

ALICE CRISTINA BITENCOURT TEIXEIRA

**DISTRIBUIÇÃO DE FOTOASSIMILADO DE FOLHAS DO TOPO E DA BASE  
DO CAPIM MOMBAÇA (*Panicum maximum* Jacq.), EM DOIS ESTÁDIOS  
DE DESENVOLVIMENTO**

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

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2003

ALICE CRISTINA BITENCOURT TEIXEIRA

**DISTRIBUIÇÃO DE FOTOASSIMILADO DE FOLHAS DO TOPO E DA BASE DO CAPIM MOMBAÇA (*Panicum maximum* Jacq.), EM DOIS ESTÁDIOS DE DESENVOLVIMENTO**

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

**APROVADA: 16 de julho de 2003.**

---

Prof. Rasmô Garcia

---

Prof. Dilermando Miranda da Fonseca

---

Prof. Juraci Alves de Oliveira  
(Conselheiro)

---

Prof. Odilon Gomes Pereira

---

Prof. José Alberto Gomide  
(Orientador)

A **Deus**, pela minha vida

Aos meus pais, **Paulo e Alice** pelo carinho, amor e formação

Ao meu filho **Emanuel**, pela força e pela maravilha de ser mãe

À toda a minha família pela força e incentivo

## **AGRADECIMENTO**

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

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudo.

Ao professor orientador José Alberto Gomide, pelo exemplo de dedicação à pesquisa e conhecimentos repassados ao longo de todo o curso.

Ao professor Juraci Alves de Oliveira, pelas críticas e sugestões.

Aos funcionários da UCP/DBV, pela prestatividade e amizade.

## **BIOGRAFIA**

ALICE CRISTINA BITENCOURT TEIXEIRA, filha de Paulo Teixeira e Alice Bitencourt Teixeira, nasceu em Ecoporanga, Minas Gerais, em 28 de agosto de 1977.

Em março de 2001, graduou-se em Zootecnia, pela Universidade Federal de Viçosa, Viçosa – MG.

Em julho de 2003, obteve o título de Mestre em Zootecnia, pela Universidade Federal de Viçosa, Viçosa – MG.

## INDICE

	Página
RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
1 - INTRODUÇÃO.....	1
2 - REVISÃO DE LITERATURA.....	3
3 - MATERIAL E MÉTODOS.....	17
4 - RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	21
4.1 – Retenção de fotoassimilado- <sup>14</sup> C na folha exposta.....	21
4.2 – Partição do fotoassimilado- <sup>14</sup> C.....	28
5 – CONCLUSÕES.....	38
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39

## RESUMO

TEIXEIRA, Alice Cristina Bitencourt, M.S. Universidade Federal de Viçosa, Julho de 2003. **Distribuição de fotoassimilados de folhas do topo e da base do capim Mombaça (*Panicum maximum* Jacq.), em dois estádios de desenvolvimento.** Orientador: José Alberto Gomide. Conselheiros: Juraci Alves de Oliveira e Paulo Roberto Mosquim.

O experimento objetivou avaliar a distribuição dos fotoassimilados produzidos pelas folhas do topo e da base do perfilho principal, do cultivar Mombaça, em dois estádios de desenvolvimento, três oito e 24 horas após a exposição. O experimento foi conduzido em vasos, em casa de vegetação da Unidade de Crescimento de Plantas (UCP) do departamento de Biologia Vegetal, no campus da UFV. Os tratamentos experimentais resultaram de arranjo fatorial (2x2x3), dois níveis de inserção de folha no perfilho principal (topo e base), dois estádios de desenvolvimento e três momento de colheita (três, oito e 24 horas), após a exposição das folhas ao  $^{14}\text{CO}_2$ , totalizando 12 tratamentos, com três repetições cada. Os estádios de desenvolvimento corresponderam, respectivamente, ao momento em que o perfilho principal atingiu nove folhas completamente expandida e quadro a cinco perfilhos (primeiro estádio) e dez folha e oito a nove perfilhos (segundo estádio). As plantas, uma por vaso, tiveram a folha do topo ou da base do perfilho principal exposta ao  $^{14}\text{CO}_2$ , por 20 minutos. Após a exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$ , os vasos foram levados de volta à casa de vegetação onde permaneceram até a colheita três, oito e 24 horas após. Cada planta teve o perfilho principal separado dos

perfilhos surgidos no primeiro e segundo estádios de desenvolvimento. O perfilho principal foi desmembrado em raiz, folha completamente expandida exposta (bainha mais lâmina), demais folhas adultas (bainha mais lâmina), meristema terminal (folha emergente mais folha em expansão mais meristema apical) e base. Esses órgãos foram levados à estufa a 100°C por 20 min e, posteriormente, secados a 75°C durante três dias. Para a análise quantitativa uma amostra de aproximadamente 10 mg foi retirada para a determinação da atividade, em espectrômetro de cintilação líquida. A atividade encontrada para a mostra foi extrapolada para todo o órgão. A quantidade de fotoassimilado-<sup>14</sup>C retido na folha exposta não variou com o tempo de colheita, após a exposição. Menor percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C permaneceu no perfilho principal e maior percentagem foi exportada para os perfilhos primários e secundários, quando a folha da base foi exposta. Grande quantidade de fotoassimilados-<sup>14</sup>C foi encontrada nas folhas adultas não expostas ao <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>. A folha exposta reteve mais fotoassimilado-<sup>14</sup>C e as demais folhas adultas receberam menor percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C, quando a folha do topo foi exposta ao <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>. Maior percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C foi exportada para os perfilhos sugeridos no primeiro estágio, quando a folha exposta ao <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> foi a da base. Com relação aos estádios de desenvolvimento estudados, maior percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C permaneceu no perfilho principal, menor percentagem sendo exportada para os perfilhos do primeiro estágio, no segundo estágio menor percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C foi encontrada no perfilho principal e maior quantidade foi percebida pelos perfilhos, devido ao desenvolvimento de novos perfilhos principalmente. O aumento na quantidade de fotoassimilados-<sup>14</sup>C recebida pelos perfilhos ocorreu principalmente às expensas de todas as folhas adultas do perfilho principal, inclusive as não expostas.



## ABSTRACT

TEIXEIRA, Alice Cristina Bitencourt, M.S.Universidade Federal de Viçosa, July, 2003. **Distribution of the photoassimilates produced by the leaves of the top and base of the grass Mombaça (*Panicum maximum* Jacq.), in two development stages.** Adviser: José Alberto Gomide. Committee Members: Juraci Alves de Oliveira and Paulo Roberto Mosquim.

An experiment was carried out to assess the distribution of recently assimilated carbon in plants of Mombaçagrass (*Panicum maximum*). The plants were grown in plastic pots, in greenhouse. A factorial 2x2x3 experimental treatment combination of the main factors: two levels of insertion of the fed leaf on the main tiller, top and bottom; two stages of plant development and three times of plant harvest after feeding the leaf with  $^{14}\text{CO}_2$ . The experimental design was completely randomised design, with three replications, making up 36 experimental units (pots), each with one plant. The top leaf was the last expanded one and the bottom leaf was the alive first expanded one. The stages of development referred to the number of developed tillers: 4-5 and 9-10 tillers for the first and second stages, respectively. The times of plant harvesting after leaf feeding were: 3, 8 and 24 hours. After harvest each plant was dissected into the shoot (main tiller), tillers appeared in the first stage and tillers of the second stages. The shoot was separated into the following fractions: plant root system, adult leaves (sheath + blade), fed leaf (sheath + blade), terminal meristem (expanding leaves + emerging leaves + apical tissue) and base. All these plant fractions were oven dried at 100°C for 20 minutes and then at 75°C

for 72 hours. After drying, each plant fraction was weighed out and mown. A 10 mg sample of each fraction was analysed for activity in a liquid scintillation spectrometer. Time after leaf feeding did not affect the percentage of  $^{14}\text{C}$ -assimilate retained in fed leaves. Percentage  $^{14}\text{C}$ -assimilate exported to tillers was higher when bottom leaf was the fed one. Non fed adult leaves imported substantial amount of  $^{14}\text{C}$ -assimilate. The percentage of activity in fed and non-fed leaves was higher when the fed leaf was the top one. First stage tillers imported more from base leaf than from the top one.  $^{14}\text{C}$ -assimilate export to tillers was higher in the second developmental stage relative to the first one. The increment in import of  $^{14}\text{C}$  by the tillers was accomplished at the expense of the adult fed and non-fed leaves.

## 1 - INTRODUÇÃO

Cerca de 90% do peso da massa seca vegetal é constituído por compostos oriundos da fotossíntese (ZELITCH, 1982). A biomassa vegetal pode ser limitada tanto pela produção como pelo uso dos fotoassimilados por parte dos meristemas foliares (LEMAIRE e AGNUSDEI, 1999).

A taxa de fixação de carbono pelo dossel depende diretamente da quantidade de radiação fotossinteticamente ativa interceptada e da eficiência de uso da radiação em reduzir o  $\text{CO}_2$  a carboidrato. Enquanto a interceptação da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) depende do índice de área foliar (IAF) (BROUGHAM, 1957) e do ângulo foliar (SHEEHY e COOPER, 1973), a eficiência de uso da RFA decorre da taxa fotossintética das folhas, variável conforme a idade da folha e a luminosidade (WOLEDGE, 1985).

O carbono fixado pelas folhas pode ser alocado para três caminhos metabólicos: (i) para utilização metabólica, fornecendo energia e esqueletos de carbono para a síntese de outros compostos que a célula requer, (ii) pode ser utilizado para a síntese de compostos de transporte, exportados para os diversos drenos da planta e (iii) para síntese de compostos armazenados, para serem utilizados durante a noite (TAIZ, 1998).

A partição de fotoassimilados segue a força do dreno, que é produto de seu tamanho (peso total do tecido do dreno) e de sua atividade (taxa de absorção de assimilados por unidade de peso do tecido) (TAIZ, 1998). Além disso, a distância do dreno à fonte, a competição entre eles e a arquitetura vascular de folhas e colmos impõem grande influência sobre a partição de fotoassimilados em plantas intactas, crescendo sob condições não limitantes (Wardlaw, 1968; Canny, 1973; Giffort e Evans, 1981; Watson e Caspe, 1984, citados por CHAPMAN et al., 1991).

Estudos de partição de fotoassimilados são fundamentais para o entendimento da fisiologia vegetal, pois a dinâmica entre a relação fonte/dreno varia conforme o meio, o estágio fisiológico da planta e o manejo da cultura.

Inúmeros trabalhos têm sido realizados para investigar a partição de fotoassimilados (WILLIAMS, 1964; RYLE e POWELL, 1974 ; CHAPMAN et al. 1991). Estas informações são de pesquisas realizadas em países de clima temperado, em que o crescimento vegetativo das espécies forrageiras utilizadas predomina no verão e outono. Nessas regiões, são utilizadas muitas leguminosas, como o trevo branco (*Trifolium repens* L.), trevo vermelho (*Trifolium pratense* L.) e gramíneas de metabolismo C<sub>3</sub>, em que se destacam azevém anual (*Lolium multiflorum* L.) e azevém perene (*Lolium perenne* L.). As gramíneas estudadas, de metabolismo C<sub>4</sub> como as tropicais, diferem por serem anuais, como o sorgo (*Sorghum bicolor* L.) e o milho (*Zea mays* L.), que não perfilham. Os estudos sobre a relação fonte/dreno de gramíneas forrageiras tropicais são escassos.

Este trabalho foi desenvolvido com o objetivo de avaliar o destino do fotoassimilado-<sup>14</sup>C, sintetizado em folhas de diferentes níveis de inserção no perfilho principal de *Panicum maximum* cv.Mombaça, em dois estádios de desenvolvimento, em diferentes tempos de colheita, após a exposição da folha ao <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>.

