Production**. New Zealand: New Zealand Grassland Association, 1979. p.70-73.
- LEDEZMA, E.A.P. **Produção de sementes de *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb. em função do espaçamento e épocas de colheita**. 2000. 70 f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia – Pastagens) - Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2000.
- LOOMIS, R. S.; WILLIAMS, W. A.; HALL, E.A. Agricultural productivity. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v.22, p.431-468, 1971.
- LUDLOW, M.M.; BJORKMAN, O. Paraheliotropic leaf movement in siratro as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthetic reactions: damage by excessive light and heat. **Planta**, Secaucu, v.161, p.505-518, 1987.
- MEDEIROS, R.B. **Modelos de semeadura de alfafa (*Medicago sativa* L.) e suas relações com o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo**. 1995. 236 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1995.
- MEYER, W.S.; WALKER, S. Leaflet orientation in water-stressed soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v.73, p.1071-1074, 1981.
- MOONEY, H.A.; BJORKMAN, O.; COLLATAZ, G.J. Photosynthetic acclimation to temperature and water stress in the desert shrub *Larrea divaricata*. **Year Book [Canergie Inst]**, Washington, v. 76, 1977, p. 328-335.
- MOONEY, H.; EHLERINGER, J.R. The carbon gain benefits of solar tracking in a desert annual. **Plant Cell Environment**, Oxford, v.1, p.307-311, 1978.
- MOSS, G.I.; DOWNEY, L.A. Influence of drought stress on female gametophyte development in corn (*Zea mays*) and subsequent grain yield. **Crop Science**, Madison, v.11, p.368-372, 1971.

- MULDOON, D.K. Summer forages under irrigation. 4.The growth and mineral composition of forage legume. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, Collingwood, v.25, p.417-423, 1985.
- OOSTERHUIS, D.M.; WALKER, S.; EASTHAM, J. Soybean leaflet movements as an indicator of crop water stress. **Crop Science**, Madison, v.25, p.1101-1106, 1985.
- PASSIOURA, J.B.; CONDON, A.G.; RICHARDS, R.A. Water deficits, the development of leaf area and crop productivity. In: SMITH, J.A.C; GRIFFITHS, H (Eds.). **Water deficits: plant responses from cell to community**. Oxford – UK: BIOS Scientific, 1993. p. 287-310.
- PEREIRA, J.S. Gas exchange and growth. In: SCHULZE, E.-D.; CALDWELL, M.M. (Eds.). **Ecophysiology of photosynthesis**. New York: Springer-Verlag, 1995. p.147-175.
- PIMENTEL, C. Relações hídricas em dois híbridos de milho sob dois ciclos de deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.34, n.11, p.2021-2027, 1999.
- POWLES, S.B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v.35, p.15-44, 1984.
- POWLES S.B.; BJORKMAN, O. Leaf movement in the shade species *Oxalis oregana*: II. Role in protection against injury by intense light. **Year Book [Carnegie Institution]**, Washington, n.80, p.63-66, 1981.
- PRICHARD, J.M.; FORSETH, I.N. Rapid leaf movement, microclimate, and water relations of two temperate legumes in three contrasting habitats. **American Journal of Botany**, Lawrence, v.75, n.8, p.1201-1211, 1988.
- REED, R.; TRAVIS, R.L. Paraheliotropic leaf movements in mature alfalfa canopies. **Crop Science**, Madison, v.27, p.301-304, 1987.
- REIS, J.C.; PRIMO, A.T. Avaliação de forrageiras cultivadas em terras baixas do Sudeste do Rio Grande do Sul. 2. Espécies de estação quente. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 26., 1989, Porto Alegre. **Resumos...** Porto Alegre: SBZ, 1989. p.2-10.
- ROCHA, G.L. da. **Ecosystemas de pastagens**. Piracicaba: FEALQ, 1991. 391p.
- ROSA, L.M.G.; DILLENBURG, L.R.; FORSETH, I.N. Responses of soybean leaf angle, photosynthesis and stomatal conductance to leaf and soil water potential. **Annals of Botany**, Oxford, v.67, p.51-58, 1991.

