

Lei de Beer e sua relação com a ecofisiologia de plantas

Beer Law and its relations with plants ecophysiology

*Evandro Binotto Fagan¹; Nayara Pereira Miquelanti²; Tarcísio Soares Bonfim³;
Isabella Sabrina Pereira³; Louranny Tavares Corrêa³; Jérssica Nogueira Soares²*

¹ Professor do Centro Universitário de Patos de Minas (UNIPAM), MG.
e-mail: evbinotto@yahoo.com.br

² Engenheira agrônoma pelo Centro Universitário de Patos de Minas (UNIPAM), MG.
e-mail: nayaramiquelanti@yahoo.com.br

³ Alunos do curso de Agronomia do Centro Universitário de Patos de Minas (UNIPAM), MG.

Resumo: A principal fonte de energia para o crescimento e desenvolvimento das plantas é a radiação solar. Sua utilização é dependente de alguns fatores, dentre estes se destacam: a capacidade de interceptação, a extinção luminosa e a absorção foliar. Modelos que descrevem as interações entre a radiação solar e o dossel vegetativo de plantas foram apresentados, inicialmente, por Boysen-Jensen (1932) e posteriormente por Monsi e Saeki (1953), ambos baseados em estudos de transmissão de luz através da matéria (August Beer, 1852). Estas interações podem ocasionar diversas alterações na fisiologia das plantas, pois afetam a disponibilidade de luz ao longo do dossel. A luminosidade afeta a realocação de nitrogênio, a taxa fotossintética, a anatomia foliar, bem como a competição entre plantas, especialmente, plantas cultivadas em sistemas agrícolas, que dependem do arranjo e arquitetura foliar para a obtenção do máximo rendimento. Assim, torna-se relevante o entendimento das inter-relações existentes entre a radiação solar e a fisiologia das culturas, enfocando a fotossíntese, a interceptação ou extinção luminosa e as possíveis alterações morfofisiológicas.

Palavras-chave: coeficiente de extinção; radiação solar; fotossíntese.

Abstract: The main source of energy to the growth and development of plants is solar radiation. It is dependent of several factors: ability to intercept, light extinction, and lives absorption. Models about the interactions between solar radiation and the plant canopy were initially described by Boysen-Jensen (1932) and Monsi and Saeki (1953), and both were based on studies of light transmission through matter (August Beer, 1852). Those interactions can cause several changes in plant physiology, because it affects the light availability in the canopy. The light

affects the nitrogen reallocation, photosynthetic rate, leaf anatomy and the competition between plants, especially crops in agricultural systems, which depends on the arrangement and leaf architecture to obtain the highest yield. Thus, it is important to understand the relation between solar radiation and crop physiology.

Key-words: extinction coefficient; solar radiation; photosynthesis.

Introdução

A radiação solar é a mais ativa de todas as energias nos processos biológicos terrestres, pois por intermédio dela os organismos fotossintetizantes podem utilizar a energia para sintetizar compostos carbonados (TAIZ; ZEIGER, 2004). Seu estudo e relação com a matéria datam de 1729, por Pierre Bouguer, e 1760, por Johan Heindrich Lambert, tendo seu auge em 1852, com as descobertas de August Beer sobre a influência da concentração de soluções na transmissão de luz (Lei de Beer) (HIROSE, 2005; HAY; PORTER, 2006).

A área biológica, especificamente a Ecofisiologia Vegetal, aperfeiçoou seus estudos em 1953 por meio do modelo de fotossíntese em um dossel por Monsi e Saeki, que descreveram de forma sucinta, com base nos pressupostos de Beer, como a radiação solar penetra no dossel de plantas (HIROSE, 2005).

Sabe-se que as plantas são fortemente influenciadas pela energia solar em seu ambiente tanto morfológicamente quanto fisiologicamente. A conversão de radiação absorvida em matéria seca depende da capacidade de absorção e da capacidade fotossintética da espécie vegetal, da qualidade da radiação, da temperatura do ar e da fração de carbono fixado não consumido na respiração (GALLAGER; BISCOE, 1978).

O índice de área foliar (IAF) e o coeficiente de extinção luminosa (k) são os principais fatores que afetam a interceptação e o nível de atenuação de radiação pelas culturas (SHIBLLES; WEBER, 1966; BISCOE, 1978). Em determinados casos, apresenta-se como elemento limitante de produtividade conforme a radiação absorvida é convertida em fotoassimilados.

No entanto, ainda é necessário o entendimento e a divulgação da influência da Lei de Beer e da radiação solar em dosséis vegetativos e sua interação com a fisiologia das plantas, determinando as frações e os níveis de radiação absorvida convertidas em fotoassimilados e consequentes modificações morfoanatômicas oriundas de tal exposição luminosa, de maneira a originar futuras pesquisas na área e dar auxílio pedagógico a botânicos e fisiologistas.

Interação entre radiação e matéria: uso da Lei de Beer

A radiação eletromagnética é a energia que interage com a matéria diversificadamente. Essa energia não é facilmente caracterizada, pois possui algumas propriedades consistentes com a teoria das ondas e de partículas (fótons) (BUCHANAN, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004).

A radiação apresenta comportamento de onda, podendo ser classificada tanto em termos de comprimento como de frequência, as quais são caracterizadas na equação 1 (SALISBURY; ROSS, 1992).

$$1) \quad v = c/\lambda$$

Em que: v corresponde à frequência em segundos (s^{-1}); c à velocidade da luz ($3 \times 10^8 \text{ m s}^{-1}$); e λ ao comprimento de onda em metros (normalmente em $\text{nm} = 10^{-9} \text{ m}$).

A radiação pode apresentar comportamento de partícula, devido à presença de pacotes energéticos denominados de fótons, em que a energia disponível é conhecida como quantum. Quanto menor o comprimento de onda maior será a energia contida na mesma, uma vez que os comprimentos de onda e frequência são inversamente proporcionais (BUCHANAN, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004).

A interação da radiação com a matéria pode resultar em vários processos como reflexão, espalhamento, absorção, fluorescência/fosforescência (absorção e emissão) e reações fotoquímicas (absorção e quebra de ligações químicas). A absorção de luz pela matéria faz com que a quantidade de energia das moléculas (ou átomos) aumente ocasionando transições entre os diferentes níveis eletrônicos, sendo o equilíbrio entre a absorção de energia e o retorno para o estado fundamental processos bastante rápidos (BUCHANAN, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Quando a luz atravessa ou é refletida por uma amostra, a quantidade absorvida é a diferença entre a radiação incidente (I_0) e a radiação transmitida (I). A quantidade de luz absorvida é expressa tanto como transmitância quanto como absorbância (BUCHANAN, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004; PARK NOBEL, 2005).

A Transmitância (T) é a fração da radiação transmitida (I), podendo ser apresentada em valores percentuais, como pode ser verificado na equação 2 (SALISBURY; ROSS, 1992).

$$2) \quad T = I/I_0 \text{ ou } \%T = (I/I_0) 100$$

Através do ajuste da equação 2 por um logaritmo é encontrada a absorbância (A), sendo definida pela equação 3 (SALISBURY; ROSS, 1992).

$$A = -\log T = \log I_0/I$$

A primeira formulação matemática relacionando transmitância da luz com concentração de uma substância foi atribuída a Lambert em 1760, na área de química, embora tenha sido comentado que Bouguer já verificara este efeito em 1729, a partir de cálculos que podem ser observados na Equação 3 (SALISBURY; ROSS, 1992).

$$3) \quad T = I/I_0 = e^{-kb}$$

Nessa equação, T corresponde a transmitância; I , radiação transmitida; I_0 , radiação incidente; e , base do logaritmo natural; k a uma constante e b o comprimento do percurso (cm).