## 2 - REVISÃO DE LITERATURA

A taxa de crescimento da planta reflete seu balanço de carbono, determinado pela capacidade fotossintética da folha, taxa de translocação e proporção de assimilados respirados, durante a translocação e incorporação (RYLE e POWELL, 1974). O carbono residual resultante desse balanço é distribuído entre os diferentes meristemas da planta, de acordo com a relação fonte/dreno. São considerados fontes, os órgãos ou tecidos das plantas que exportam assimilados, após sintetizá-los (tecidos verdes) ou estocá-los (como dreno reversível) e cedê-los posteriormente. Já os drenos são os órgãos ou tecidos que utilizam (drenos em crescimento) ou armazenam assimilados. O acúmulo de matéria seca no órgão de interesse econômico é resultado da troca de metabólitos entre os tecidos fornecedores de assimilados (a fonte) e o órgão colhido (o dreno) (PIMENTEL, 1998).

A partição de assimilados entre os drenos da planta é governada pela distância entre a fonte e os drenos, pela força do dreno e pelas conexões vasculares entre os mesmos, sendo a força do dreno determinada pelo seu tamanho e sua atividade (TAIZ, 1998). ZELITCH (1982) argumentou, a partir de princípios básicos da relação fonte/dreno, que incrementos significativos na

produtividade só seriam alcançados se o aumento na fotossíntese líquida do dossel fosse acompanhado de aumento na força dreno do órgão de interesse e da taxa de translocação de assimilado.

DOODSON et al. (1964), estudando o padrão de distribuição dos fotoassimilados produzidos pela terceira folha do trigo, observaram que, no início do desenvolvimento da planta, os fotoassimilados eram em sua maioria, destinados à expansão da folha emergente, porém mais tarde, a raiz teria sido a mais beneficiada. Provavelmente, a mudança no destino dos fotoassimilados produzidos foi ocasionada pelo alongamento do colmo, que proporcionou aumento na distância entre a terceira folha e a raiz (distância entre a fonte e o dreno). Modificações na demanda por assimilados da raiz e parte aérea com o desenvolvimento do perfilho (alterações na força dos drenos) podem também, ter alterado o destino desses fotoassimilados.

MARSHALL e SAGAR (1968a) relataram que os perfilhos primários exportavam mais assimilados para o perfilho principal que entre eles próprios, devido à perfeita ligação vascular entre cada perfilho primário e principal.

Mais tarde, CHAPMAN et al. (1991), estudando a relação fonte/dreno durante o crescimento do trevo branco, observaram que a parte superior da planta se comportou como dreno de maior força, mesmo representando percentualmente pouco da matéria seca total da planta. O resultado foi surpreendente devido ao pouco peso do ápice relativamente aos outros drenos, tendo sido o comportamento atribuído a fatores hormonais (dominância apical) e também à alta taxa de divisão e expansão celulares (atividade do dreno) no meristema apical.

Técnicas de laboratório que envolvem radiotraçadores têm sido muito empregadas nos estudos de partição de assimilados na planta. Tanto as técnicas da auto-radiografia como as de cintilação líquida podem ser usadas na determinação da distribuição momentânea de fotoassimilados na planta. Porém, a primeira delas permite uma análise qualitativa da distribuição, sendo necessário ser complementada pela segunda, para que a quantificação seja realizada.

São considerados isótopos, elementos químicos com o mesmo número de prótons, mas com diferente número de massa. Esses isótopos podem ser estáveis

(normal ou pesados) ou instáveis. Os isótopos instáveis emitem radiação, podendo ser chamados de radioisótopos ou radiotraçadores.

Cada tipo de planta apresenta um modelo de partição (RYLE e POWELL, 1974), que é de fundamental importância na determinação do manejo a ser empregado (RYLE e POWELL, 1974). RYLE e POWELL (1974) observaram que a partição de assimilados dentro da planta está intimamente relacionada com o tipo de crescimento da mesma. O milho e o sorgo direcionaram preferencialmente assimilados para as folhas emergentes, enquanto o trigo e o azevém perene exportaram maior quantidade de assimilados para as gemas axilares. Ao contrário do trigo e azevém perene, o sorgo perfilha pouco e o milho não perfilha, além do mais, eles mantêm simultaneamente duas folhas em alongamento.

A capacidade de adaptação das plantas aos diversos sistemas ecológicos e de manejo está relacionada à eficiência de utilização da luz e à economia de carbono, que é determinada pela sua partição de assimilados (RYLE e POWELL, 1974). Em situações, nas quais o adensamento é maximizado e pragas e doenças são minimizadas, plantas que exportam maior quantidade de assimilados para a expansão de novas folhas, que proporcionam maior taxa fotossintética do dossel, quando se desenvolvem em ambiente mais luminoso, terão maior capacidade de sobreviver, como é o caso do milho. Por sua vez, plantas que exportam a maior parte de seus assimilados para a produção de perfilhos, que se desenvolvem em ambiente mais sombreado, como o azevém perene, terão folhas com menor capacidade fotossintética e, conseqüentemente, todo o dossel, ocasionando menor adaptabilidade a este tipo de manejo. Folhas que se desenvolvem em ambiente sombreado mostram capacidade fotossintética comprometida, mesmo quando expostas a condições de alta luminosidade.

Nessas condições de manejo, ocorre um encurtamento na duração da vida dos perfilhos e mesmo que alguns nutrientes sejam remobilizados para a planta mãe, ocorre significativa perda de carbono. E assim, o perfilhamento poderá ser encarado como um desperdício de assimilados, apesar de ser um meio pelo qual as gramíneas alcançam a perenidade. Gramíneas perenes desenvolvidas em dosséis densos apresentarão perdas de matéria seca devido à morte das folhas,

reduzindo substancialmente a colheita de forragem verde e por isso exigem manejo específico.

A produção e o uso dos assimilados pelos meristemas estão em função da idade, meio e manejo, que interferem na área foliar, nos pontos de crescimento (meristemas) e assim, na relação fonte/dreno (LEMAIRE e AGNUSDEI, 1999). As folhas completamente expandidas são o órgão fonte de carbono (fotoassimilados) mais importante da planta, principalmente em condições favoráveis de luz, temperatura, nutrientes e na ausência de desfolha ou pastejo severo. A quantidade de carbono fixada pela folha é dependente da sua capacidade fotossintética, quantidade de luz incidente e interceptada, temperatura e disponibilidade de água e nutrientes. O acumulado de carbono por unidade de área de solo, num intervalo de tempo, determinará a produção primária da pastagem (LEMAIRE, 1997).

A área foliar tem papel fundamental no crescimento da planta, porque está relacionada à quantidade de luz interceptada e transformada em fotoassimilados (BROUGHAM, 1956). Durante as fases de estabelecimento e rebrota, ocorre um aumento no número de folhas e perfilhos, que irão proporcionar crescimento do índice de área foliar (IAF) da cultura. Esse aumento se refletirá em aumento na interceptação da luz e assim, na fotossíntese líquida do dossel.

No entanto, sob condições de cultivo, valores de IAF acima do valor crítico, em que 95% da luz é interceptada, conduzirão também a um aumento na respiração e a uma queda na capacidade fotossintética das folhas. Segundo WOLEDGE (1973 e 1976), o comprometimento da capacidade fotossintética da folha, devido ao sombreamento mútuo, será o principal fator responsável pela limitação da fotossíntese líquida do dossel.

A expansão da área foliar é também acompanhada pelo aumento no tamanho e número de meristemas, mantendo-se um balanço aproximado entre suprimento e demanda de assimilados, que pode sofrer desequilíbrio em função de variações na radiação e temperatura (LEMAIRE e AGNUSDEI, 1999). Essas variações são muito comuns no meio ambiente a que as plantas estão submetidas e modificam a fotossíntese líquida do dossel e assim, a suplementação de



assimilados para os meristemas. Nestas condições, as plantas exibem alterações que lhes permitem adaptar-se a essas novas condições, como mudanças na taxa de difusão de CO<sub>2</sub>, no conteúdo de clorofila, na atividade enzimática e na morfologia da folha (El-sharkaway e Hesketh, 1965; Wassink, Richardson, e Pieters, 1956; Treharne e Eagles, 1969; Wilson e Cooper, 1967, citados por RYLE E POWELL, 1976).

Também ocorrem mudanças no modelo de partição de assimilados da planta, de maneira a favorecer ou prejudicar um dreno em relação a outro. Essas mudanças podem ser observadas a partir da relação entre o peso da parte aérea e subterrânea da planta e na relação área foliar/peso. Sob condições de baixa luminosidade, as plantas destinam maior quantidade de assimilados à parte aérea, para a produção de novas folhas ou de folhas maiores, incrementando o IAF e assim, intensificando a interceptação (DIAS-FILHO,1999). Contudo, mais tarde, esse favorecimento da parte aérea em detrimento da raiz conduzirá a uma deficiência de água e nutrientes, que levará novamente a alterações na partição, sendo o sistema auto-regulado (RYLE e POWELL, 1976).

Em gramíneas, sob condições de baixa luminosidade e assim, taxa de suprimento de assimilado menor do que a demanda, o incremento no IAF ocorre a partir do crescimento foliar dos perfilhos existentes, já que o perfilhamento é inibido. Por esta razão, enquanto a taxa de expansão de perfilhos maduros é muito pouco afetada pelo suprimento de C, o perfilhamento é altamente susceptível às variações no nível de radiação (DAVIES et al, 1983). Desta maneira, a partição de assimilados entre os diferentes drenos da planta será resultante do equilíbrio entre o suprimento de assimilados e o potencial de utilização desses assimilados pelos drenos (RYLE e POWELL, 1976).

Após o pastejo ou corte, a área foliar responsável pela produção de assimilados é reduzida, permanecendo a demanda de seus drenos inalterada ou intensificada, no caso dos meristemas foliares. As alterações na área foliar do perfilho, no número de perfilhos desfolhados e nos drenos vão depender da altura e freqüência de corte, tipo de pastejo, lotação intermitente ou contínua e pressão de pastejo.

A interconexão dos perfilhos, a intensificação da capacidade fotossintética, a porcentagem de assimilados exportados pelas folhas remanescentes e a rapidez com que a partição de assimilados é alterada favorecendo os meristemas foliares, são de fundamental importância na reconstituição da área foliar e das reservas, quando a persistência e a plasticidade da planta são submetidas ao pastejo e/ou corte.

A interconexão dos perfilhos, crescendo sob condições não estressantes de corte ou pastejo, foi observada por WOLF (1967); MARSHALL e SAGAR (1968a); RAWSON E HOFSTRA (1969) e RYLE e POWELL (1972). Já WILLIAMS (1964), em estudos de auto-radiografia, não observou troca de assimilados entre os perfilhos de grande porte. Possivelmente, isso ocorreu porque os perfilhos primários adquirem com o tempo sistema radicular próprio e área foliar suficiente para se tornarem independentes do perfilho principal. Nesse estágio de desenvolvimento, os perfilhos tornavam-se auto-suficientes e não mais importavam do perfilho principal, como também não exportavam para outros perfilhos de grande porte. Estudo posterior mais completo sobre o grau de independência entre os perfilhos foi realizado por MARSHALL e SAGAR (1968a), em *Lolium multiflorum* L.. O grau de independência entre os perfilhos foi avaliado através da relação  $^{14}\text{C}$  fixado e  $^{14}\text{C}$  importado. O perfilho principal foi o que se apresentou como o mais dependente e o perfilho primário mais velho, como o menos dependente. Provavelmente, o perfilho principal, apesar de ser fonte de assimilados para os perfilhos primários, seja ao mesmo tempo, forte dreno para a formação de futuros perfilhos.

Sob condições de corte ou pastejo, essa interdependência é intensificada ou restabelecida para que a nova área foliar seja restaurada nos perfilhos desfolhados (MARSHALL e SAGAR, 1965 e 1968a; e GIFFORD e MARSHALL, 1973). Nessas condições, os perfilhos intactos aumentam a exportação de fotoassimilados (MARSHALL e SAGAR, 1968b; RYLE e POWELL, 1975), a taxa fotossintética de suas folhas (GIFFORD e MARSHALL, 1973) e alteram a partição de assimilados, favorecendo a reconstituição da área foliar (MARSHALL e SAGAR, 1965 e 1968b; e GIFFORD e MARSHALL, 1973). Os perfilhos, após

reconstituição parcial de sua área foliar, passam a produzir seus próprios fotoassimilados, voltando à sua condição original. Porém, se o estresse tiver continuidade, a sua sustentação pelo perfilho intacto será mantida (GIFORD e MARSHALL, 1973).