- ROSA, L. M. G. **Leaf movement, photosynthesis and resource use efficiency responses to multiple environmental stress in *Glycine max* (soybean)**. [Maryland] : University of Maryland, 1993. 182 f. Tese (Doctor of Philosophy) – University of Maryland, 1993.
- ROSA, L.M.G.; FORSETH, I.N. Diurnal Patterns of Soybean Leaf Inclination Angles and Azimuthal Orientation Under Different Levels of Ultraviolet-B Radiation. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v.78, p.107-119, 1995.
- SAS Institute. **System for Information**. Versão 8.2. Cary, 2001. 392p.
- SATTER, R. L.; GORTON, H. L.; VOGELMANN, T. C. **The Pulvinus: Motor Organ for Leaf Movement**. Rockville, MD: The American Society of Plant Physiologists, 1990. p.1-32.
- SHACKEL, K.A.; HALL, A.E. Reversible leaflet movements in relation to drought adaptation of cowpeas, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v.6, p.265-276, 1979.
- SILVA, E.M.; MONKS, P. L.; BITENCOURT, D. *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb. Comportamento produtivo em função do número e altura de cortes. REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 33., 1996, Fortaleza. **Resumos...** Fortaleza: SBZ, 1996. p.125-127.
- SINCLAIR, T.R.; SPAETH, S.C.; VENDELAND, J.S. Microclimate limitations to crop yield. In: MILLER, M.H.; BROWN, D.M.; BEAUCHAMPS, E.G. (Eds.). **Breaking the climate/soil barriers to crop yield**. Guelph, Ontario: University of Guelph, 1981. 328p.
- SKERMAN, P.J.; CAMERON, D.G.; RIVEROS, F. **Tropical forages legumes: the pasture legumes**. Rome: Food and Agriculture Organization of The United Nations, 1988. 692 p.
- SLATYER, R.O. **Plant water relationships**. New York: Academic Press, 1967. 265 p.
- SOUZA, F.H.D. Maturação e colheita de sementes de plantas forrageiras. **Revista Brasileira de Sementes**, Brasília, v.3, n.1, p.143-157, 1981.
- SPANNENBERG, P. R. O. **Modelo de estimativa do rendimento de forragem de *Desmodium intanun* (SW) DC. em função da radiação solar e da temperatura do ar**. 1997. 93 f. Dissertação (Mestrado– Plantas Forrageiras) – Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.
- TAYLOR, S.A. et al. Alfafa irrigation for maximum seed production. **Agronomy Journal**, Madison, v.51, p.357-360, 1959.

- TRAVIS, R.L.; REED, R. The solar tracking pattern in a closed alfalfa canopy. **Crop Science**, Madison, v.23, p.664-668, 1983.
- TURNER, N.C.; BEGGER, J.E. Response of pasture plants to water deficit. In: WILSON, J.R. **Plant relations in pastures**. Melbourne: CSIRO, 1978. p. 50-66.
- WHITEMAN, P.C. Effects of temperature on the vegetative growth of six tropical legume species. **Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry**, Collingwood, v.8, p.528-532, 1968.
- WIEN, H.C.; WALLACE, D.H. Light-induced leaflet orientation among soybean cultivars. **Crop Science**, Madison, v.22, p.999-1004, 1973.
- WISE, R.R. et al. Investigation of the limitations to photosynthesis induced by leaf water deficit in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.13, p.923-31, 1990.
- ZAR, J.H. **Bioestatistical Analysis**. Englewood Cliffs, N.J: Prentice Hall, 1974. 620 p.