Tanto Bouguer como Lambert efetuaram observações independentes e verificaram que as propriedades associadas ao processo de absorção de luz podem ser enunciadas em duas leis fundamentais. A primeira lei relata que a intensidade de luz (monocromática) transmitida por um corpo homogêneo é proporcional à intensidade de luz incidente, e a segunda propõe que a intensidade de luz (monocromática) transmitida decresce exponencialmente com o aumento da espessura da camada do corpo homogêneo (BUCHANAN, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004; PARK NOBEL, 2005).

A Lei de Beer é semelhante à lei proposta por Bouguer, exceto que está relacionada com a concentração. Enquanto Bouguer e Lambert estudaram a variação na absorção de um feixe de luz, em função da variação da espessura da camada absorvente, Beer realizou o mesmo estudo se referindo à concentração da solução, mantendo a espessura constante. Em ambos os casos, o resultado é o mesmo, pois quer se varie a concentração ou a espessura da solução a ser atravessada pela luz, em síntese, aumentamos ou diminuímos o número de partículas que interagem com a radiação (BUCHANAN, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004; PARK NOBEL, 2005).

A fração da radiação incidente absorvida é proporcional ao número de moléculas absorventes em seu trajeto. Combinando as duas leis resulta-se na Lei de Beer-Bouguer-Lambert representada pela equação 5 (SALISBURY; ROSS, 1992).

$$5) T = I/I_0 = e^{-kbc}$$

Em que T corresponde a transmitância; I, radiação transmitida; I_0 , radiação incidente; e , base do logaritmo natural; k a uma constante; b o comprimento do percurso (cm), e c à concentração das espécies absorvedoras, ou dos pigmentos do soluto (expresso normalmente em mol L⁻¹).

Através da equação 6, estas expressões podem ser transformadas em equação linear aplicando logaritmo (Equação 7) (SALISBURY; ROSS, 1992).

$$6) A = \log I_0/I = \epsilon bc$$

$$7) A = - \log T = - \log (I/I_0) = \log (I_0/I) = \epsilon bc$$

Em que, ϵ corresponde à absorção molar ou coeficiente de extinção (expresso em L mol⁻¹ cm⁻¹).

A expressão 7 é conhecida como Lei de Beer. O coeficiente de extinção ou absorvidade molar (ϵ) é característico de uma dada substância sob uma série de condições extremamente definidas, tais como comprimento de onda, solvente e tempo. A Lei de Beer é aplicada a uma solução (com mais de uma espécie absorvente) desde que não se verifique interação entre as espécies admitindo-se que não existam perdas por reflexão e perdas por espalhamento (BUCHANAN, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004; PARK NOBEL, 2005).

Importância da radiação solar em ecossistemas terrestres

A radiação solar fornece atualmente para a atmosfera terrestre 1,5 x 10¹⁸ kWh de energia, que permite a vida da vasta maioria das cadeias tróficas, sendo também o

principal responsável pela dinâmica da atmosfera terrestre e pelas características climáticas do planeta (LARCHER, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004).

A conversão da energia solar em energia química de compostos orgânicos é um processo que inclui transporte de elétrons e metabolismo do carbono. Sob condições naturais, o processo fotossintético ocorre em organismos intactos que estão continuamente respondendo a mudanças internas e externas (LARCHER, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004).

As quantidades de luz e CO₂ determinam a resposta fotossintética das folhas. Em algumas situações, a fotossíntese é limitada por um suprimento inadequado de luz ou CO₂. Em outras situações, a absorção demasiada de luz pode provocar problemas sérios, razão pela qual mecanismos especiais protegem o sistema fotossintético da luz excessiva (carotenóides). Os níveis múltiplos de controle da fotossíntese permitem às plantas crescer com êxito em um ambiente mutável com habitats diferentes (LARCHER, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Fotossíntese: radiação solar convertida em energia

As plantas são organismos capazes de aproveitar a energia solar através da fotossíntese para produção de energia. A radiação que chega à superfície terrestre utilizada pelas plantas para o processo fotossintético (faixa visível, 400 nm–700 nm) denominada de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) corresponde a aproximadamente 45% a 50% do total da radiação solar incidente sendo pouco absorvida pela água e CO₂, mas bastante utilizada pelas clorofilas e pigmentos acessórios (carotenóides), denominados de pigmentos fotossintéticos (TAIZ; ZEIGER, 2004; NATHAN; YOCUM, 2006).

Nas plantas, a DFFFA é captada por moléculas de clorofilas e carotenóides, que juntamente com proteínas estruturais, constituem o complexo antena. Essa energia é direcionada para os centros de reações, onde todo esse processo é conhecido como esquema Z (BLAKENSHIP; PRINCE, 1985). As plantas possuem dois centros de reações: o fotossistema I e o fotossistema II, que funcionam em série. As clorofilas do centro de reação do fotossistema I apresentam pico máximo de absorção de 700 nm e do fotossistema II 680nm. Estes fotossistemas oxidam a água a oxigênio molecular para formar ATP (devido à formação de um gradiente eletroquímico) e reduzir o NADP⁺ a NADPH. Assim, a energia física proveniente do Sol é conservada na forma de ATP e na forma de coenzimas orgânicas (NADPH). Posteriormente, estes substratos serão utilizados no ciclo de Calvin e Benson, onde CO₂ e água são combinados com a ribulose-1,5-bifosfato, formando duas moléculas de 3-fosfoglicerato, as quais são reduzidas e convertidas a carboidratos e/ou esqueletos carbônicos para rotas de biossíntese. Embora a radiação solar seja lembrada apenas como um agente capaz de fornecer poder redutor para produzir energia, ela também desempenha um papel importante na ativação de enzimas que estão envolvidas no processo fotossintético, principalmente a ribulose 1,5 bifosfato (carboxilase/oxigenase) (DINER; RAPPAPORT, 2002).

Diante de tais considerações fisiológicas é importante salientar que as plantas são divididas em espécies que possuem diferentes capacidades de aproveitar a radiação solar, água e nutrientes, denominadas de C₃ e C₄. Nas plantas de ciclo C₃, caracterizadas por culturas tais como *Glycine max*, *Phaseolus vulgaris* e *Helianthus annuus*, o composto precursor da fixação de CO₂ é uma molécula de três carbonos (3P- glicérico), apresentando a rubisco como enzima responsável pela carboxilação, isto é, incorporação do CO₂ atmosférico em moléculas orgânicas. Nestes vegetais, esta enzima apresenta outra atividade além da carboxilase, que é a oxigenase. Na atividade oxigenase, a rubisco reage com o O₂ produzindo duas moléculas, o 3-fosfoglicerato e o 2-fosfoglicolato, em vez de duas moléculas de 3-fosfoglicerato como quando reage com o CO₂, mecanismo que diminui a eficiência fotossintética, processo denominado de fotorrespiração. Esse mecanismo pode ser incrementado principalmente em condições de temperatura elevada, em que a concentração de O₂ é maior do que de CO₂ dentro da célula (DINER; RAPPAPORT, 2002).