A taxa de fotossíntese líquida freqüentemente aumenta por vários dias, quando há incremento na demanda do dreno e decresce, quando há uma diminuição da demanda. Normalmente, este efeito da demanda do dreno é maior em plantas que estocam amido em vez de sacarose (TAIZ, 1998). DAVIDSON e MILTHORPE (1966b) relacionaram o aumento na taxa fotossintética em *Dactylis glomerata* L. após a desfolha, ao aumento na expansão foliar e não na fotossíntese por unidade de área. No entanto, GIFFORD e MARSHALL (1973) observaram aumento de 15% na taxa de fotossíntese líquida após a desfolha, em *Lolium multiflorum* L.. Já RYLE e POWELL (1975) encontraram uma pequena, mas consistente queda na fotossíntese das folhas remanescentes de cevada (*Hordeum vulgare* L.), ao longo do tempo, além de nenhum incremento na taxa fotossintética após a desfolha. Contudo, estes autores detectaram um significativo aumento na exportação de assimilados das folhas remanescentes para drenos novos e já formados, imediatamente após a desfolha. Esse aumento inicial na exportação de assimilados para as folhas em crescimento (drenos formados) levou à formação de uma nova área foliar, a qual passou a exportar seus assimilados, conduzindo a uma queda na percentagem de assimilados exportados pelas folhas remanescentes. Também MARSHALL e SAGAR (1968b) observaram aumento na percentagem de assimilados exportados do perfilho principal não desfolhado, de *Lolium multiflorum* L. e na percentagem de assimilados recebidos pelos perfilhos desfolhados, mostrando a influência da atividade do dreno na distribuição de assimilados e na magnitude de assimilados exportados pela fonte.

MATCHES (1966), avaliando não só a intensidade da desfolha como também a percentagem de perfilhos intactos na rebrota, encontrou que uma percentagem de até 30% de perfilhos intactos no tratamento de menor resíduo e de até 10% nos dois tratamentos de maior resíduo contribuíram para uma recuperação maior da pastagem. Os autores argumentaram que, devido à

interconexão entre os perfilhos, os perfilhos intactos translocaram assimilados para os desfolhados recuperarem a sua área foliar. No entanto, o período de tempo dessa translocação é curto, tendo sido aproximadamente de três dias, o período encontrado para *Lolium multiflorum* L., por MARSHALL e SAGAR (1965). Assim, os perfilhos intactos, inicialmente favoreceram a restauração da área foliar e depois acumularam os seus fotoassimilados excedentes em seus órgãos de reserva. Desta maneira, esse fato levou a uma maior persistência das pastagens devido ao favorecimento de área foliar suficiente para a produção de assimilados e manutenção das reservas orgânicas.

As plantas mudam a sua partição de assimilados, favorecendo os meristemas foliares em detrimento da raiz, em benefício da restauração da área foliar dos perfilhos desfolhados. Como consequência dessas mudanças na partição de assimilados após a desfolha, DAVIDSON e MILTHORPE (1966b) observaram que a taxa respiratória, a absorção pela raiz e o crescimento radicular cessaram ou permaneceram em níveis muito baixos, sendo a magnitude desse decréscimo e sua posterior recuperação, dependentes do nível de desfolha realizado.

MARSHALL e SAGAR (1965) relataram partição preferencial de assimilados para a constituição da área foliar em detrimento das raízes, em plantas de *Lolium mutliflorum* L. totalmente desfolhadas. RYLE e POWELL (1975) também observaram que o aumento na exportação de assimilados para o meristema foliar ou tecido foliar jovem de cevada ocorreu sempre às expensas da translocação de assimilados para as raízes.

GIFFORD e MARSHALL (1973) observaram que a intensificação na exportação de assimilados para novas áreas foliares acarretou prejuízos ao sistema radicular, nos tratamentos de desfolha severa dos perfilhos (corte a cinco cm do solo), exceto do perfilho principal. Contudo, serão os níveis de intensificação fotossintética e de exportação de assimilados das folhas do perfilho principal, em termos absolutos, que determinarão se o perfilho principal e o sistema radicular serão ou não privados destes assimilados produzidos.

Outros compartimentos da planta prejudicados após a desfolha são os órgãos de reservas orgânicas, porém antes de estudá-los, deve-se primeiro fazer a sua delimitação, já que a região de acumulação de reserva orgânica nas plantas varia de espécie para espécie (SHEARD, 1973). DAVIDSON e MILTHORPE (1966b) encontraram em *Dactylis glomerata* L., a base do colmo contribuindo mais para a reconstituição de novas folhas que o sistema radicular, após a desfolha.

Para essas reservas orgânicas serem formadas e então utilizadas após a desfolha, a fotossíntese terá de exceder o crescimento da planta (SHEARD, 1973). Tal situação é favorecida quando pelo menos um dos fatores, temperatura (DAVIDSON e MILTHORPE, 1966 a e b; THORNTON et al., 1999), suprimento de nitrogênio e água (THORNTON et al., 1999) sofrem redução. Por outro lado, reduções na luminosidade (DAVIDSON e MILTHORPE, 1966 a e b; THORNTON et al., 1999) conduzem a uma diminuição na formação dessas reservas. DAVIDSON e MILTHORPE (1966a) observaram que a concentração de carboidratos solúveis na base de qualquer folha, em *Dactylis glomerata* L., foi dependente da contribuição fotossintética da sua porção exposta.

Após a desfolha, ocorre redução no teor de reservas orgânicas nas raízes e base do colmo, em decorrência, principalmente, da supressão de fornecimento de fotoassimilados e do uso das reservas orgânicas, que nesse momento, são destinadas à reconstituição das áreas foliares (DONAGHY e FULKERSON, 1998). As reservas orgânicas são usadas para a manutenção da respiração do resíduo aéreo e das raízes, além de fornecerem energia para o início da recuperação da área foliar. Uma vez atingido um mínimo de área foliar, a produção de recém-assimilados passa a ser determinante da continuidade do crescimento da parte aérea (HODGKINSON, 1969). De fato, o restabelecimento do teor de reservas orgânicas ocorre rapidamente após a desfolha, conforme relatado por GOMIDE e ZAGO (1980), que avaliaram em 14 a 21 dias, o período necessário para o completo restabelecimento dos carboidratos totais não-estruturais (CTNE) em capim-colonião (*Panicum maximum* cv. Colonião).

A importância das reservas orgânicas na reconstituição da área foliar após a desfolha vai depender do tamanho da reserva (DAVIDSON e MILTHORPE, 1966

a e b) e da área foliar remanescente (severidade da desfolha) (MARSHALL e SAGAR ,1965; DAVIDSON e MILTHORPE,1966a e b; RYLE e POWELL, 1975).

RYLE e POWELL (1975) relataram que os assimilados produzidos pelas folhas remanescentes e posteriormente pela nova área foliar formada foram suficientes para a restauração da área foliar, não tendo sido necessário o uso de reservas. DAVIDSON e MILTHORPE (1966b) observaram que as reservas de carboidratos, em *Dactylis glomerata* L., sob desfolhação leve (somente as folhas foram removidas), sustentaram as perdas respiratórias e o novo crescimento. Já sob desfolha severa (2,5 cm de altura), até mesmo uma alta reserva de carboidratos foi insuficiente e outras substâncias, como proteínas, foram mobilizadas para uso na respiração e crescimento. MARSHALL e SAGAR (1965) não encontraram contribuição substancial das reservas para a rebrota de *Lolium multiflorum* L. quando, exceto o perfilho principal, todos os perfilhos foram desfolhados na altura de seis cm.

Por fim, segundo DAVIDSON e MILTHORPE (1966b), a importância da área foliar remanescente na rebrota depende da suplementação de nutrientes minerais externos. Os autores observaram que, quando o suprimento externo de nutrientes era alto, a remoção das lâmina das folhas completamente expandidas, que correspondem a dois terços da área foliar total, não reduz a expansão foliar. Quando o “status” de nutrientes minerais foi baixo, essas folhas foram de importância primária, devido ao seu papel como fonte de minerais lábeis. Sob condições de desfolhas severas, o crescimento é primeiramente limitado pelo conteúdo dos carboidratos solúveis na base das folhas expandidas, depois, pela taxa fotossintética e então, em estádios mais tardios pela absorção de nutrientes sustentada pela raiz.

As folhas, antes de se tornarem fonte de fotoassimilados para a planta, passam por um estágio de transição durante seu desenvolvimento, em que deixam de ser dreno para ser fonte. (TAIZ, 1998). Segundo TAIZ (1998), em *Curcubita pepo*, uma dicotiledônea, a transição de dreno para fonte geralmente começa quando a folha se apresenta com aproximadamente 25% do seu tamanho final, sendo completada quando atinge 40 a 50% do mesmo. Já para festuca alta

(*Festuca arundinacea* Schreb), gramínea, BREGARD e ALLARD (1999) encontraram uma coincidência na transição de fonte para dreno, com o início do alongamento da bainha, que ocorreu quando as lâminas foliares estavam 80% emersas.

Essa transição ocorre mais tarde nas gramíneas que em dicotiledôneas, devido à sua morfogênese. As gramíneas possuem o meristema apical envolvido pela bainha das folhas assim, suas folhas em expansão não recebem luz. Mais adiante, com o seu crescimento, é que essas folhas vão tendo a sua porção apical amadurecida, gradativamente exposta à luz, aumentando a sua produção de fotoassimilados.

Durante a emergência da lâmina foliar, o ápice emergido já diferenciado e fotossinteticamente ativo se comporta como fonte, enquanto a base em crescimento, como dreno. Assim, a lâmina ainda não está completamente expandida e portanto, não é totalmente um órgão fonte, apresentando ainda uma zona de crescimento ativo, que funciona como dreno. Para essa zona, o fotoassimilado necessariamente tem que ser importado, uma vez que ela ainda é confinada pelo envoltório da bainha das folhas mais velhas, não sendo fotossinteticamente ativa. O fotoassimilado utilizado nessa zona pode originar-se das folhas mais velhas ou ser importado do ápice já exposto dessa lâmina em desenvolvimento, uma vez que esse já é estruturalmente adulto (maturo) e fotossinteticamente ativo (BRÉGARD e ALLARD, 1999; SCHNYDER e DE VISSER, 1999).

Segundo ANDERSON e DALE (1983), 60% do carbono requerido para o desenvolvimento de folhas emergentes de cevada é importado das folhas completamente expandidas, sendo que a folha adulta (n) tende a ser a maior exportadora de carbono para a segunda próxima folha em expansão (n+2) sendo os demais 40% produzidos pela própria lâmina emergente.

As folhas emergentes são folhas jovens em desenvolvimento e por isso, possuem alta capacidade fotossintética, principalmente quando expostas a um ambiente de alta luminosidade. RYLE e POWELL (1972) destacaram a importância da folha emergente em *Lolium temulentum* L., como fonte de carbono

para o próprio meristema basal e para os primórdios foliares no meristema apical, exportando de 60 a 80% dos seus assimilados para esses drenos após alcançarem 33 a 50% do seu comprimento final. Desta maneira, enquanto as folhas completamente expandidas exportam assimilados, aquelas em expansão somente importam, as emergentes retêm os seus assimilados produzidos e os importam de outras folhas. A transição de dreno para fonte nas folhas emergentes começa antes da sua completa expansão e a exportação e importação podem acontecer simultaneamente (WILLIAMS, 1964).