APENDICES

APÊNDICE 1. Teste de R de Rayleigh para a distribuição azimutal em cinco avaliações durante o período vegetativo para o folíolo central de *M. lathyroides* submetido a dois níveis hídricos, dois níveis de movimentação foliar e dois estratos da planta (R tabelado para o folíolo central (5 repetições, 5%) = 4,146). Porto Alegre – RS, 2003

	14/03/2003 100% CC		14/03/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,87	< 0,05	4,02	>0,05
Folha restrita	4,90	< 0,05	2,70	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,50	< 0,05	3,54	>0,05
Folha restrita	4,00	>0,05	3,06	>0,05
	17/03/2003 100% CC		17/03/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,86	< 0,05	4,13	>0,05
Folha restrita	4,06	>0,05	3,37	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,50	< 0,05	3,67	>0,05
Folha restrita	4,07	>0,05	3,19	>0,05
	27/03/2003 100% CC		27/03/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,16	< 0,05	4,07	>0,05
Folha restrita	4,39	< 0,05	3,99	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,66	< 0,05	4,65	< 0,05
Folha restrita	4,03	>0,05	4,63	< 0,05
	28/03/2003 100% CC		28/03/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,15	< 0,05	4,48	>0,05
Folha restrita	4,41	< 0,05	4,01	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,77	< 0,05	-	-
Folha restrita	3,92	>0,05	-	-

APÊNDICE 1. Continuação.

	07/04/2003 100% CC		07/04/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,17	<0,05	4,56	<0,05
Folha restrita	4,80	<0,05	4,03	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,56	<0,05	4,49	<0,05
Folha restrita	4,92	<0,05	4,05	>0,05

APÊNDICE 2. Teste de R de Rayleigh para a distribuição azimutal em cinco avaliações durante o período vegetativo para os folíolos laterais de *M. lathyroides* submetido a dois níveis hídricos, dois níveis de movimentação foliar e dois estratos da planta (R tabelado para os folíolos laterais (10 repetições, 5%) = 5,403). Porto Alegre – RS, 2003

	14/03/2003 100% CC		14/03/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	5,70	<0,05	3,20	>0,05
Folha restrita	4,80	>0,05	3,80	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	6,10	<0,05	1,62	>0,05
Folha restrita	4,95	>0,05	3,39	>0,05
	17/03/2003 100% CC		17/03/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	5,84	<0,05	5,74	<0,05
Folha restrita	4,43	>0,05	4,30	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	5,46	<0,05	4,80	>0,05
Folha restrita	4,81	>0,05	4,06	>0,05

APÊNDICE 2. Continuação.

	27/03/2003 100% CC		27/03/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,70	>0,05	4,51	>0,05
Folha restrita	4,67	>0,05	4,55	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,66	>0,05	4,84	>0,05
Folha restrita	4,03	>0,05	4,55	>0,05
	28/03/2003 100% CC		28/03/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,44	>0,05	4,22	>0,05
Folha restrita	4,81	>0,05	4,47	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,69	>0,05	-	-
Folha restrita	4,68	>0,05	-	-
	07/04/2003 100% CC		07/04/2003 60% CC	
	Estrato Superior		Estrato Superior	
	R test	Prob.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,46	>0,05	4,62	>0,05
Folha restrita	4,80	>0,05	4,81	>0,05
	Estrato Inferior		Estrato Inferior	
	R test	Probab.	R test	Prob.
Folha heliotrópica	4,62	>0,05	4,92	>0,05
Folha restrita	4,86	>0,05	4,75	>0,05

APÊNDICE 3. Análise de variância para o cosseno de incidência em cinco avaliações durante o estágio vegetativo de folhas de *M. lathyroides* submetido a dois níveis hídricos e dois estratos da planta. Porto Alegre – RS, 2003
14/03/03

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Água	1	15,69	<0,01
Estrato da planta	1	5,21	<0,05
Água * Estrato da planta	1	6,72	<0,05
Resíduo	16	-	
Total	19	-	

APÊNDICE 3. Continuação.