As plantas C₄, representadas comumente por gramíneas (*Zea mays* e *Saccharum spp.*) apresentam dois tipos de células que contêm cloroplastos: as células do mesófilo e da bainha vascular. A carboxilação inicial não é feita pela rubisco, e sim, pela fosfoenolpiruvato carboxilase, formando um ácido de quatro carbonos (malato ou aspartato), que é transportado para a bainha vascular e descarboxilado, liberando CO₂ e formando NADPH, resultando no piruvato, que retorna as células do mesófilo para regenerar o PEP (com gasto de 2 ATPs). Esta é uma das razões pelas quais a atividade oxigenase, nestas plantas, é praticamente desprezível, o que aumenta a eficiência fotossintética da planta. A PEP carboxilase capta somente o CO₂ na forma de ácido carbônico e, como a concentração interna de CO₂ é mais alta nestas células, a fotossíntese ocorre mesmo em condições de temperaturas mais elevadas do que o normal para a planta, além de amplitudes maiores de intensidade luminosa, o que torna as plantas C₄ mais eficientes no uso de água, radiação solar e nutrientes (SINGH *et al.*, 1974; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Radiação solar em dosséis vegetativos: a adaptação por Monsi e Saeki

Masomi; Monsi (1914-1997) e Toshiro; Saeki (1927-2004) foram os primeiros pesquisadores a apresentarem um modelo matemático da fotossíntese em um dossel vegetativo. Esses autores determinaram a atenuação da luz através do dossel e com base na relação entre fotossíntese e folhas expostas a diferentes luminosidades, demonstrando que em uma população a fotossíntese atinge um nível máximo sob uma determinada exposição de luz (HIROSE, 2005).

A maioria das comunidades vegetais possui espécies com estatura em maior ou menor escala. As espécies altas (dominantes) ocupam camadas superiores recebendo maior quantidade de radiação, enquanto as espécies inferiores recebem menor quantidade: Figura 1 (HIROSE, 2005).

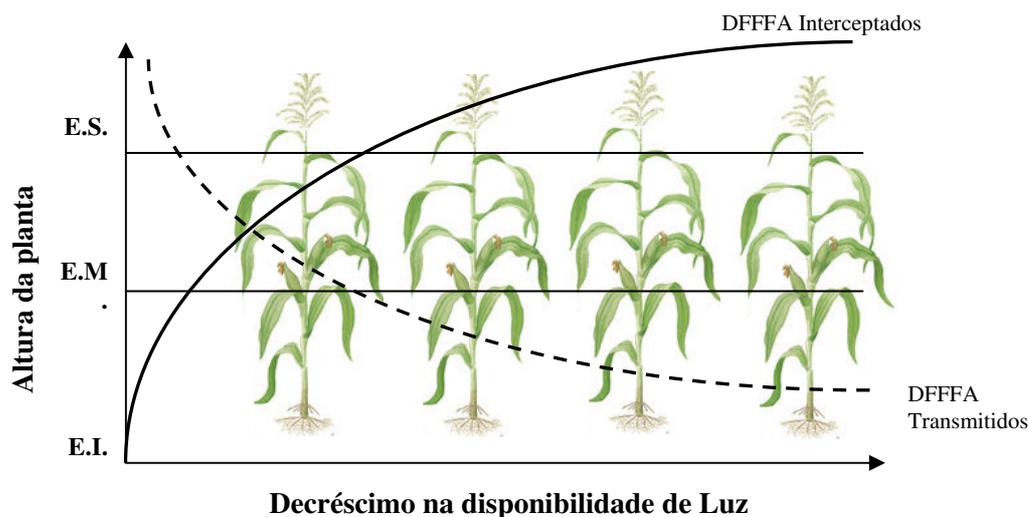


Figura 1. Efeitos da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) transmitidos e interceptados nos extratos superior (E.S.), mediano (E.M.) e inferior (E.I.), em um dossel vegetativo correlacionado com a disponibilidade de luz e altura da planta. Adaptado de Monsi e Saeki (1953).

A DFFFA em cada nível do dossel é, geralmente, o principal fator determinante da taxa de assimilação de CO_2 pelas folhas e, conseqüentemente, do ganho de matéria-seca pela cultura (STEWART *et al.*, 2003).

Quando as folhas são arranjadas horizontalmente, somente as folhas da primeira camada recebem a luz de forma mais intensa, e as folhas das camadas inferiores recebem o restante de luz que penetram inicialmente na superfície do dossel, sendo seu valor próximo ou menor do que o ponto de compensação luminosa. Se a mesma quantidade de área foliar for arranjada com inclinações verticais dentro do dossel, a transmissividade de luz permite maior uniformidade de absorção pelas folhas da porção inferior do dossel (HIROSE, 2005).

Jensey (1932) demonstrou que plantas com folhas verticalmente inclinadas distribuem uniformemente a luz dentro do dossel aumentando assim sua eficiência por luz. Para exemplo, o autor estabeleceu um pequeno “stand” experimental de plantas para medir a fotossíntese total do dossel. Através de análises, demonstrou que a fotossíntese do dossel não saturou quando a taxa fotossintética de uma única folha foi saturada com intensidades de luz relativamente baixas (HIROSE, 2005).

Monsi e Saeki (1953) refinaram a ideia de Jensey, desenvolvendo uma teoria quantitativa da estrutura e da função do dossel. De acordo com o predisposto de que a luz é atenuada mais fortemente em um “stand” de plantas que possuem folhas horizontais do que em um stand com folhas verticais, os autores concluíram, então, que a atenuação luminosa do dossel esteve aproximada da Lei de Beer por meio da equação 9 (HIROSE, 2005).

$$9) I = I_0 e^{-kf}$$

Em que I é a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) medida

em plano horizontal; *f* é o índice de área foliar (IAF) acumulado na parte superior do dossel; *k* é o coeficiente de extinção. *I*₀ é a radiação incidente acima do dossel (HIROSE, 2005).

O IAF (razão entre a área foliar da planta e a compreendida em uma unidade de área do solo) é o único efeito na redução da radiação. No topo do dossel, IAF é zero atingindo o valor máximo ao nível do solo. Para considerar folhas em diferentes ângulos devemos considerar a razão entre a área de sombra (**AS**) e a área foliar (**AF**) (equação 10) que resulta no coeficiente de extinção (**k**) (HIROSE, 2005; HAY; PORTER, 2006).

10) AS/AF = k

Dosséis com folhas verticais possuem os menores valores de **k**. O valor de **k** varia de 0,3 a 1,3 para a maioria dos dosséis (HAY; PORTER, 2006). Em culturas agrícolas, o coeficiente de extinção se encontra entre 0,3-0,9, de acordo com o estágio vegetativo e com as condições ambientais a que a cultura é exposta (Tabela 1).

Tabela 1. Representação dos valores do coeficiente de extinção do dossel de espécies agrícolas cultiváveis.