Durante sua expansão, as folhas aumentam tanto a quantidade de carbono fixado, como a de assimilados exportados, alcançando valor máximo quando completamente expandidas. A fixação de carbono e a translocação de assimilados diminuíram após a completa expansão da folha (DOODSON et al. 1964). Também as folhas adultas alteram o destino dos seus assimilados, exportando mais para as raízes e menos para o meristema apical com o correr do tempo (DOODSON et al. 1964; RYLE E POWELL, 1972, 1974 e 1976). ROBIN et al. (1987) observaram as que folhas jovens de *Trifolium repens* L. exportam carbono principalmente para o ápice, enquanto as folhas mais velhas exportam principalmente para a base da planta, comportamento comum em muitas plantas vasculares (WARDLAW, 1968). Entretanto, RYLE et al. (1981) observaram que as folhas jovens do trevo branco e vermelho exportaram mais assimilados para as raízes.

O destino dado aos assimilados varia de acordo com a inserção da folha no perfilho (RAWSON E HOFSTRA, 1969; RYLE, 1970; RYLE E POWELL, 1972, 1974 e 1976). As folhas superiores e baixas exportam assimilados para todos os meristemas, de acordo com a proximidade dos mesmos. Sendo assim, em plantas jovens, na fase vegetativa, folhas baixas e do topo não se diferenciam quanto à distribuição de assimilados. Entretanto, no final do seu desenvolvimento o meristema terminal e o colmo recebem a maior parte dos assimilados das folhas superiores, enquanto as raízes e perfilhos recebem a maior parte dos assimilados, das folhas baixas (RYLE, 1970). Desta forma, LUPTON (1966), trabalhando com trigo em estádios mais avançados, antese e queda da semente, encontrou a folha bandeira e as glumas exportando seus assimilados inteiramente para os



grãos e a segunda e terceira folhas enviando parte para os grãos e parte para as raízes. Já MARSHALL e SAGAR (1968b) não encontraram evidências de que as folhas baixas do perfilho tendam a suplementar prioritariamente, as raízes com assimilados, mais do que as folhas da porção superior do perfilho de *Lolium multiflorum* L., durante um estágio jovem de desenvolvimento.

A partição de assimilados entre os drenos da planta é modificada durante seu crescimento e desenvolvimento (RYLE, 1970; RYLE e POWELL, 1972). Mudanças na demanda por fotoassimilados pelos diferentes compartimentos da planta, como raiz, colmo, meristema apical e perfilhos foram observadas por RYLE (1970), em plantas de *Lolium perenne* L. e *Lolium temulentum* L., durante seu desenvolvimento e crescimento. No início do crescimento da planta, a prioridade de alocação dos fotoassimilados era do meristema terminal, perfilhos e raízes, de acordo com sua força de dreno. Posteriormente, com o alongamento do colmo, os assimilados produzidos passaram a ser prioritariamente enviados para o colmo, às expensas dos perfilhos e principalmente das raízes. Com o surgimento da inflorescência, no entanto, foram observadas modificações no destino dos fotoassimilados, apenas para a folha bandeira, possivelmente por ser para esta, a inflorescência dreno mais forte que o meristema terminal vegetativo. Desta maneira, o alongamento do colmo, provavelmente tenha correspondido ao primeiro processo fisiológico a modificar o padrão de translocação de carbono para os meristemas do perfilho, em um ambiente constante.

RYLE E POWELL (1972), tentando complementar este trabalho, avaliaram a exportação e distribuição de assimilados-<sup>14</sup>C de cada folha, em perfilhos de *Lolium temulentum* L. durante o crescimento vegetativo e reprodutivo, em condições de ambiente controlado. Os assimilados requeridos para o desenvolvimento da inflorescência não foram perceptivelmente diferentes daqueles do meristema terminal vegetativo, não tendo a inflorescência nenhuma influência direta no padrão de distribuição de assimilados. As principais mudanças no padrão de exportação de assimilados pareceram estar ligadas ao início do alongamento do colmo nos perfilhos vegetativos ou na intensificação do alongamento do colmo, em perfilhos reprodutivos. A inflorescência poderá ter

algum efeito, mas indireto, a partir de seu papel como fonte de reguladores de crescimento (WILLIAMS,1970; JEWISS, 1972), os quais podem modificar a atividade meristemática no colmo e nas gemas laterais, que darão origem aos novos perfilhos.

### 3 - MATERIAL E MÉTODOS

O capim *Panicum maximum*, cv. Mombaça, foi cultivado em casa de vegetação do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa (UFV). A semeadura foi realizada em 25-10-2002, em bandejas plásticas perfuradas, contendo areia. As bandejas foram irrigadas três vezes ao dia com água de torneira. Após a germinação, uma semana antes do transplântio, foram realizadas duas aplicações com solução de Hoagland, com um quarto de força iônica, pH 5,5 (HOAGLAND e ARNON, 1950). O transplântio foi realizado quando as plântulas atingiram, além da folha cotiledonar, duas folhas completamente expandidas, tendo sido transplantadas três plântulas por vaso de 3,8 dm<sup>3</sup>. O desbaste foi realizado, mantendo-se uma planta por vaso, quando as plântulas haviam atingido a terceira folha completamente expandida. Uma mistura de solo e areia na proporção 1:1 foi o substrato utilizado para enchimento dos vasos. Antes de ser misturado à areia, procedeu-se a uma adubação fosfatada do solo, com base na sua análise química, sendo aplicada uma dose única de 400 mg.dm<sup>-3</sup> de solo. A primeira adubação potássica e nitrogenada foi realizada conjuntamente, na semana do transplântio e as demais, realizadas quinzenalmente, via solução aquosa de cloreto de potássio e uréia, atingindo respectivamente concentrações

de  $250 \text{ mg.dm}^{-3}$  e  $60 \text{ mg.dm}^{-3}$ . A adubação com micronutrientes seguiu o recomendado com base na análise química.

Os tratamentos resultaram de um arranjo fatorial ( $2 \times 2 \times 3$ ), objetivando o estudo de dois níveis de inserção de folha no perfilho principal (topo e base), dois estádios de crescimento e três momentos de colheita (três, oito, e 24 h), após a exposição das folhas ao  $^{14}\text{CO}_2$ . Os estádios de crescimento corresponderam ao momento em que o perfilho principal atingiu valores próximos a nove folhas completamente expandidas e quatro a cinco perfilhos, dez folhas completamente expandidas e oito a nove perfilhos, respectivamente. O primeiro estádio foi atingido em 09-12-2002, 25 dias após o transplante, e o segundo, 11 dias depois (20-12-2002). O delineamento foi inteiramente casualizado, perfazendo 12 tratamentos, com três repetições, totalizando 36 unidades experimentais (vasos com uma planta). Durante o desenvolvimento das plantas, seus perfilhos foram identificados, utilizando-se anéis coloridos, de modo a se reconhecer sua ordem de surgimento.

Ao final de cada estádio de crescimento, metade dos vasos (18 vasos) foi conduzida até o laboratório de radioisótopos da UFV, para ser realizada a exposição da folha, por 20 minutos, ao  $^{14}\text{CO}_2$ . A exposição, nos dois estádios de crescimento, foi realizada em dois dias consecutivos, sendo expostas nove plantas por dia.

Apenas metade da lâmina foliar do topo (folha mais jovem, completamente expandida) ou da base (folha mais velha sem apresentar sintoma visível de senescência) de cada planta foi exposta ao  $^{14}\text{CO}_2$ . No momento da exposição da lâmina foliar, o perfilho principal já havia alcançado número constante de três folhas, após atingir mais de seis folhas completamente expandidas. A folha a ser exposta foi encapsulada em um saco plástico, onde  $25 \mu\text{L}$  de  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  ( $0,5 \text{ mCi mL}^{-1}$ ), em contato com ácido láctico em excesso, produzaram o  $^{14}\text{CO}_2$ .

Durante o processo de exposição, as plantas foram submetidas a um regime de luz constante. Foram utilizadas como fonte de luz, duas lâmpadas de halogênio de 1000 Watts, que conferiram ao nível da folhagem dos vasos, radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de  $600 \mu\text{molm}^{-2}\text{seg}^{-1}$ . A luz emitida,

antes de alcançar as plantas, passava por um recipiente plástico transparente, no qual existia um fluxo de água em temperatura ambiente, a fim de prevenir a elevação da temperatura da folha contida no saco plástico.

Decorrido esse período de exposição, antes da abertura dos sacos plásticos, o ar foi succionado com o auxílio de uma bomba de vácuo, por alguns segundos, e lançado em um frasco contendo solução de  $\text{Ba}(\text{OH})_2$  (PUPPATO et al. 1987). Retirado o saco plástico, os vasos foram retornados à casa de vegetação, onde ficaram sob condições de luz natural até a sua colheita.

As plantas, uma por vaso, foram colhidas três, oito e 24 horas após a exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$ . Depois de serem colhidas, cada planta teve o seu perfilho principal separado da raiz e dos demais perfilhos. Posteriormente, o perfilho principal foi desmembrado em folha completamente expandida exposta (bainha mais lâmina), folhas adultas não expostas (bainha mais lâmina), meristema terminal (folha emergente mais folha em expansão mais meristema apical) e base. Os demais perfilhos foram desmembrados em perfilhos primários e secundários surgidos no primeiro e segundo estádios. Em seguida, as partes da planta estudadas foram levadas à estufa, a  $100^\circ\text{C}$  por 20 min e, posteriormente, foram secas em estufa a  $75^\circ\text{C}$ , durante três dias (PUPPATO et al. 1987).

As partes foram então pesadas separadamente e posteriormente moídas. As amostras de raiz, perfilhos surgidos na primeira fase e segunda fase e as folhas completamente expandidas (não expostas) foram moídas em moinho de faca, em ordem crescente de atividade esperada. Em seguida, foi retirada uma amostra menor e representativa de cada parte e passada em moinho de bola, para se obter um material mais fino. A base, o meristema terminal e a folha exposta, foram moídos diretamente em moinho de bola. Após a moagem, foram retiradas amostras de aproximadamente 10 mg, para a determinação de  $^{14}\text{C}$  (PUPPATO et al, 1987).

Cada amostra foi colocada em frasco de vidro e nele, adicionados 2 ml de detergente (Triton-X), homogeneizados por 15 segundos. Em seguida, foram adicionados mais 10 ml de Coquetel de cintilação (5 g 2,5 difenil oxazol (PPO) e 10 g naftaleno e 100 ml de dioxano) mais dispersante (Cab-o-sil) e

homogeneizados novamente por mais 15 segundos. A radioatividade de cada amostra foi medida no contador de cintilação líquida, por cinco minutos, utilizando-se janela completamente aberta. A partir da atividade da amostra, foram determinadas as atividades totais e específicas de cada fração (órgão) da planta (PUPPATO et al. 1987).

Os dados experimentais foram submetidos à análise de variância, segundo o modelo:

$$Y_{ijkl} = \mu + I_i + E_j + IE_{ij} + T_k + IT_{ik} + ET_{jk} + e_{(ijk)l}$$

i = 1,2 níveis de inserção (fixo)

j = 1,2 estádios de desenvolvimento (fixo)

k = 1,2,3 tempos após a exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$  (fixo).

l = 1,2,3 repetições (aleatórias)

## 4- RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1- Retenção de Fotoassimilado-<sup>14</sup>C na Folha Exposta

Na presença de luz, a folha converte CO<sub>2</sub> em carboidratos, via fotossíntese. Esses fotoassimilados produzidos podem ser armazenados na própria folha ou convertidos em compostos requeridos por ela, permanecendo na mesma. Parte destes fotoassimilados também pode ser utilizada na síntese de compostos de transporte e alocados nos drenos da planta. A quantidade de fotoassimilado retida na folha é influenciada pela inserção e idade da mesma, condições ambientais e estágio de desenvolvimento da planta.

No presente experimento, não houve interação ( $P > 0.05$ ) entre os fatores estudados sobre a percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C retidos na folha exposta. A ausência de interação decorreria do fato de as plantas se encontrarem ainda muito jovens, em plena fase de estabelecimento, em ambos os estádios estudados, assim como da alta velocidade de translocação dos assimilados em plantas C<sub>4</sub>.