17/03/03

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Água	1	14,33	<0,01
Estrato da planta	1	1,98	>0,05
Água * Estrato da planta	1	2,45	>0,05
Resíduo	16	-	
Total	19	-	

27/03/03

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Água	1	16,78	<0,01
Estrato da planta	1	3,01	>0,05
Água * Estrato da planta	1	3,23	>0,05
Resíduo	16	-	
Total	19	-	

28/03/03

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Água	1	10,97	<0,01
Estrato da planta	1	2,83	>0,05
Água * Estrato da planta	1	2,74	>0,05
Resíduo	16	-	
Total	19	-	

07/04/03

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Água	1	10,67	<0,01
Estrato da planta	1	4,01	>0,05
Água * Estrato da planta	1	3,67	>0,05
Resíduo	16	-	
Total	19	-	

F (1,16)5% = 4,49

F (1,16)1% = 8,53

APÊNDICE 4. Análise de variância para medidas repetidas no tempo teor de clorofila na folha de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	40.68	<0.0001
Água	1	12.93	0.0013
Heliotropismo	1	20.43	<0.0001
Água * Data	15	3.43	<0.0001
Heliotropismo * Data	15	2.92	0.0007
Água * Heliotropismo	1	0.21	0.6525
Água * Heliotropismo * Data	15	2.78	0.0013

APÊNDICE 5. Análise de variância da altura de plantas de *Macroptilium lathyroides* 58 dias após o início do florescimento, cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	Valor F	Prob.>F
Água	1	6.22	6.22	38.63	<0.0001
Heliotropismo	1	1.37	1.37	8.52	0.0064
Água * Heliotropismo	1	0.14	0.14	0.87	0.3572
Erro	32	5.15	0.16		
Total	35	12.89			

Coeficiente de variação = 20,04 %

APÊNDICE 6. Análise de variância do número total de ramificações de *Macroptilium lathyroides* 58 dias após o início do florescimento, cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	Valor F	Prob.>F
Água	1	18.77	18.77	11.56	0.0018
Heliotropismo	1	0.11	.11	.07	0.7954
Água * Heliotropismo	1	7.11	7.11	4.38	0.0445
Erro	32	52	1.62		
Total	35	78			

Coeficiente de variação = 43,66 %

APÊNDICE 7. Análise de variância da área foliar total de plantas de *Macroptilium lathyroides* 58 dias após o início do florescimento, cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003

Causas de Variação	GL	SQ	QM	Valor F	Prob.>F
Água	1	4533868.80	4533868.80	62.51	<0.0001
Heliotropismo	1	420658.17	420658.17	5.80	0.0220
Água * Heliotropismo	1	152926.62	152926.62	2.11	0.1562
Erro	32	2321130.17	72535.318		
Total	35	7428583.80			

Coeficiente de variação = 25,00 %

APÊNDICE 8. Análise de variância do peso seco total da parte aérea de *Macroptilium lathyroides* 58 dias após o início do florescimento, cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	Valor F	Prob.>F
Água	1	4025.05	4025.05	135.11	<0.0001
Heliotropismo	1	60.52	60.52	2.03	0.1637
Água * Heliotropismo	1	58.88	58.88	1.98	0.1694
Erro	32	953.32	29.79		
Total	35	5097.78			

Coeficiente de variação = 21,45 %

APÊNDICE 9. Análise de variância do período médio do início do florescimento de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	Valor F	Prob.>F
Água	1	20.25	20.25	0.27	0.6062
Heliotropismo	1	72.25	72.25	0.97	0.3327
Água * Heliotropismo	1	8.03	8.03	0.11	0.7452
Erro	32	2390.22	74.69		
Total	35	2490.75			

Coeficiente de variação = 56,67 %

APÊNDICE 10. Análise de variância do período médio do início do florescimento de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis de movimentação foliar (EXPERIMENTO PILOTO). Porto Alegre, 2002.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	Valor F	Prob.>F
Heliotropismo	1	847.59	847.59	21.94	<0.0001
Erro	38	1468.30	38.63		
Total	39	2315.90			

Coeficiente de variação = 44,55 %

APÊNDICE 11. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de inflorescências por planta de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	19,58	0,0001
Água	1	81,17	<0,0001
Heliotropismo	1	2,13	0,1545
Água * Data	15	11,46	<0,0001
Heliotropismo * Data	15	1,10	0,3014
Água * Heliotropismo	1	1,58	0,1383
Água * Heliotropismo * Data	15	2,52	0,0151