Espécies	Coeficiente de extinção (k)	Fonte
<i>Triticum aestivum</i>	0,38 (depois da antese)	Yunusa <i>et al.</i> (1993)
	0,63-0,76 (algumas variedades, depois da antese)	Yunusa <i>et al.</i> (1993)
	0,46 (depois do surgimento da folha bandeira)	Thorne <i>et al.</i> (1988)
	0,34-0,51 (3º nó visível)	Whaley <i>et al.</i> (2000)
	0,33-0,50 (surgimento da folha bandeira)	Whaley <i>et al.</i> (2000)
	0,32-0,45 (antese)	Whaley <i>et al.</i> (2000)
<i>Zea mays</i>	0,66-1,0 (incluindo variedades com disposição de folhas horizontais)	Hatfield e Carlson (1979)
	0,47 (35 cm de espaçamento em linha)	Flénet <i>et al.</i> (1996)
	0,34 (100 cm)	Flénet <i>et al.</i> (1996)
	0,64-0,83 (dados simulados em campo)	Maddonni <i>et al.</i> (2001)
<i>Glycine max</i>	0,56-0,68 (estresse hídrico)	Sivakumar e Shaw (1979)
	0,58-1,0 (irrigado)	Sivakumar e Shaw (1979)
	0,83 (25 cm de espaçamento em linha)	Walcott <i>et al.</i> (1984)
	0,62 (75cm)	Walcott <i>et al.</i> (1984)
	0,52 (35cm) - 0,32 (100 cm)	Flénet <i>et al.</i> (1996)
<i>Helianthus annuus</i>	0,83 (hemisfério norte)	Rachildi <i>et al.</i> (1993)
	0,89 (hemisfério sul)	Bange <i>et al.</i> (1997)
<i>Pisum sativum</i>	0,55-0,75 (desfolhadas)	Heath e Hebblethwaill (1985)
	0,33-0,49(folhosas)	Heath e Hebblethwaill (1985)

O valor de k pode ser empiricamente determinado medindo-se a quantidade de luz e área foliar presente em diferentes níveis dentro do dossel (HAY; PORTER, 2006).

Isto implica que a fotossíntese de um dossel é determinada pela estrutura do “stand”, pela fisiologia da folha e pelo ambiente (intensidade de luz). Em um dossel com irradiação elevada, a fotossíntese é maximizada em um k pequeno (em torno de 0,3), enquanto que em baixas irradiações é maximizada em um k mais elevado (acima de 0,7) (HIROSE, 2005).

O modelo da fotossíntese em um dossel adaptado por Monsi e Saeki (1953) explica de modo eficaz as diferentes estruturas de um “stand” de acordo com a intensidade de luz interceptada. Contudo, deve-se considerar que nem todas as folhas de um dossel possuem as mesmas características fotossintéticas. A capacidade fotossintética das folhas em diferentes camadas no dossel nos fornece novas introspecções a respeito de seu uso e eficiência pela planta. Todavia, esta teoria tem uma importância prática no cultivo agrícola visando o aumento de produtividade (HIROSE, 2005).

Efeito da extinção de luz no dossel vegetativo

A maior parte da radiação solar direta atinge a parte superior dos dosséis, sendo a radiação difusa responsável pela dissipação luminosa no interior da copa e nas partes inferiores da vegetação (LARCHER, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004). A radiação interceptada pelas plantas convertida em reações fotoquímicas incluem desde a fotossíntese, a germinação de sementes e o desenvolvimento vegetativo, sendo imprescindíveis na manutenção do dossel (LARCHER, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Além das reações químicas, alterações morfológicas e anatômicas também podem ocorrer no dossel devido à luminosidade. Esse efeito é influenciado tanto pela extinção quanto pelo excesso de luz no dossel, interferindo na alocação de nitrogênio, na senescência foliar e na epiderme foliar (HIKOSAKA, 2005; TERASHIMA *et al.*, 2005).

Alocação de nitrogênio

O nitrogênio é considerado um elemento limitante no crescimento de plantas e ecossistemas devido ao seu permanente uso no aparato fotossintético. Em espécies vegetais, ocorre uma forte correlação entre capacidade e índice fotossintético de nitrogênio foliar, em que a taxa fotossintética de um dossel aumenta quando se eleva o índice de nitrogênio (HIROSE; WERGER, 1987).

Em um dossel, as plantas alocam o nitrogênio entre as folhas de modo que as folhas expostas a maiores DFFFA apresentam índices mais elevados de nitrogênio (NII-NEMETS, 1997; OSADA *et al.*, 2003). Em elevados níveis de DFFFA, ocorre o acréscimo de nitrogênio proporcionando aumento na taxa fotossintética da planta, enquanto que, em baixos níveis de DFFFA, o nitrogênio não interfere nas taxas fotossintéticas (HIROSE; WERGER, 1987). Desta forma, a intensidade luminosa aumenta o índice ótimo do nitrogênio maximizando a produtividade fotossintética (HIKOSAKA; TERASHIMA, 1995).

Relação entre senescência foliar e alocação de nitrogênio

Os vegetais alteram a taxa de senescência foliar de acordo com o ambiente submetido, sendo a luz um dos principais fatores responsáveis por tal mecanismo. Plantas que crescem sob vegetação densa apresentam concentração de nitrogênio paralela à disponibilidade de radiação. Quanto maior a uniformidade de nitrogênio foliar maior será a eficiência de uso de nitrogênio fotossintético. Desta forma, plantas que crescem sob vegetação menos densa apresentam maior uniformidade de N foliar. As folhas jovens que estão em desenvolvimento no topo do dossel estão expostas a toda intensidade de radiação e, conforme estas se expandem, sombrearão as demais folhas do dossel. As folhas mais sombreadas realocam o nitrogênio para as outras partes da planta. Este comportamento pode favorecer a senescência ou a incidência de doenças foliares em plantas de vegetação fechada ou em plantios adensados. O balanço de água e de carbono também é diferenciado nas folhas sombreadas em relação às que recebem maiores intensidades luminosas (PONS; PEARCY, 1994).

A realocação do nitrogênio protege a folha dos raios solares aumentando o ganho fotossintético de toda a planta. Estudos realizados por Hirose *et al.* (1988) verificaram que o sombreamento foliar acelera a realocação do nitrogênio das folhas sombreadas em direção às folhas ensolaradas (EVANS, 1989; HIKOSAKA *et al.*, 1994; PONS; PEARCY, 1994; ACKERLY; BAZZAZ, 1995).

A senescência da folha devido ao sombreamento é afetada em relação ao modo com que este sombreamento ocorre (parte ou todas as folhas sombreadas), sendo que as diferentes demandas de nitrogênio em órgãos dissipadores (folhas fontes) influenciam o modelo da senescência foliar (HIKOSAKA, 1996). A realocação do nitrogênio das folhas velhas é afetada não somente pelo estado fisiológico da folha, mas também pelo desenvolvimento dos órgãos dissipadores. Quando as plantas estão crescendo rapidamente, muito nitrogênio é exigido para a construção de novos tecidos, o que acelera a senescência das folhas velhas. Quando todas as folhas da planta são sombreadas, o crescimento de planta é limitado pela luz, e a realocação do nitrogênio das folhas mais velhas pode ocorrer mais lentamente devido às baixas atividades dos dissipadores. Quando parte das folhas de um dossel são sombreadas por outras folhas que recebem luz forte, a taxa de crescimento vegetativo é mantida pela fotossíntese das folhas irradiadas. Neste caso, a realocação do nitrogênio é acelerada devido à elevada demanda de nitrogênio no desenvolvimento de órgãos (NAMBIAS; FIFE, 1987; ONO *et al.*, 1996).