A quantidade de fotoassimilados-<sup>14</sup>C retida na folha exposta variou ( $P < 0,05$ ) somente conforme seu nível de inserção e estágio de desenvolvimento. A folha do topo reteve mais fotoassimilado-<sup>14</sup>C que a da base e a folha exposta no primeiro estágio, mais que a folha exposta no segundo estágio (Tabelas 1 e 2). A folha do

topo apresentou-se com maior massa, participando mais percentualmente da matéria seca total da planta (Tabela 1). Já a folha exposta no primeiro estágio não apresentou maior massa que a exposta no segundo estágio, contudo teve maior participação percentual na matéria seca total da planta (Tabela 2), estando a quantidade de fotoassimilado-<sup>14</sup>C, retido na folha exposta, relacionada com sua massa e principalmente, com a participação percentual desta, na matéria seca da planta.

**Tabela 1** - Matéria seca da folha exposta, participação desta na matéria seca total da planta e percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C encontrada na mesma, conforme seu nível de inserção.

<b>INSERÇÃO DA FOLHA</b>	<b>MATÉRIA SECA (mg)</b>	<b>PARTICIPAÇÃO NA MS DA PLANTA (%)</b>	<b>FOTOASSIMILADOS-<sup>14</sup>C RETIDO (%)</b>
<b>Topo</b>	815	7,2	11,3a
<b>Base</b>	355	3,2	5,5b

Os valores presentes em uma mesma coluna, seguidos pelas mesmas letras, não diferem estatisticamente entre si, ao nível de 5% de probabilidade (a>b).

**Tabela 2** - Matéria seca da folha exposta, participação desta na matéria seca total da planta e percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C encontrada na mesma, conforme seu estágio de desenvolvimento.

<b>ESTÁDIO</b>	<b>MATÉRIA SECA (mg)</b>	<b>PARTICIPAÇÃO NA MS DA PLANTA (%)</b>	<b>FOTOASSIMILADOS-<sup>14</sup>C RETIDO (%)</b>
<b>Primeiro Estádio</b>	455	6,9	10,5a
<b>Segundo Estádio</b>	715	3,4	6,34b

Os valores presentes em uma mesma coluna, seguidos pelas mesmas letras, não diferem estatisticamente entre si, ao nível de 5% de probabilidade (a>b).

No presente experimento, as folhas expostas ao <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> diferem não apenas no nível de inserção no perfilho, mas também na idade e ambiente. As folhas da base são mais velhas e, devido ao sombreamento das demais folhas, estão em



condições de baixa luminosidade, o que lhes confere menor capacidade fotossintética.

RYLE (1970) avaliou, em *Lolium perenne* L. no estágio de desenvolvimento vegetativo, o efeito da idade da folha na percentagem de fotoassimilado-<sup>14</sup>C retido na mesma. A folha, quando exposta no momento em que mais duas haviam completado a sua expansão acima dela, apresentou menor percentagem de fotoassimilado-<sup>14</sup>C retido do que, quando recentemente expandida. Já DOODSON et al (1964), em estudos com trigo, observaram que, após completar a sua expansão, a folha aumentou a quantidade de fotoassimilado-<sup>14</sup>C, retido com o decorrer do tempo.

RYLE (1972) estudou mais detalhadamente o efeito da inserção e idade na quantidade de fotoassimilado-<sup>14</sup>C retido nas folhas de *Lolium temulentum* L., após 24 horas de exposição, durante os estádios vegetativo e reprodutivo. Maior quantidade de fotoassimilado-<sup>14</sup>C ficou retida na folha exposta, recentemente expandida, havendo queda na quantidade retida uma semana depois, quando uma nova folha se expandira acima dela. Entretanto, posteriormente, com o decorrer do tempo, houve aumento na quantidade de fotoassimilado-<sup>14</sup>C retido na folha, sem todavia, ultrapassar os obtidos por ela, quando se encontrava recentemente expandida. Também foi encontrada diferença na percentagem de fotoassimilado-<sup>14</sup>C retido na folha exposta, entre os estádios de desenvolvimento estudados. Com exceção da folha mais jovem completamente expandida, as demais folhas retiveram maior quantidade de fotoassimilado-<sup>14</sup>C no estágio vegetativo do que no reprodutivo.

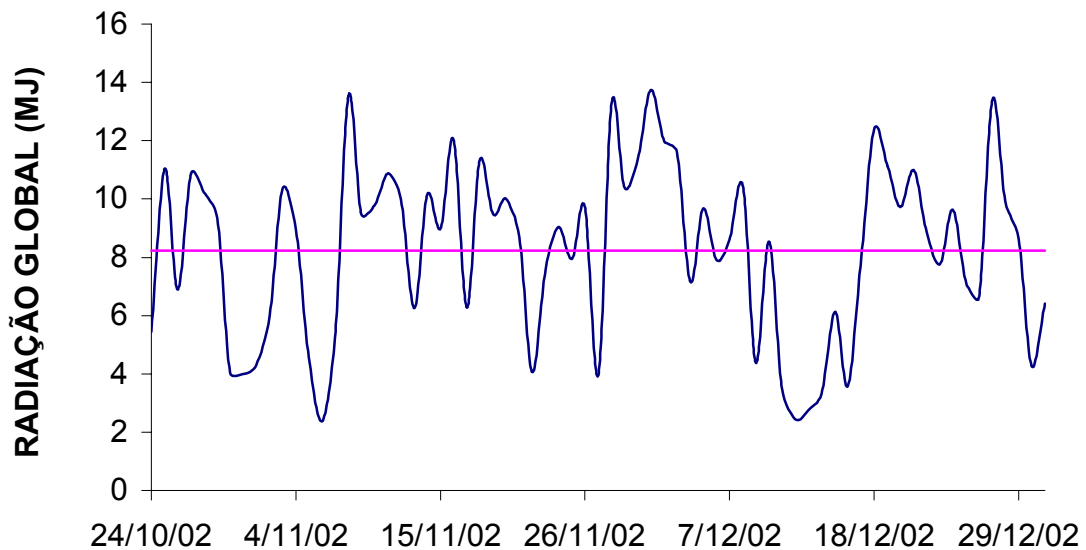
RYLE (1970), estudando o efeito da inserção da folha no perfilho, observou maior retenção de fotoassimilado-<sup>14</sup>C na folha do topo em relação à da base. O autor argumentou que, somente 15 cm da folha foram expostas ao <sup>14</sup>C, embora o tamanho dessas folhas tivesse aumentado, na medida em que elas ocupavam um nível de inserção mais elevado no perfilho. Como consequência disso, a área exposta não variou e a quantidade de fotoassimilado-<sup>14</sup>C retido foi maior, quanto maior foi o tamanho da folha.

No experimento, as folhas expostas ao  $^{14}\text{CO}_2$ , também apresentaram possivelmente tamanho diferente. Segundo GOMIDE e GOMIDE (2000), as lâminas foliares do cultivar Mombaça mostraram comprimento crescente, à medida que se sucediam no perfilho, atingindo valor máximo por volta da oitava ou décima folha no perfilho principal. Desta maneira, nos estádios aqui estudados de nove e dez folhas completamente expandidas no perfilho principal, a folha do topo apresentou-se maior que a da base e a da segunda fase, maior que a da primeira, o que pode ser observado pelas suas respectivas massas (Tabelas 1 e 2). Porém, como nos estádios estudados, as plantas apresentavam-se ainda muito jovens, sendo a quantidade de fotoassimilados- $^{14}\text{C}$  retida na folha exposta relacionada não só com o seu tamanho, mas também com a participação desta na planta como um todo. Além disso, como não houve acompanhamento da área da folha exposta ao  $^{14}\text{CO}_2$ , ficou difícil tirar conclusão a respeito do efeito do tamanho da folha na percentagem de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  retida como estudado por RYLE (1970).

Além das diferenças na quantidade de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  retida devidas à inserção da folha e ao estágio de desenvolvimento da planta, os pequenos valores percentuais obtidos também merecem atenção. Segundo MARSHAL e SAGAR (1968b) e RAWSON e HOFSTRA (1969), a força do dreno interfere não apenas na distribuição de assimilados como também na quantidade de assimilados exportados pela fonte. ALEXANDRINO et al. (ainda não publicado) obtiveram retenção equivalente a 56,9% de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  na folha exposta do cultivar Mombaça, 24 horas após a exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$ . Esse valor, bem superior ao encontrado nesse experimento, foi provavelmente devido à menor demanda dos drenos. Essas plantas se encontravam em avançado estágio de desenvolvimento e sob condições de temperaturas amenas, portanto, com menor atividade metabólica. MARSHAL e SAGAR (1968b) observaram aumento de 38,6 para 60,5%, na percentagem de fotoassimilado exportado do perfilho principal de *Lolium multiflorum* L. para os desfolhados, 24 horas após a desfolhação e exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$ . Esse aumento resulta da diminuição na disponibilidade de fotoassimilados e do aumento na demanda do mesmo, principalmente pelos

meristemas foliares, após a desfolha. Comportamento semelhante também foi observado por RYLE e POWELL (1975), em cevada.

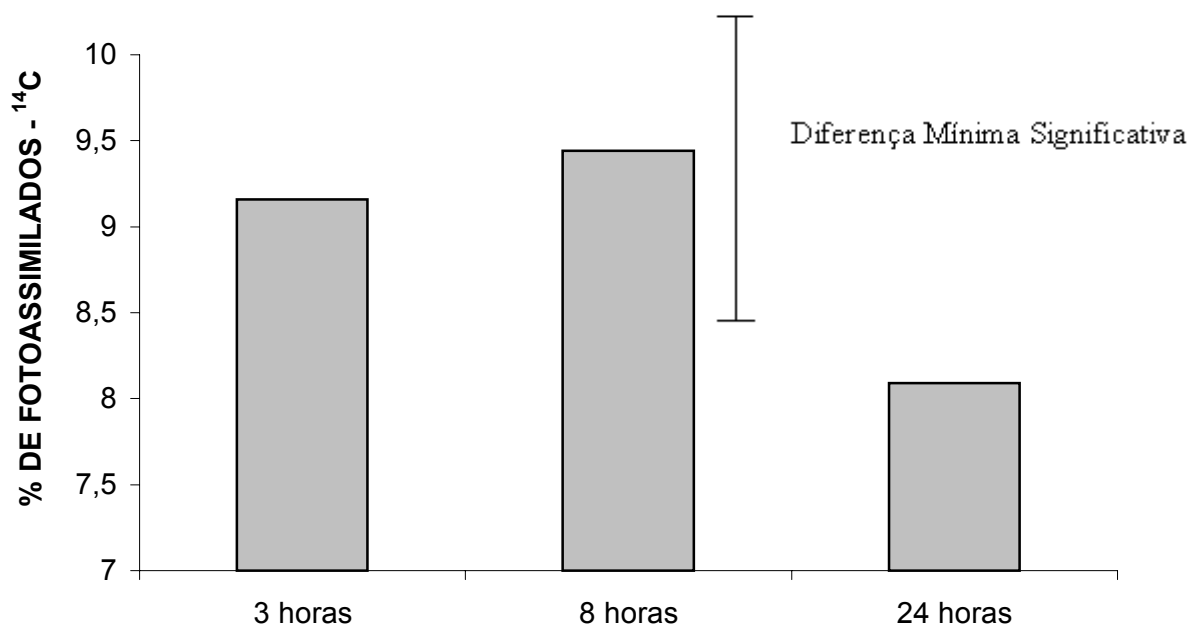
No presente experimento, a radiação global incidente sobre a superfície da folha apresentou-se baixa nos dias em que antecedeu a exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$ , dias nove, 10 e 20, 21 de dezembro (Figura 1). Essas condições proporcionaram provavelmente, diminuição na oferta e assim aumento na exportação de fotoassimilado da folha exposta. RYLE e POWELL (1976) encontraram diminuição na quantidade de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  retida na folha exposta, quando esta foi submetida a um ambiente de menor luminosidade.