APÊNDICE 12. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de flores por planta de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	44,60	<0,0001
Água	1	21,87	<0,0001
Heliotropismo	1	1,51	0,2274
Água * Data	15	9,35	<0,0001
Heliotropismo * Data	15	2,73	0,0093
Água * Heliotropismo	1	0,81	0,3735
Água * Heliotropismo * Data	15	0,69	0,7713

APÊNDICE 13. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de legumes verdes por planta de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	110.29	<0.0001
Água	1	36.82	<0.0001
Heliotropismo	1	1.14	0.2938
Água * Data	15	17.70	<0.0001
Heliotropismo * Data	15	4.11	0.0005
Água * Heliotropismo	1	0.33	0.5710
Água * Heliotropismo * Data	15	1.03	0.4543

APÊNDICE 14. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de legumes maduros por planta de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	45.89	<0.0001
Água	1	11.64	0.0016
Heliotropismo	1	1.62	0.2124
Água * Data	15	2.74	0.0128
Heliotropismo * Data	15	3.45	0.0030
Água * Heliotropismo	1	0.50	0.4848
Água * Heliotropismo * Data	15	1.74	0.1081

APÊNDICE 15. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número médio de sementes por legume de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	4.23	0.0424
Água	1	2.38	0.0091
Heliotropismo	1	0.29	0.5935
Água * Data	15	0.52	0.8885
Heliotropismo * Data	15	1.57	0.2137
Água * Heliotropismo	1	1.15	0.3223
Água * Heliotropismo * Data	15	0.93	0.5073

APÊNDICE 16. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do número total de sementes por planta de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	41.49	<0.0001
Água	1	18.53	0.0001
Heliotropismo	1	1.33	0.2566
Água * Data	15	2.84	0.0092
Heliotropismo * Data	15	4.05	0.0007
Água * Heliotropismo	1	0.32	0.5763
Água * Heliotropismo * Data	15	1.35	0.2393

APÊNDICE 17. Análise de variância para medidas repetidas no tempo do peso individual de sementes por planta de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	3.24	0.0005
Água	1	18.72	<0.0001
Heliotropismo	1	0.03	0.8676
Água * Data	15	1.80	0.0646
Heliotropismo * Data	15	0.91	0.5343
Água * Heliotropismo	1	0.01	0.9121
Água * Heliotropismo * Data	15	1.46	0.1662

APÊNDICE 18. Análise de variância para medidas repetidas no tempo da taxa de produção de sementes por planta de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	Valor F	Prob.>F
Data	15	32.74	<0.0001
Água	1	13.63	0.0008
Heliotropismo	1	1.61	0.2135
Água * Data	15	1.65	0.1317
Heliotropismo * Data	15	3.19	0.0050
Água * Heliotropismo	1	0.05	0.8745
Água * Heliotropismo * Data	15	2.87	0.0085

APÊNDICE 19. Fatorial da produção total de sementes por planta de *Macroptilium lathyroides* cultivado em casa de vegetação e submetido a diferentes níveis hídricos e de movimentação foliar. Porto Alegre, 2003.

Causas de Variação	GL	SQ	QM	Valor F	Prob.>F
Água	1	252.52	252.52	13.63	0.0008
Heliotropismo	1	29.84	29.84	1.61	0.2135
Água * Heliotropismo	1	6.71	6.71	0.36	0.5513
Erro	32	592.77	18.52		
Total	35	881.86			

Coeficiente de variação = 45,60 %

APÉNDICE 20. Tabela das equações de regressão, com seus respectivos coeficientes de determinação para as variáveis: teor de clorofila, NTI/P, NTF/P, NTF/I, NTLV/P, NTLM/P, NTS/P, PIS e PDS/P.