A deficiência do nitrogênio é conhecida por acelerar a senescência foliar, estando relacionada à demanda de nitrogênio em órgãos dissipadores (THOMAS; STODDART, 1980; MAKINO *et al.*, 1983; GUITMAN *et al.*, 1991). Para a produção de novos tecidos, as plantas têm duas fontes de nitrogênio: uma é a absorção por raízes e a outra é a realocação por órgãos/folhas velhas. Se as taxas de absorção do nitrogênio nas raízes forem baixas, os órgãos dissipadores podem acelerar a senescência das folhas velhas para satisfazer sua demanda de nitrogênio (ONO *et al.*, 1996).

A relação de dissipação e origem do nitrogênio em plantas pode ser observada através de um esquema dinâmico entre radiação solar e teor de nutrientes. Quando a planta está crescendo com alta luminosidade e alta disponibilidade de nutrientes, o

nitrogênio é suprido por duas origens (folhas velhas e rotas de absorção), como se pode observar na Figura 2. Na presença de alta irradiância e suprimento de nutrientes limitados, a realocação de folhas velhas é acelerada, sendo reduzidas as rotas de absorção. Contudo, quando a irradiância é baixa com suprimento de nutrientes abundantes, o nitrogênio é suprido por rotas de absorção, tendo quase nenhum retorno por realocação de folhas velhas (HIKOSAKA, 2005).

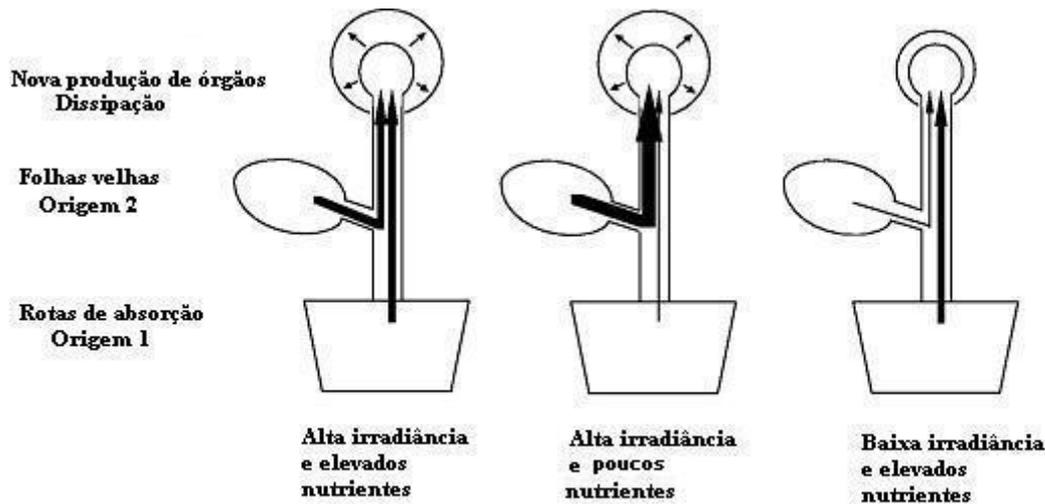


Figura 2. Relação entre rotas de absorção de nitrogênio e níveis de irradiação no desenvolvimento de órgãos vegetais em função da quantidade de nutrientes disponibilizados no solo (HIKOSAKA, 2005).

Aclimação ao sol e à sombra

A parte aérea das plantas recebe radiação de diversas formas: radiação solar direta, radiação contida na atmosfera, radiação difusa e radiação refletida (da superfície do solo). A forma de crescimento, o tipo de ramificações e a posição da folha condicionam a luminosidade da copa, onde a maioria das plantas ordena sua superfície de assimilação de forma que poucas folhas recebam radiação solar direta permanentemente. Assim a maior parte das folhas se encontra parcialmente sombreada, recebendo radiação difusa. Em plantas com folhas eretas, folhas posicionadas em perfil, folhas com o ápice voltado para baixo, bem como órgãos de assimilação com superfície recurvada (acículas – estreitas e compridas, caules assimiladores, folhas recurvadas formando um cilindro, folhas escamiformes – pequenas e triangulares presentes no caule), interceptam a radiação em ângulo agudo. Dessa forma, estas folhas se protegem de injúrias causadas pelo superaquecimento e de intensidades de radiação excessiva (LARCHER, 2004).

Na copa de árvores ou em arbustos isolados forma-se um gradiente de radiação

entre a parte externa e interna da copa. A atenuação da radiação na copa depende da arquitetura característica, do desenvolvimento da ramificação, da folhagem e da idade da planta. Uma separação é feita entre copas de sol e copas de sombra, sendo que estes dois tipos básicos de copa se desenvolvem em função da capacidade da espécie de produzir folhas adaptadas à sombra (baixa luminosidade). A irradiância média no interior da copa permite estimar a necessidade de radiação e a plasticidade fenotípica da folha de sombra. Em copas de sol, as folhas mais internas recebem uma radiação média de 10-20% em relação ao total da radiação incidente, enquanto nas copas de sombra há folhas que recebem somente uma irradiância relativa entre 1-3% (LARCHER, 2004).

Anatomia de folhas e disponibilidade de luz

As plantas se adaptam de forma morfológica e modulativa de acordo com as condições médias de radiação atuante. A diferenciação fenotípica de órgãos e tecidos geralmente não é reversível. Se as condições de radiação oscilam, posteriormente, novos ramos são produzidos e as folhas dos ramos originais não adaptadas senescem e sofrem abscisão. As plantas que crescem sob forte radiação desenvolvem um vigoroso sistema de ramos, suas folhas possuem várias camadas de células no mesófilo, são ricas em cloroplastos e possuem uma densa venação. Como consequência dessas modificações estruturais e de um metabolismo mais ativo, as plantas adaptadas às radiações intensas apresentam uma maior produção e um maior conteúdo energético de matéria seca, bem como maior potencial produtivo (floração e frutificação mais frequentes e, portanto, maior rendimento). Plantas adaptadas a baixas radiações produzem internós longos e folhas delgadas com grande superfície, sobrevivendo em lugares com pouca radiação disponível (LARCHER, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004).

As modificações modulativas ocorrem rapidamente e são reversíveis: após a volta da condição anterior, o comportamento inicial é imediatamente retomado. Exemplos desse tipo são as fotomodulações: movimento das células guarda; movimento das folhas, o qual posiciona adequadamente o limbo da foliar em relação à radiação solar incidente; e abertura e fechamento das flores em função das condições climáticas do período diurno. O deslocamento dos cloroplastos é uma reação modulativa em resposta às mudanças na intensidade da radiação. Sob fraca radiação, os plastídeos se orientam perpendicularmente à luz incidente; sob forte radiação, dirigem-se para a parede celular pela contração dos filamentos citoplasmáticos, posicionando-se próximos à parede celular (LARCHER, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Aplicação da teoria de Monsi e Saeki em plantas cultivadas

A interceptação da radiação fotossinteticamente ativa pelo dossel exerce grande influência sobre o rendimento das culturas, quando outros fatores ambientais são favoráveis (OTTOMAN; WELCH, 1989).