**Figura 1-** Radiação global no interior da casa de vegetação, durante o desenvolvimento das plantas.

Observou-se uma tendência de queda na porcentagem de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$ , retido na folha exposta no decorrer do tempo após a exposição, entretanto, essas diferenças não alcançaram significância ( $P>0,05$ ). Segundo TAIZ (1998), a velocidade de translocação de assimilados é, em média, de  $1\text{mh}^{-1}$ , variando em torno de  $0,3$  a  $1,5\text{mh}^{-1}$ . A gramínea estudada, uma planta de metabolismo  $\text{C}_4$ , possuiria elevada taxa de exportação inicial. Hofstra e Nelson (1969), citados por RYLE e POWELL (1974), observaram que a taxa de exportação inicial do milho, sorgo e milheto foi quatro vezes maior, que as do tabaco e soja.

Associada à elevada velocidade de translocação do cultivar, enfatiza-se que nos estádios estudados, a planta ainda se encontrava em fase de estabelecimento e de intenso perfilhamento. Além do mais, o período de crescimento ocorreu em época favorável do ano, verão, condição que intensificaria ainda mais a sua velocidade de translocação. Desta maneira, apesar das prováveis perdas de  $^{14}\text{C}$  via respiração, nas primeiras três horas após a exposição, possivelmente o que determinou a quantidade de  $^{14}\text{C}$  retido na folha foi a velocidade de translocação. Após oito e 24 horas desde a exposição, grande parte do  $^{14}\text{C}$  presente na folha já havia sido translocada e a pequena diminuição no  $^{14}\text{C}$  retido, das três para as 24 horas, foi devida principalmente às perdas via respiração. Assim, estudos da translocação de fotoassimilados na cultivar Mombaça, talvez devessem observar intervalo de tempo menor que três horas após a exposição.



**Figura 2-** Percentagem de fotoassimilados- $^{14}\text{C}$  retida na folha exposta três, oito e 24 horas após a exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$ .

#### 4.2 – Partição do Fotoassimilado -<sup>14</sup>C

As maiores biomassas da planta do capim Mombaça (Tabela 3) corresponderam aos perfilhos primários e secundários, ao sistema radicular e às folhas adultas do perfilho principal. Nestas condições, estas frações constituíram seus principais drenos, visto que neles se acumularam as maiores quantidades exportadas de fotoassimilado-<sup>14</sup>C. Dessa forma, o tamanho do órgão representou o principal fator determinante da sua força dreno, provavelmente, porque as plantas se apresentavam ainda muito jovens, nos dois estádios estudados, e estavam com seus órgãos em pleno crescimento e grande atividade metabólica.

**Tabela 3** - Participação de cada órgão na matéria seca total da planta e percentagem de fotoassimilado-<sup>14</sup>C encontrado nos mesmos.

TIPO DE PERFILHO	ORGÃO	BIOMASSA SECA	FOTOASSIMILADO- <sup>14</sup> C
		(%)	
PRINCIPAL	Base	1,2 (0,3)	1,3 (0,4)
	Meristema terminal <sup>ψ</sup>	4,1 (1,7)	7,3 (3,1)
	Folha exposta	5,2 (2,9)	8,4 (2,8)
	Folhas adultas	12,9 (4,6)	14,3 (3,2)
	Raiz	26,4 (5,5)	23,3 (4,4)
<i>Sub total</i>		49,8 (8,5)	54,6 (3,7)
<b>PRIMÁRIO E SECUNDÁRIO</b>		50,2 (8,5)	45,4 (8,3)
<i>Total</i>		100,0	100,0

Obs: <sup>ψ</sup> Folha emergente mais folha em expansão mais meristema apical.

O valor entre parênteses, que segue cada média, corresponde ao seu respectivo desvio-padrão.

CARVALHO (2002) observou em *Panicum maximum*, cultivares Mombaça e Tanzânia, que quando todo o perfilho principal foi exposto ao <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>, 6,5% do fotoassimilado-<sup>14</sup>C encontrado na planta estava presente no perfilho primário jovem mais próximo. Contudo, quando o perfilho primário mais jovem foi exposto

ao  $^{14}\text{CO}_2$ , 14% do fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  se encontrava presente no perfilho principal. A distância e a maior força dreno do perfilho principal (o maior perfilho) teriam sido os principais fatores a determinar a maior quantidade de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  exportada para o mesmo, em relação às demais categorias de perfilhos. Entretanto, ALEXANDRINO et al. (ainda não publicado), não encontraram a mesma proporcionalidade para *Panicum maximum*, cultivar Mombaça, em um estágio mais avançado de desenvolvimento, quando a folha mais jovem completamente expandida do maior perfilho foi exposta ao  $^{14}\text{CO}_2$ . Do fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  encontrado na planta, 8,48% e 7,63% se encontraram presentes no colmo e nos perfilhos maiores, os quais representavam respectivamente 0,84 e 51,4 % da biomassa seca total da planta. Os autores destacaram a importância não só do tamanho do dreno, mas também da atividade do mesmo na determinação de sua força.

Na Tabela 3, também é possível observar que foi elevada a percentagem de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  exportada do perfilho principal para os perfilhos primários e secundários. Isso ocorreu provavelmente, em razão da condição de baixa luminosidade, que antecedeu à exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$  nos dois estágios de desenvolvimento. Tal fato deve ter elevado ainda mais a dependência de assimilados, por parte do maior dreno da planta, os perfilhos (RYLE e POWELL, 1976).

Condições de curto fotoperíodo propiciaram intensa exportação de  $^{14}\text{C}$ , 34%, 33,4% e 45%, respectivamente para os perfilhos de trigo de inverno, azevém perene e sorgo (RYLE e POWELL, 1974). Em contrapartida, CARVALHO (2002) encontrou para Mombaça, quando todo o perfilho principal foi exposto ao  $^{14}\text{C}$ , exportação de apenas 13,6% para os demais perfilhos e suas respectivas raízes, em estágio semelhante de desenvolvimento. No entanto, as condições de ambiente em que as plantas se encontravam eram bem diferentes das condições do presente experimento.

A percentagem de fotossimilado- $^{14}\text{C}$  presente nas folhas adultas do perfilho principal e nos perfilhos surgidos na primeira fase (P1), dois grandes drenos da planta, sofreu influência ( $P < 0.05$ ) do nível de inserção da folha exposta. A

percentagem encontrada nas folhas adultas não expostas e nos perfilhos primários do primeiro estágio foi menor, quando a folha do topo foi exposta (Tabela 4).

**Tabela 4** – Percentagem de fotoassimilado- $C^{14}$  em cada órgão da planta, em função do nível de inserção da folha exposta ao  $^{14}CO_2$ .

<b>INSERÇÃO</b>	<b>ORGÃO DA PLANTA</b>						
	<i>Perfilho principal</i>					<i>Perfilhos primários e secundários</i>	
	Base*	Meristema terminal <sup>ψ</sup>	Folha exposta	Folhas adultas	raiz	P1 <sup>Ω</sup>	P2 <sup>Δ</sup>
<i>Topo</i>	1,4a	8,0a	11,2a	12,7b	22,8a	38,1b	5,8a
<i>Base</i>	1,3a	6,7a	5,5b	15,6a	24,1a	41,2a	5,6a

Obs: <sup>ψ</sup> Folha emergente mais folha em expansão mais meristema apical, <sup>Ω</sup> Perfilhos surgidos na primeira fase, <sup>Δ</sup> Perfilhos surgidos na segunda fase.

Os valores presentes em uma mesma coluna, seguidos pelas mesmas letras, não diferem estatisticamente entre si, ao nível de 5% de probabilidade (a>b).

As folhas do topo e da base diferem em idade e proximidade dos drenos da planta. A folha do topo é mais jovem e se encontra mais próxima do meristema apical, já a da base, mais velha, se encontra mais próxima da raiz e perfilhos. Tal localização lhes confere diferente padrão de distribuição de assimilados, já que este é resultado da força e da distância dos drenos à fonte (RYLE, 1970). Em razão dos estágios de desenvolvimento estudados, plantas jovens com colmo ainda não alongado e em estágio de estabelecimento e pleno perfilhamento, tiveram suas folhas apresentando diferença na exportação de assimilados somente para as folhas adultas e os perfilhos surgidos na primeira fase, dois dos três grandes drenos da planta. A quantidade de fotoassimilados exportada pela folha da base para a raiz, segundo maior dreno da planta, foi maior que as folhas do topo, porém, as diferenças não alcançaram significância.

A quantidade de fotoassimilado- $^{14}C$  presente no perfilho principal apresentou um percentual de 56,1, maior do que o observado quando da

exposição da folha da base, que foi de 53,2%. ( $P < 0,05$ ) (Tabela 4). O fato registrado reflete a menor retenção de fotoassimilados na folha exposta da base bem como sua maior exportação de fotoassimilados- $^{14}\text{C}$  para os perfilhos surgidos na primeira fase, maiores drenos da planta, ficando menos fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  no perfilho principal.

MARSHALL e SAGAR (1968a) não encontraram diferença na distribuição de assimilados em função da inserção da folha, em plantas em fase de desenvolvimento vegetativo jovem de *Lolium multiflorum* L.. Porém, RYLE (1970) encontrou diferença na distribuição de assimilados de acordo com a inserção da folha, para *Lolium perene* L., e *Lolium temulentum* L., durante os estádios de desenvolvimento vegetativo mais avançado e no estágio reprodutivo. As folhas de nível de inserção mais baixo exportaram assimilados predominantemente para as raízes e perfilhos e as de nível de inserção mais alto, para o meristema terminal. Essa diferença na distribuição foi mais intensa em perfilhos mais velhos, que apresentavam colmo alongado. RYLE e POWELL (1974) também observaram diferença na distribuição de assimilados, devido à inserção da folha em milho, sorgo, trigo e azevém perene, durante o estágio vegetativo. A folha do topo tendeu a exportar mais assimilados para o meristema terminal e a folha da base, para a raiz e perfilhos.

A percentagem de fotoassimilado presente em cada órgão estudado, exceto a base, foi influenciada pelo estágio de desenvolvimento da planta ( $P < 0,05$ ). Na Tabela 5 e também Figura 3, observa-se que, enquanto a percentagem de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  presente no perfilho principal diminui do primeiro para o segundo estágio, aquela exportada para os perfilhos primários e secundários aumentou ( $P < 0,05$ ). A percentagem exportada para os perfilhos formados na primeira fase (P1) foi maior no segundo estágio, em relação ao primeiro. No entanto, apesar de esta diferença ter alcançado nível de significância, ela foi pequena. Desta forma, atribuem-se ao aparecimento de novos perfilhos na segunda fase (P2), a diminuição no fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  retido no perfilho principal e o aumento no fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  exportado para os perfilhos.



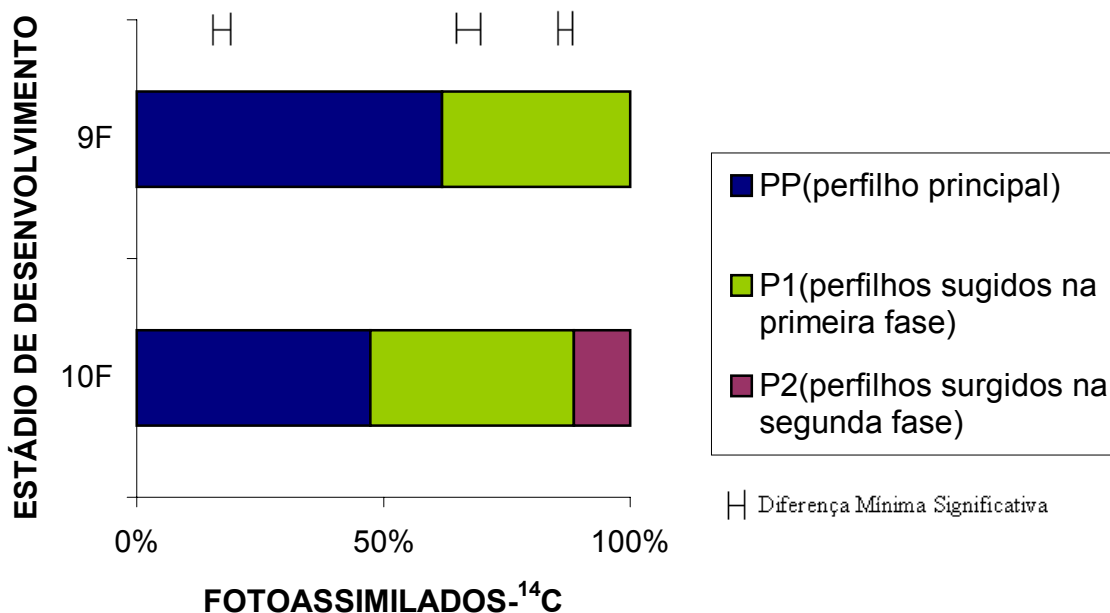
**Tabela 5** – Distribuição percentual da biomassa e de fotoassimilado-<sup>14</sup>C, em cada órgão da planta estudado, no primeiro e segundo estágio de desenvolvimento.