VARIÁVEL	TRATAMENTO	EQUAÇÃO DE REGRESSÃO	r ²
CLOROFILA	AL	$y = -0,0117x^2 + 0,7832x + 41,225$	0,8498
	AH	$y = -0,0608x^2 + 2,2491x + 32,629$	0,8455
	SL	$y = -0,0272x^2 + 1,6915x + 39,069$	0,8232
	SH	$y = -0,0556x^2 + 2,666x + 30,504$	0,8513
NTI/P	AL	$y = 0,4438x - 1,3269$	0,9800
	AH	$y = 0,3736x - 2,4159$	0,9786
	SL	$y = 0,1911x - 0,535$	0,9752
	SH	$y = 0,1864x - 0,9253$	0,9651
NTF/P	100% CC	$y = -0,0002x^4 + 0,0197x^3 - 0,7292x^2 + 10,551x - 12,106$	0,8929
	60% CC	$y = 4E-06x^5 - 0,0005x^4 + 0,0298x^3 - 0,735x^2 + 8,5168x - 23,196$	0,8378
	FOLHAS HELIOTRÓPICAS	$y = -5E-07x^6 + 9E-05x^5 - 0,0071x^4 + 0,2651x^3 - 4,9745x^2 + 42,94x - 94,589$	0,8270
	FOLHAS RESTRITAS	$y = -9E-05x^4 + 0,0102x^3 - 0,3676x^2 + 5,8839x - 14,524$	0,9560
NTF/I	FOLHAS HELIOTRÓPICAS	$y = -2E-05x^4 + 0,0018x^3 - 0,0699x^2 + 1,1267x + 0,3978$	0,5360
	FOLHAS RESTRITAS	$y = -2E-05x^4 + 0,002x^3 - 0,0721x^2 + 1,1508x - 2,7953$	0,9554
NTVV/P	100% CC	$y = -0,0002x^4 + 0,0268x^3 - 0,9275x^2 + 13,408x - 41,334$	0,9436
	60% CC	$y = -8E-05x^4 + 0,0073x^3 - 0,2009x^2 + 2,9393x - 9,137$	0,9383
	FOLHAS HELIOTRÓPICAS	$y = -0,0002x^4 + 0,0225x^3 - 0,7687x^2 + 10,962x - 32,086$	0,9314
	FOLHAS RESTRITAS	$y = -0,0001x^4 + 0,0131x^3 - 0,4034x^2 + 5,8007x - 19,399$	0,9578

APÉNDICE 19. Continuação.

NTVM/P	100% CC	$y = 0,0006x^3 - 0,0544x^2 + 1,7553x - 13,336$	0,9427
	60% CC	$y = 3E-06x^5 - 0,0005x^4 + 0,0374x^3 - 1,2361x^2 + 19,342x - 112,44$	0,9362
NTVM/P	FOLHAS HELIOTRÓPICAS	$y = -4E-05x^4 + 0,0066x^3 - 0,3488x^2 + 7,605x - 53,328$	0,9417
	FOLHAS RESTRITAS	$y = 2E-05x^4 - 0,0021x^3 + 0,0882x^2 - 1,3085x + 6,7328$	0,9104
NTS/P	100% CC	$y = -0,0009x^4 + 0,1341x^3 - 6,8782x^2 + 147,73x - 1028,8$	0,9106
	60% CC	$y = 9E-07x^6 - 0,0002x^5 + 0,0122x^4 - 0,3824x^3 + 4,7781x^2 + 1,7335x - 293,34$	0,9370
	FOLHAS HELIOTRÓPICAS	$y = -0,0012x^4 + 0,1749x^3 - 8,7988x^2 + 183,72x - 1262$	0,9317
	FOLHAS RESTRITAS	$y = -0,0465x^2 + 5,9757x - 64,298$	0,8803
PIS	100% CC	$y = -0,0012x^2 + 0,0774x + 7,6839$	0,5093
	60% CC	$y = 0,023x + 6,8032$	0,8597
PDS/P	AL	$y = -1E-05x^4 + 0,0022x^3 - 0,1161x^2 + 2,5098x - 16,719$	0,6070
	AH	$y = 6E-07x^5 - 0,0001x^4 + 0,008x^3 - 0,2706x^2 + 4,3154x - 23,921$	0,8529
	SL	$y = 9E-07x^5 - 0,0002x^4 + 0,0126x^3 - 0,4373x^2 + 7,137x - 42,708$	0,8382
	SH	$y = 1E-06x^5 - 0,0002x^4 + 0,0141x^3 - 0,4727x^2 + 7,5205x - 44,39$	0,6119