Para obtenção de altos rendimentos, deve-se maximizar a duração da interceptação da radiação, utilizar eficientemente a energia interceptada (fotossíntese), distribuir os novos fotoassimilados na proporção ótima para formação de folhas, caules, raízes e de estruturas reprodutivas, e manter estes processos com custo mínimo para a planta (LOOMIS; AMTHOR, 1999). Tais processos são complexos, tornando muito difícil a maximização simultânea do uso destes fatores.

Portanto, a escolha do arranjo de plantas adequado é uma das práticas de manejo importante para otimizar o rendimento das culturas, pois afeta diretamente a interceptação de radiação solar, que é um dos principais fatores determinantes da produtividade (SINCLAIR, 1993; EVANS, 1993; LOOMIS; AMTHOR, 1999), como pode ser observado na Figura 3.

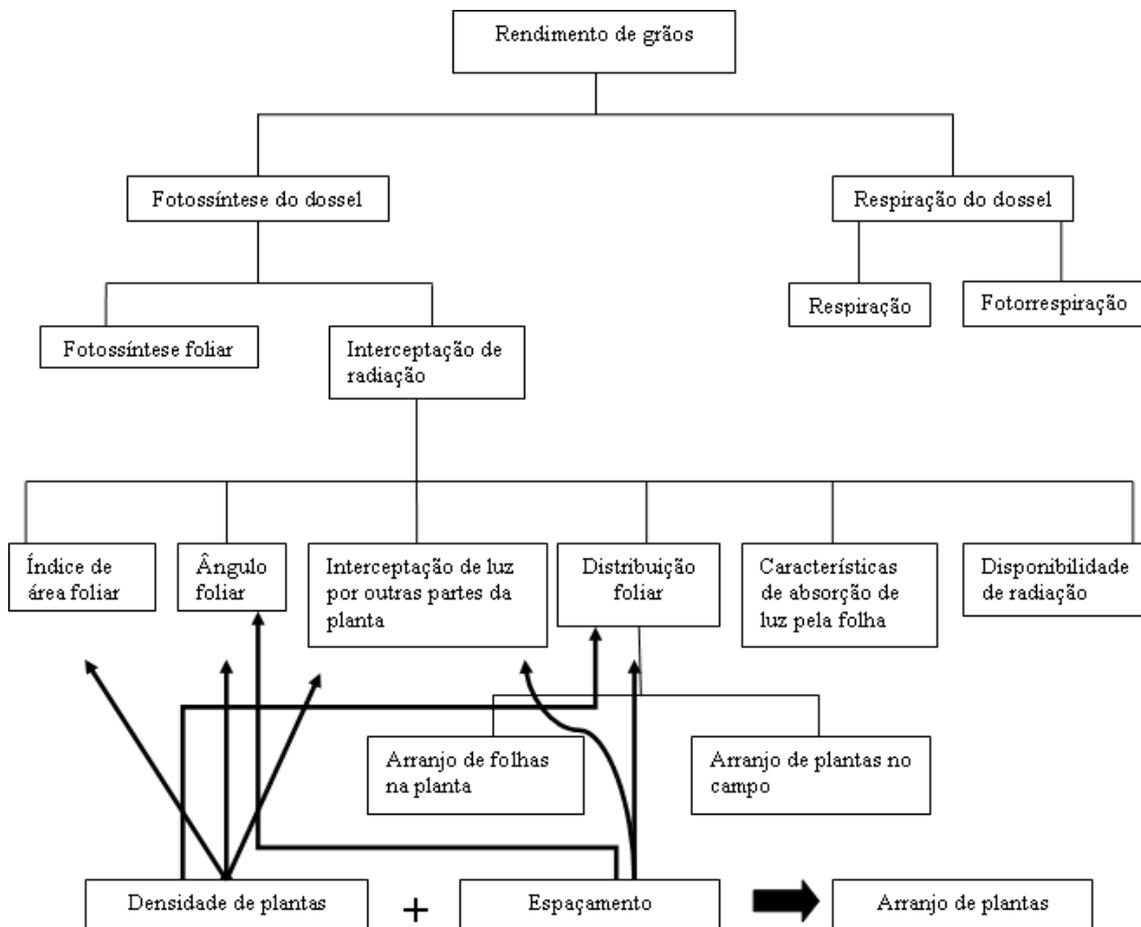


Figura 3. Fluxograma dos fatores que afetam o rendimento de grãos das culturas (GARDNER *et al.*, 1985).

Competição entre culturas e plantas daninhas: arranjo espacial das plantas cultivadas

As relações de competição entre culturas e plantas daninhas são influenciadas pelas características morfofisiológicas e pelo arranjo espacial das plantas cultivadas (BALBINOT Jr. *et al.*, 2005).

O incremento da capacidade competitiva de plantas é atribuído à emergência precoce, ao elevado vigor de plântulas, à rapidez de expansão foliar, à formação de dossel denso, à elevada altura de planta, ao ciclo de desenvolvimento longo e ao rápido crescimento do sistema radicular (SEIBERT; ROMAN *et al.*, 1999; SEEFELDT *et al.*, 1999). Plantas com elevada velocidade de emergência e de crescimento inicial possuem prioridade na utilização dos recursos do meio e, por isso, geralmente levam vantagem na utilização destes. De outro modo, o aumento da altura da planta e a formação de dossel compacto por parte da cultura relacionam-se à capacidade de sombreamento às plantas daninhas, reduzindo a disponibilidade de radiação solar à fotossíntese das plantas infestantes (GARRITY *et al.*, 1992). Adicionalmente, cultivares de culturas anuais com ciclo tardio, em geral, iniciam a fase reprodutiva quando as plantas daninhas estão cessando seu ciclo e, por isso, os recursos disponíveis se reverterem, na maioria das vezes, para a cultura de interesse (ARGENTA; SILVA; SANGOI, 2001).

Devido às interações de características de planta na determinação da competitividade dos vegetais, torna-se difícil identificar aquelas que realmente se associam com elevada capacidade competitiva. Portanto, é necessário definir, para cada cultura, as características de planta que possuam maior expressividade em dotar os cultivares de habilidade superior no processo de competição com espécies daninhas (BALBINOT Jr. *et al.*, 2003).

Menores espaçamentos entre linhas permitem melhor distribuição espacial das plantas, aumentando a eficiência na interceptação da luz (FLENET *et al.*, 1996). Muitas vezes isto se reflete em incrementos de rendimento de grãos (MURPHY *et al.*, 1996), decorrente do aumento da produção fotossintética líquida (BULLOCK *et al.*, 1988). O aumento do rendimento de grãos com a redução do espaçamento entre linhas é atribuído à melhor eficiência na interceptação de radiação e ao decréscimo de competição entre plantas por luz, água e nutrientes, em virtude da distribuição mais equidistante das plantas (JOHNSON *et al.*, 1998).