TIPO DE PERFILHO	ÓRGÃO	PRIMEIRO ESTÁDIO		SEGUNDO ESTÁDIO	
		<i>Biomassa seca</i>	<i>Fotoassimilado-<sup>14</sup>C</i>	<i>Biomassa seca</i>	<i>Fotoassimilado-<sup>14</sup>C</i>
		(%)			
<i>Principal</i>	Base	1,3 (0,4)	1,4a	1,1 (0,2)	1,2a
	Meristema terminal <sup>ψ</sup>	3,3 (1,2)	6,2b	4,9 (1,8)	8,4a
	Folhas exposta	7,0 (2,8)	10,4a	3,4 (1,8)	6,3b
	Folhas adultas	15,6 (3,2)	18,7a	8,3 (2,3)	9,6b
	Raiz	29,2 (5,9)	25,2a	23,7 (3,4)	21,7b
<i>Sub total</i>		56,4 (3,5)	61,9a	41,4 (3,4)	47,4b
<i>Primário e Secundário</i>	P1 <sup>Ω</sup>	43,6 (3,5)	38,1b	45,8 (4,7)	41,2a
	P2 <sup>Δ</sup>	0,0	0,0b	12,8 (5,8)	11,4a
<i>Sub total</i>		43,6 (3,5)	38,0b	58,6 (3,4)	52,6a
<i>Total</i>		100,0	100,0	100,0	100,0

Obs: <sup>ψ</sup> Folha emergente mais folha em expansão mais meristema apical, <sup>Ω</sup> Perfilhos surgidos na primeira fase, <sup>Δ</sup> Perfilhos surgidos na segunda fase.

O valor entre parênteses, que segue cada média, corresponde ao seu respectivo desvio-padrão.

Os valores presentes em uma mesma linha, seguidos pelas mesmas letras, não diferem estatisticamente entre si, ao nível de 5% de probabilidade (a>b).



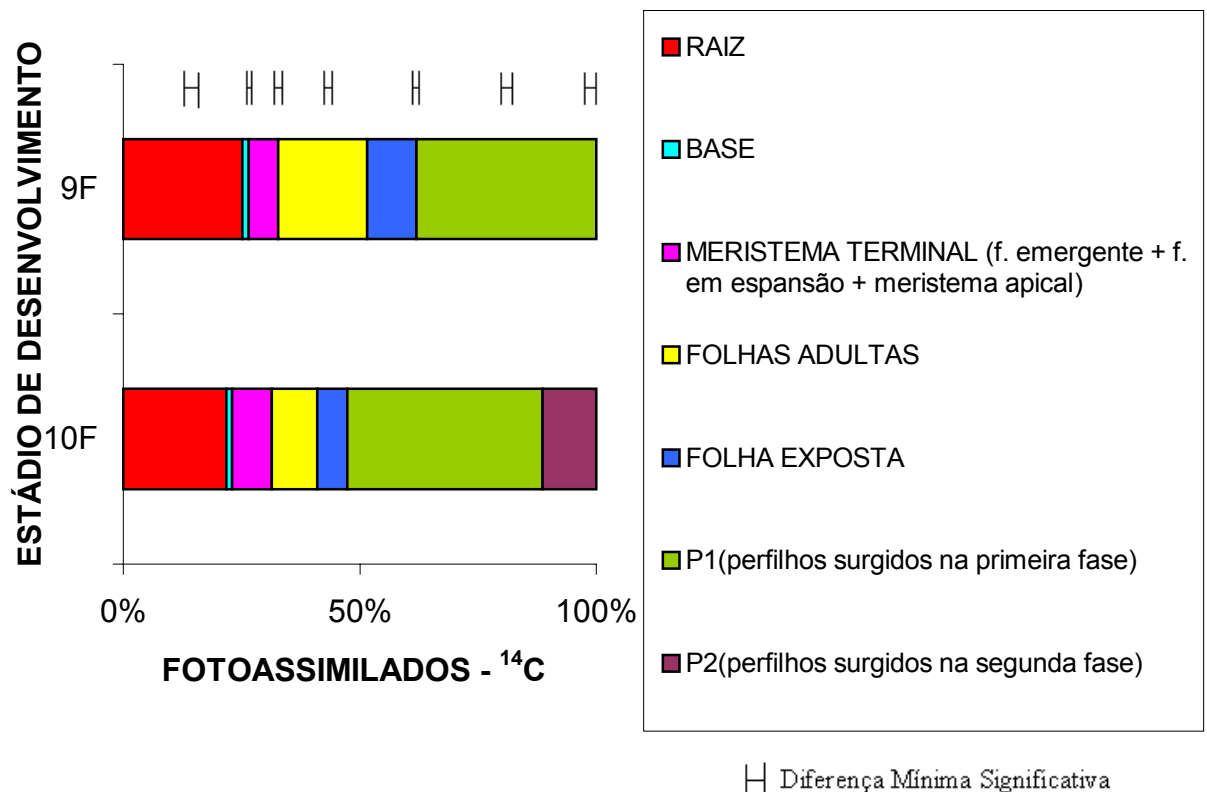
**Figura 3** - Percentagem de fotoassimilado-<sup>14</sup>C retida no perfilho principal e exportada para os perfilhos surgidos no primeiro e segundo estádios de desenvolvimento (nove (9F) e dez (10F) folhas completamente expandidas no perfilho principal).

Os perfilhos formados no primeiro estágio (P1), na sua grande maioria primários, não mostraram alteração substancial na participação da biomassa seca total, apesar de estarem maiores na segunda fase (TABELA 5). Além disso, esses perfilhos no segundo estágio já possuíam suficiente área foliar para fixar e também exportar assimilados, estando menos dependentes do perfilho principal. Como consequência, a percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C recebida pelos mesmos não teve grande aumento do primeiro para o segundo estágio. Contudo, continuou elevada e maior que a percentagem recebida pelos perfilhos formados no segundo estágio (TABELA 5). Segundo RYLE (1972), uma percentagem maior de fotoassimilado-<sup>14</sup>C é exportada para os perfilhos primários de maior porte.

Com relação aos perfilhos formados no segundo estágio (P2), esses se encontravam ainda pequenos, representando somente 12,8% da biomassa total da planta. Esses perfilhos eram em sua maioria, secundários, ou seja, formados nas axilas dos perfilhos primários. Dessa forma, para que o assimilado produzido pelo perfilho principal pudesse alcançá-los, teria que passar pelos primários.

Como consequência da sua menor massa e distância do perfilho principal, portador da folha exposta ao  $^{14}\text{CO}_2$ , houve menor exportação para os mesmos. De acordo com CARVALHO (2002), no caso dos cultivares Mombaça e Tanzânia, em que todo o perfilho principal foi exposto, foi observada uma diminuição gradual da percentagem de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  presente nos perfilhos, proporcionalmente às suas idades e distâncias do perfilho principal. Desta forma, a percentagem exportada para os perfilhos formados no segundo estágio foi bem menor que a exportada para aqueles formados no primeiro estágio. Isso aconteceu, provavelmente, porque as plantas se encontravam em estágio de pleno perfilhamento, dando prioridade à formação de perfilhos.

Avaliando-se, mais detalhadamente, a distribuição do fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  na planta, Figura 4, é possível observar que os perfilhos primários e secundários foram beneficiados no segundo estágio, em detrimento da folha exposta e principalmente das folhas adultas do perfilho principal. As percentagens de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  encontradas na folha exposta, folhas adultas e raiz foram maiores na primeira fase, respectivamente de 10,4%, 18,6% e 25,2% do que na segunda fase, que foram respectivamente de 6,3%, 9,7% e 21,7% ( $P < 0,05$ ) (Tabela 5).



**Figura 4** - Percentagem de fotoassimilados-<sup>14</sup>C presentes em cada órgão da planta, conforme seu estágio de desenvolvimento (nove e dez folhas completamente expandidas no perfilho principal).

A distribuição de biomassa total na planta entre folhas, pseudocolmos e sistema radicular, em *Panicum maximum*, cultivar Mombaça, em dois estágios de desenvolvimento, equivalentes aos estudados no presente trabalho, foi estudada por GOMIDE (2001). O autor observou que, nas duas primeiras semanas após a emergência, em que quatro perfilhos primários se desenvolveram, enquanto 14% da biomassa total era alocada para o sistema radicular, 29 e 57,5% eram alocados para o pseudocolmo e folhas, respectivamente. Esse fato evidencia que, neste período inicial, o meristema apical e as folhas em expansão, seguidos do perfilhamento constituíram o principal dreno. No 37º dia do estabelecimento, após se desenvolverem quatro novos perfilhos, folhas, pseudocolmo e sistema radicular representaram respectivamente 51, 41 e 8% da biomassa da planta. Havendo assim, da primeira para a segunda fase, intensificação da alocação de assimilados para o perfilhamento, em detrimento da alocação de assimilados principalmente

para o sistema radicular, em termos percentuais. Tal comportamento também foi observado através do aumento na relação parte aérea/sistema radicular e queda na relação folha/colmo, no período de 21 dias, compreendidos entre o 16º e o 37º dia de estabelecimento. Esses resultados refletiriam incremento no número de perfilhos e folhas devido à alocação preferencial para os mesmos. Desta forma, em plantas jovens em desenvolvimento, em que todos os drenos estão em pleno crescimento, a distribuição da biomassa mostrou-se bem representativa da exportação de assimilado, ora relatado. Ainda na Figura 4, é possível observar maior presença de fotoassimilado-<sup>14</sup>C no meristema terminal no segundo estágio de desenvolvimento ( $P < 0,05$ ). Do fotoassimilado-<sup>14</sup>C presente na planta, 6,2 e 8,4%, foram encontrados no meristema terminal, respectivamente no primeiro e segundo estádios (Tabela 5). Isso teria ocorrido provavelmente devido às condições de baixa luminosidade a que as plantas ficaram submetidas da primeira para a segunda fase (Figura 1). Nessas condições, a parte aérea, folhas e colmo são beneficiados às custas do sistema radicular (DIAS-FILHO, 1999) e do perfilhamento (DAVIES et al. 1983). Assim, a formação da área foliar ocorrerá principalmente a partir da emissão de novas folhas no perfilho e o meristema apical mais as folhas em expansão e emergentes serão priorizados na alocação de assimilados.

A base da planta, constituída basicamente pelo epicótilo, não sofreu influência de nenhum fator estudado ou da interação destes ( $P > 0,05$ ). Isso provavelmente deve ter ocorrido porque, além de este órgão representar um pequeno percentual da matéria seca da planta, corresponde somente a um canal de passagem, que conecta a parte aérea com a raiz.

As folhas adultas constituíram o segundo maior dreno do perfilho principal, contendo elevada percentagem do fotoassimilado-<sup>14</sup>C, principalmente no primeiro estágio (Tabela 5). A elevada percentagem de fotoassimilado encontrada nelas decorreria de perfilhos em desenvolvimento nas suas axilas. No entanto, é preciso não desconhecer a grande biomassa das folhas, o que justifica o resultado encontrado.

Em muitos estudos de partição de assimilados, a percentagem de  $^{14}\text{C}$  exportada para as folhas adultas é irrisória, não sendo elas por isso consideradas drenos. De fato, segundo WILLIAMS (1964), em estudos de auto-radiografia com azevém perene (*Lolium perenne*), a folha completamente expandida não importa, somente exporta assimilado. Todavia, RYLE (1970) encontrou uma pequena exportação para folhas adultas de *Lolium perenne* e *L. temulentum*, seja no estágio reprodutivo ou vegetativo. Porém, estes estudos são realizados na sua maioria com plantas de clima temperado, que possuem metabolismo diferente das plantas tropicais, do grupo  $\text{C}_4$ .

No presente experimento, não houve interação de primeira ordem ( $P > 0.05$ ) dos fatores estudados, sobre a percentagem de fotoassimilado- $^{14}\text{C}$  presente em cada órgão da planta. Talvez estas interações não tenham alcançado nível de significância porque, os dois estádios de desenvolvimento estudados estavam muito próximos e as plantas se encontravam ainda muito jovens.

A percentagem de fotoassimilados exportado para a raiz e meristema terminal do perfilho principal variou em função do tempo de colheita, após a exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$  ( $P < 0.05$ ) (Tabela 6). A quantidade de fotoassimilados exportado para o meristema terminal cresceu até a 8ª hora pós-exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$ , todavia, a quantidade encontrada no sistema radicular se mostrou inconsistente, com valor menor, após 8 horas de exposição ao  $^{14}\text{CO}_2$ .

**Tabela 6** - Percentagem de fotoassimilados- $^{14}\text{C}$  presente na folha em expansão mais folha emergente e raiz, três, oito e 24 horas após a exposição.

TEMPO APÓS A EXPOSIÇÃO	ÓRGÃO	
	MERISTEMA TERMINAL <sup>ψ</sup>	RAIZ
3 horas	5,47b	23,95ab
8 horas	8,76 <sup>a</sup>	20,65b
24 horas	8,13ab	25,45a

Obs: Os valores presentes em uma mesma coluna, seguidos pelas mesmas letras, não diferem estatisticamente entre si, ao nível de 5% de probabilidade ( $a > b$ ).

<sup>ψ</sup> Folha emergente mais folha em expansão mais meristema apical

## 5 – CONCLUSÃO

A quantidade de assimilado retido na folha exposta ao  $^{14}\text{CO}_2$  foi influenciada pelo nível de inserção e estágio de desenvolvimento. A folha exposta reteve mais assimilados, quando localizada em nível de inserção mais alto no perfilho e no primeiro estágio de desenvolvimento.

As folhas do topo e da base mostraram um modelo diferente de distribuição de assimilados. A folha da base exportou mais assimilado para os perfilhos surgidos na primeira fase e para as folhas adultas.

Na fase de pleno desenvolvimento vegetativo, os principais drenos da gramínea foram: perfilhos, raiz, folhas adultas e meristema terminal (meristema apical mais folha em expansão mais folha emergente).

Após o sistema radicular, as folhas adultas constituíram o segundo maior dreno do perfilho principal, fato até então ainda não registrado em literatura, que se refere a plantas do grupo  $\text{C}_3$ , oriundas de clima temperado, na maioria dos casos.

## 6 - REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

ANDERSON, L.S.; DALE, J. E. The source of carbon for development of leaves of barley. **Journal of Experimental Botany**. v. 34, n.141, p.405-414, 1983.

BRÉGARD, A.; ALLARD, G. Sink to source transition in developing leaf blades of tall fescue. **The New Phytologist**. v.141, n.1, p.45-50, 1999.

BROUGHAM, R.W. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pastures. **Australian Journal of Agricultural Research**. v.7, n.5, p.377-387, 1956.

BROUGHAM, R.W. Interception of light by foliage of pure and mixed stands of pasture plants. **Australian Journal of Agricultural Research**. v.9, n.1, p. 39-52, 1957.

CARVALHO, D.D. **Leaf morphogenesis and tillering behaviour in single plants and simulated swards of guinea grass (*Panicum maximum* jacq) cultivars**. 2002. 186p. Tese (PhD Plant Science) - Institute of Natural Resources Massey University Palmerston 2002.

CHAPMAN, D.F.; ROBSON, M.J.; SNAYDON, R.W. Quantitative carbon distribution in clonal plants of white clover (*Trifolium repens*): source-sink relationship during undisturbed growth. **The Journal of Agricultural Science**. v. 116, pt.2, p. 229-238, 1991.



DAVIDSON, J.L.; MILTHORPE, F.L. Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. **Annals of Botany**. v.30, n.118, p.173-184, 1966a.

DAVIDSON. J.L.; MILTHORPE. F.L. The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. **Annals of Botany**. v.30, n.118, p.185-198, 1966b.

DAVIES, A.; EVANS, M.E.; EXLEY, J.K. Regrowth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) as affected by simulated leaf sheaths. **The Journal of Agricultural Science** . v.101, n.1, p.131-137, 1983.

DIAS-FILHO. M.B. Physiological responses of two tropical weeds to shade 1-growth and biomass allocation. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. v.34, n.6, p.945-952, 1999.

DONAGHY, D.J.; FULKERSON, W.J. Priority for allocation of water-soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. **Grass and Forage Science**. v.53, n.3, p. 211-218, 1998.

DOODSON, J.K.; MANNERS, J.G.; MYERS. A. The distribution pattern of <sup>14</sup> carbon assimilated by the third leaf of wheat. **Journal of Experimental Botany**. v.15, n.43, p.96-103, 1964.

GIFFORD, R.M.; MARSHALL, C. Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium Multiflorum* Lam following differential tiller defoliation. **Australian Journal of Biological Sciences**. v.26, n.3, p.517-526, 1973.

GOMIDE, C.A.M. **Características morfogênicas associadas ao manejo do capim-mombaça (*Panicum maximum* Jacq.)**. Viçosa, MG: UFV, 1987. 121p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 2001.

GOMIDE, C.A.M.; GOMIDE, J.A. Morfogênese de cultivares de *Panicum maximum* Jacq. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v.29, n.2, p. 341-348, 2000.

GOMIDE, J.A.; ZAGO, C.P. Crescimento e recuperação do capim-colonião após o corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v.9, n.2, p. 293-305, 1980.

HOAGHAND, D.A; ARNON, D.I. **The water culture method for growing plants without soil**. Berkeley: California Agric. Exp. Sta.. 1950.39p. (Circular; n.347).

HODGKINSON, K.C. The utilization of root organic compounds during the regeneration of Lucerne. **Australian Journal of Biology Science**. v.22, n.5, p.1113-1123, 1969.

JEWISS, O.R. Tillering in grasses – its significance and control. **Journal of the British Grassland Society**. v. 27, n. 2, p.65-82, 1972.

LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. Leaf tissue turn over and efficiency of herbage utilization. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL "GRASSLAND AND ECOPHYSIOLOGY AND ECOLOGY". 1999. Curitiba, **Anais ...**, Curitiba:UFPR.,1999, p. 165-186.

LEMAIRE, G. The physiology of grass growth under grazing: tissue turnover. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO. 1997. Viçosa, **Anais...**, Viçosa: MG, 1997, p.115-144.

LUPTON, F.G.H. Translocation of photosynthetic assimilates in wheat. **The Annals Applied Biology**. v.57, n.3, p. 355-364, 1966.

MARSHALL, C.; SAGAR, G.R. The interdependence of tillers in *Lolium multiflorum* Lam. – a quantitative assessment. **Journal of Experimental Botany**. v.19, n. 61, p.785-794, 1968a.

MARSHALL, C.; SAGAR, G.R. The distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. following differential defoliation. **Annals of Botany**. v.32, n.128, p. 715-719, 1968b.

MARSHALL, C.; SAGAR, R.G. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. **Annals of Botany**. V.29, n.115, p. 366-372, 1965.

MATCHES, A.G. Influence of intact tillers and height of stubble on growth responses of Tall Fescue. **Crop Science**. v.6, n.5, p. 484-487, 1966.

PIMENTEL. C. Relação fonte/dreno. In: PIMENTEL. C. **Metabolismo de carbono na agricultura Tropical**. Seropédica: Edur. 1998. p.51-101.

PUPPATO, L.; SANT ANNA, R.; ESTEVÃO, M.M.; BORGES, A.V.; CASSINI, S.T.A. Biological nitrogen fixation in plants of *Phaseolus vulgaris* as affected by photosynthate supply. **Revista Ceres**. v.34, n.192, p.8-12, 1987.

RAWSON, H.M.; HOFSTRA, G. Translocation and remobilization of <sup>14</sup>C assimilated at different stages by each leaf of the wheat plant. **Australian Journal of Biological Sciences**. v. 22, n.2, p.321-331, 1969.

ROBIN, C.; CHONE, T.; GUCKERT, A. Role of leaf position in carbon assimilation and transport in white clover (*Trifolium repens* L.). **Agronomie**. v.7, n.8, p. 599-605, 1987.

RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant : the role of current assimilate. **Annals of Botany**. v.39, n.160, p.297-310, 1975.

RYLE, G.J.A. Distribution patterns of assimilated  $^{14}\text{C}$  in vegetative and reproductive shoots of *Lolium perenne* and *L.temulentum*. **Annals of Applied Biology** . v.66, n.97, p.155-167, 1970.

RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E. Effect of rate of photosynthesis on the pattern of assimilate distribution in the graminaceous plant. **Journal of Experimental Botany**. v.27. n.97. p.189-199. 1976.

RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E.; GORDAN, A.J. Pattern of  $^{14}\text{C}$  – labelled assimilate partitioning in red and white clover during vegetative growth. **Annals of Botany**. v. 47, n.3, p. 505-514, 1981.

RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E. The utilization of recently assimilated carbon in graminaceous plants. **Annals of Applied Biology** . v.77, n.2, p.145-158, 1974.

RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E. The export and distribution of  $^{14}\text{C}$ -labelled assimilates from each leaf on the shoot of *Lolium temulentum* during reproductive and vegetative growth. **Annals of Botany**. v.36, n.145, p.363-375, 1972.

SCHYNIDER, H.; DE VISSER. R. Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. **Plant physiology**. v.119, n. 2, p. 1423-1435, 1999.

SHEARD. R.W. Organic reserves and plant regrowth. In: BUTLER. G.W.. BAILEY. R.W. **Chemistry and biochemistry of herbage**. London: Academic Press, 1973, v.3, p.353-377.

SHEEHY, J.E.; COOPER, J.P. Light interception, photosynthetic activity. and crop growth rate in canopies of six temperate forage grasses. **The Journal of Applied Ecology**. v.10, n.1, p.239-249, 1973.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Translocation in the phloem. In: TAIZ. L.; ZEIGER. E. **Plant physiology**. 2 nd ed, 1998, p. 251-285.

TORNTON, B.; MILLARD, P.; BAUSENWEIN, U. Reserve formation and recycling of carbon and nitrogen during regrowth of defoliated plants. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL “GRASSLAND AND ECOPHYSIOLOGY AND ECOLOGY”. 1999, Curitiba, **Anais ...**, Curitiba:UFPR, 1999, p. 95-108.

WILLIAMS, R.D. Assimilation and translocation in *Perennial Grasses*. **Annals of Botany**. v.28, n.111, p.400-428, 1964.

WILLIAMS, R.D. Tillering in grasses cut for conservation. with special reference to perennial ryegrass. **Herbage Abstracts**. v.40, p.383-388, 1970.

WOLEDGE, J.; LEAFE, E.L. Single leaf and canopy photosynthesis in a ryegrass sward. **Annals of Botany**. v.40, n.168, p.773-783, 1976.

WOLEDGE, J. The effect of age and shade on the photosynthesis of white clover leaves. **Annals of Botany**. v. 57, n.2 , p. 257-262, 1985.

WOLEDGE, J. The photosynthesis of ryegrass leaves grown in a simulated sward. **Annals of Applied Biology**. v.73, n.2, p.229-237, 1973.

WOLF, D.D. Assimilation and movement of radioactive carbon in alfalfa and reed canarygrass. **Crop Science**. v. 7, n.4, p. 317-320, 1967.

ZELITCH, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. **BioScience**. v.32, n.10, p.796-802, 1982.