Outro efeito da redução do espaçamento entre linhas relaciona-se à qualidade de luz recebida pelas plantas. Com a disposição mais uniforme entre plantas em espaçamentos menores, ocorre maior absorção de luz na faixa do vermelho (V) e maior reflexão de luz na faixa do vermelho extremo (VE). Esta característica é especialmente importante em densidades elevadas, pois, nestes casos, as plantas recebem mais luz VE refletida, aumentando a relação VE/V. Esta variação na qualidade de luz recebida determina algumas modificações no desenvolvimento das plantas como maior alongação do colmo, folhas mais compridas e finas e elevada perda de raízes (KASPERBAUER; KARLEN, 1994).

Além dos efeitos observados, a redução do espaçamento entre linhas pode aumentar a competitividade com as plantas daninhas, a partir da maior quantidade de

luz que é interceptada pelo dossel da cultura (TEASDALE, 1995).

Alguns estudos indicam que o arranjo espacial das plantas não interfere na competitividade da cultura e que a redução do espaçamento entre fileiras, exemplo o milho (*Zea mays*), não influencia na produtividade da cultura e na produção de massa (TEASDALE, 1998). Também já observado em trigo, a produção de massa seca pelas plantas daninhas não foi afetada pelo espaçamento entre fileiras (RASMUSSEN, 2004).

O efeito do arranjo espacial de plantas sobre a competitividade das culturas é dependente de fatores como espécie cultivada, características morfofisiológicas dos genótipos, espécies daninhas presentes na área e época relativa de sua emergência, além de condições ambientais, principalmente temperatura, radiação solar e regime pluviométrico. Por exemplo, semeaduras de milho realizadas sob condições de baixas temperaturas do ar e do solo e de reduzida intensidade luminosa resultam em lento crescimento das plantas no início do ciclo de desenvolvimento. Por isso, nessa situação, o espaçamento entre fileiras exerce elevada importância na velocidade de ocupação do nicho pelas plantas de milho (BULLOCK *et al.*, 1988) e, conseqüentemente, sobre a competitividade da cultura. Nesse sentido, torna-se necessário determinar a potencialidade do arranjo espacial de plantas de milho na redução dos prejuízos ocasionados por plantas daninhas (BALBINOT Jr. *et al.*, 2005).

Conclusões

A partir das informações analisadas, foi possível constatar que a disponibilidade e o aproveitamento da radiação solar pelas plantas são influenciados diretamente pela estrutura (arranjo e ângulo foliar, densidade e espaçamento) e fisiologia das mesmas, que podem ser determinadas pela Lei de Beer, adaptada por Monsi e Saeki (1953). Contudo, sugerem-se pesquisas que enfoquem a participação de cada fração do dossel vegetativo na fotossíntese total, em função da interceptação de radiação, determinando assim a participação de cada fração da planta na fotossíntese total.

Referências

ACKERLY, D.D.; BAZZAZ, F.A. Leaf dynamics, self shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. **Oecologia**, Berlin, v. 101, n. 3, p. 289–298, 1995.

ARGENTA, G.; SILVA, P.R.F.; SANGOI, L. Arranjo de plantas em milho: análise do estado da arte. **Ciência Rural**. Santa Maria, v. 31, n. 6, p. 1075-1084, 2001.

BALBINOT JR., A.A.; FLECK, N.G. Competitividade de dois genótipos de milho (*Zea mays*) com plantas daninhas sob diferentes espaçamentos entre fileiras. **Planta Daninha**. Viçosa, v. 23, n. 3, p. 415-421, 2005.

BALBINOT JR., A.A.; FLECK, N.G.; BARBOSA NETO, J.F.; RIZZARDI, M.A. Características de plantas de arroz e a habilidade competitiva com plantas daninhas. **Planta Daninha**. Viçosa,

v. 21, n. 2, p. 165-174, 2003.

BENNETT, A. C.; SHAW, D. R. Effect of *Glycine max* cultivar and weed control on weed seed characteristics. **Weed Science**. Lawrence, v. 48, n. 4, p. 431-435, 2000.

BLANKENSHIP, R. E.; PRINCE, R. C. Excited-state redox potentials and the Z scheme of photosynthesis. **Trends Biochemical Science**. Riverport Lane, v. 10, n. 10, p. 382-383, 1985.

BOYSEN-JENSEN, P. **Die Stoffproduktion der Pflanzen**. Jena: Gustav Fischer, 1932. 108p.

BUCHANAN, B.B.; GRUISSEM, W.; JONES, R.L. **Biochemistry and molecular biology of plants**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2000. 1367p.

BULLOCK, D.G.; NIELSEN, R.L.; NYQUIST, W.E. A growth analysis comparison of corn grown in conventional and equidistant plant spacing. **Crop Science**. Madison, v. 28, n. 2, p. 254-258, 1988.

DINER, B. A.; RAPPAPORT, F. Structure, Dynamics, and energetic of the primary photochemistry of photosynthesis II of oxygenic photosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**. Palo Alto, v. 53, p. 551-580, 2002.

EVANS, J.R. Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiance. **Australian Journal of Plant Physiology**. Collingwood, v. 16, n. 6, p. 533-548, 1989.

EVANS, L.T.; BUXTON, D.R.; SHIBLES, R.; FORSBERG, R.A. *et al.* Processes, genes, and yield potential. In: International Crop Science I, 1993, Madison. **Anais...** Madison: Crop Science Society of America, 1993. 895p.

FIRBANK, L. G.; WATKINSON, A. R. On the analysis of competition within two-species mixtures of plants. **Journal of Applied Ecology**. Oxford, v. 22, n. 2, p. 503-517, 1985.

FLÉNET, F.; KINIRY, J. R.; BOARD, J. E.; WESTGATE, M. E.; REICOSKY, D. C. Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower. **Agronomy Journal**. Madison, v. 88, n. 2, p. 185-190, 1996.

GALLAGHER, J. N.; BISCOE, P. V. Radiation absorption, growth and yield of cereals. **Journal of Agricultural Science**. New York, v. 91, n. 1, p. 47-60, 1978.

GARDNER, F.P.; PEARCE, R.B.; MITCHELL, R.L. **Physiology of crop plants**. Ames: Iowa State University, 1985. 327p.

GARRITY, D. P.; MOVILLON, M.; MOODY, K. Differential weed suppression ability in upland rice cultivars. **Agronomy Journal**. Madison, v. 84, n. 4, p. 586-591, 1992.

GUITMAN, M.R.; ARNOZIS, P.A.; BARNEIX, A.J. Effect of source-sink relations and nitrogen nutrition on senescence and N remobilization in the flag leaf of wheat. **Physiologia**

Plantarum. Oxford, v. 82, n. 2, p. 278–284, 1991.

HAY, R.; PORTER, J. **The physiology of crop yield.** 2 ed. Ames: Blackwell Publishing, 2006. 314p.

HIKOSAKA, K. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the photosynthetic apparatus of leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. **Planta.** Berlin, v. 198, n. 1, p. 144–150, 1996.

HIKOSAKA, K. Leaf Canopy as Dynamic System: Ecophysiology and Optimality in Leaf Turnover. **Annals of Botany.** Senday, v. 95, n. 3, p. 521-533, 2005.

HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. **Plant, Cell & Environment,** Oxford, v. 18, n. 6, p. 605–618, 1995.

HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I.; KATOH, S. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. **Oecologia.** Berlin, v. 97, n. 4, p. 451–457, 1994.

HIROSE, T. Development of the Monsi–Saeki Theory on Canopy Structure and Function. **Annals of Botany.** Senday, v. 95, n. 3, p. 483- 494, 2005.

HIROSE, T.; WERGER, M.J.A. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. **Oecologia,** Berlin, v. 72, n. 4, p. 520–526, 1987.

HORAK, M. J.; LOUGHIN, T. M. Growth analysis of four *Amaranthus* species. **Weed Science,** Lawrence, v. 48, n. 3, p. 347-355, 2000.

JOHNSON, G. A.; HOVERSTAD, T. R.; GREENWALD, R. E. Integrated weed management using narrow corn row spacing, herbicides, and cultivation. **Agronomy Journal.** Madison, v. 90, n. 1, p. 40-46, 1998.

KARLEN, D. L.; CAMP, C. R. Row spacing, plant population, and water management effects on corn in the Atlantic coastal plain. **Agronomy Journal.** Madison, v. 77, n. 3, p. 393-398, 1985.

KASPERBAUER, M. J.; KARLEN, D. L. Plant spacing and reflected far-red light effects on phytochrome-regulated photosynthate allocation in corn seedlings. **Crop Science.** Madison, v. 34, n. 6, p. 1564-1569, 1994.

KNEZEVIC, S. Z.; EVANS, S. P.; MAINZ, M. Row spacing influences the critical timing for weed removal in soybean (*Glycine max*). **Weed Technology.** Lawrence, v. 17, n. 4, p. 666-673, 2003.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Editora Rima, 2004. 531p.

LOOMIS, R.S.; AMTHOR, J.S. Yield potential, plant assimilatory capacity, and metabolic efficiencies. **Crop Science**. Madison, v. 39, n. 6, p. 1584-1596, 1999.

LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. Maximum crop productivity: an estimate. **Crop Science**, Madison, v.3, n.1, p.67-72, 1963.

MAKINO, A.; MAE, T.; OHARA, K. Photosynthesis and ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 73, n. 4, p. 1002-1007, 1983.

MONSI, M.; SAEKI, T. The light factor in plant communities and its significance for dry matter production. **Japanese Journal of Botany**, Tokyo, v. 14, p. 22-52, 1953.

MURPHY, S. D.; YAKUBU, Y.; WEISE, S. F.; SWANTON, C. J. Effect of planting patterns on intra-row cultivation and competition between corn and late emerging weeds. **Weed Science**, Champaign, v. 44, n. 6, p. 856-870, 1996.

NAMBIAS, E.K.S.; FIFE, D.N. Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relation to nitrogen supply. **Annals of Botany**, Senday, v.60, n. 2, p.147-156,1987.

NATHAN, N.; YOCUM, C. F. Structure and function of photosystems I and II. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 57, p.521-565, 2006.

NIINEMETS, Ü. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. **Functional Ecology**, Oxford, v. 11, n. 4, p. 518-531, 1997.

NOBEL, P. S. **Physicochemical and Environmental Plant Physiology**, 3 ed. San Diego: Elsevier/Academic Press, 2005. 567 p.

ONO, K.; TERASHIMA, I.; WATANABE, A. Interaction between nitrogen deficit of a plant and nitrogen content in the old leaves. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 37, n. 8, p. 1083-1089, 1996.

OSADA, N.; TAKEDA, H.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R.W. Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of a shade-tolerant tree, *Elateriospermum tapos*. **Oecologia**, Berlin, v. 137, n. 2, p. 181-187, 2003.

OTTOMAN, M.J.; WELCH, L.F. Planting patterns and radiation interception, plant nutrient concentration, and yield in corn. **Agronomy Journal**, Madison, v. 81, n. 2, p. 167-174, 1989.

PARVEZ, A. Q.; GARDNER, F. P.; BOOTE, K. J. Determinate and indeterminate type soybean cultivar responses to pattern, density, and planting date. **Crop Science**, Madison, v. 29, n. 1, p. 150-157, 1989.

PONS, T.L.; PEARCY, R.W. Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants. **Physiologia Plantarum**. Oxford, v. 92, n. 4, p. 636–644, 1994.

RASMUSSEN, I. A. The effect of sowing date, stale seedbed, row width and mechanical weed control on weeds and yields of organic winter wheat. **Weed Research**. Oxford, v. 44, n. 1, p. 12-20, 2004.

ROMAN, E. S. *et al.* Modeling germination and seedling elongation of common lambsquarters (*Chenopodium album*). **Weed Science**. Lawrence, v. 47, n. 2, p. 149-155, 1999.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Plant Physiology**. 4 ed. Belmont: Wadsworth Publishing Company, 1992, p. 607-615.

SEEFELDT, S. S.; OGG JR., A. G.; HOU, Y. Near-isogenic lines for *Triticum aestivum* height and crop competitiveness. **Weed Science**. Lawrence, v. 47, n. 3, p. 316-320, 1999.

SEIBERT, A. C.; PEARCE, R. B. Growth analysis of weed and crop species with reference to seed weight. **Weed Science**. Champaign, v. 41, n. 1, p. 52-56, 1993.

SHIBLES, R.M.; WEBER, C. R. Interception of solar radiation and dry matter production by various planting patterns. **Crop Science**. Madison, v. 6, n. 1, p. 55–59, 1966.

SINCLAIR, T.R.; BUXTON, D.R.; SHIBLES, R.; FORSBERG, R.A. Crop yield potential and fairy tales. In: International crop science I, 1993, Madison. **Anais...**Madison: Crop Science Society of America, 1993, p. 707-711.

SINGH, T.N.; PALEG, L.G.; ASPINALL, D. Stress metabolism III. Variations in response to water deficit in the barley plant. **Australian Journal of Biology Science**, Collingwood, v. 26, p. 65-76, 1973.

STEWART, D.W.; COSTA, C.; DWYER, L.M.; SMITH, D.L.; HAMILTON, R.I.; MA, B.L. Canopy structure, light interception and photosynthesis in maize. **Agronomy Journal**. Madison, v. 95, n. 6, p. 1465-1474, 2003.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. Trad. E. R. Santarem *et al.* 3 ed. Porto Alegre: Artemed, 2004.719p.

TEASDALE, J. R. Influence of corn (*Zea mays*) population and row spacing on corn and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) yield. **Weed Science**. Lawrence, v. 46, n. 4, p. 447-453, 1998.

TEASDALE, J.R. Influence of narrow row/high population corn on weed control and light transmittance. **Weed Technology**. Lawrence, v. 9, n. 1, p. 113-118, 1995.

TERASHIMA, I.; ARAYA, T.; MIYAZAWA, K.S.; YANO, S. Construction and Maintenance of the Optimal Photosynthetic Systems of the Leaf, Herbaceous Plant and Tree: an Eco-

■ Nayara Pereira Miquelanti et al.

developmental Treatise. **Annals of Botany**. Senday, v. 95, p. 507-519, 2005.

THARP, B. E.; KELLS, J. J. Effect of glufosinate-resistant corn (*Zea mays*) population and row spacing on light interception, corn yield, and common lambsquarters (*Chenopodium album*) growth. **Weed Technology**. Lawrence, v. 15, n. 3, p. 413-418, 2001.

THOMAS, H.; STODDART, J.L. Leaf senescence. **Annual Review of Plant Physiology**. Palo Alto, v. 31, p. 83–111, 1980.