

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

**MODELO MORFOGÊNICO DA PRODUÇÃO POTENCIAL DE FLORES EM
ALFAFA (*Medicago sativa* L.)**

CARLOS NABINGER
Eng. Agr., Mestre em Fitotecnia/UFRGS

Tese apresentada como um dos requisitos à obtenção do grau de Doutor em
Zootecnia
Área de Concentração Plantas Forrageiras

Porto Alegre (RS), Brasil
Janeiro de 2002

CIP - CATALOGAÇÃO INTERNACIONAL NA PUBLICAÇÃO

N116m Nabinger, Carlos

Modelo morfogênico da produção potencial de flores em alfafa
(*Medicago sativa* L.) / Carlos Nabinger. -- Porto Alegre : C.Nabinger,
2002.

viii, 218f. : il.

Tese (Doutorado – Plantas Forrageiras) - Universidade Federal do
Rio Grande do Sul. Faculdade de Agronomia. Programa de Pós-Graduação
em Zootecnia Porto Alegre, 2002.

1. Alfafa : Semente : Flores : Modelo morfogênico. Título.

CDD: 633.312 1

CDU: 633.31

Catálogo na publicação:

Biblioteca Setorial da Faculdade de Agronomia da UFRGS

CARLOS NABINGER
Engenheiro Agrônomo - UFRGS
Mestre em Fitotecnia - UFRGS

TESE

Submetida como parte dos requisitos
para obtenção do Grau de

DOUTOR EM ZOOTECNIA

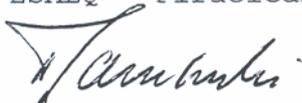
Programa de Pós-Graduação em Zootecnia
Faculdade de Agronomia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Porto Alegre (RS), Brasil

Aprovado em: 15.01.2002
Pela Banca Examinadora

Homologado em: 05.03.2002
Por



MOCYR CORSI
ESALQ - Piracicaba



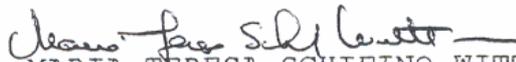
HOMERO BERGAMASCHI
PPG - FITOTECNIA



GERZY ERNESTO MARASCHIN
PPG - ZOOTECNIA



AINO VICTOR ÁVILA JACQUES
PPG - ZOOTECNIA



MARIA TERESA SCHIFINO-WITTMANN
Coordenadora do Programa de
Pós-Graduação em Zootecnia



GILMAR ARDUINO BETTIO MARODIN
Diretor da Faculdade
de Agronomia

*À memória de Ruy, quem me mostrou, com seu
exemplo, a importância do trabalho, da
persistência e da paciência, no entendimento das
coisas.*

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq pela concessão da bolsa.

Aos professores do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da UFRGS, especialmente Aino Jacques, Gerzy Maraschin, Homero Bergamaschi, Miguel Dall’Agnol e Paulo César de Faccio Carvalho, que jamais deixaram de incentivar o término desta tarefa.

Um agradecimento muito especial ao pessoal científico do INRA, particularmente Gislain Gosse, Gilles Lemaire e Jean-Michel Allirand, os quais me proporcionaram seu apoio irrestrito e ajuda para me fazer enxergar com um pouco mais de clareza na ótica da modelagem.

A Michel Sebillote , que me acolheu na Chaire d’Agronomy do INAP-G e André Fleury, quem me iniciou no mundo da morfogênese. Aos meus companheiros “thesards”, Michel Bertrand, Juan José de Batista, Isabelle Maillet e Marie-Hélène Jeuffroy, que muito me auxiliaram na compreensão e análise dos resultados, além de me brindarem com sua amizade.

A Jacques Troisier e sua equipe de campo, imprescindíveis no auxílio às infundáveis “manipes” de campo e laboratório.

À Sylvia, Luciano, Paula e Gustavo, por terem suportado esta quase infundável condição de “doutorando”, sem deixar, ao mesmo tempo, de me “empurrar” e incentivar para que esta tarefa tivesse fim.

MODELO MORFOGÊNICO DA PRODUÇÃO POTENCIAL DE FLORES EM ALFAFA (*Medicago sativa* L.)¹

Autor: Carlos Nabinger

RESUMO

Assegurando-se condições não limitantes de radiação incidente, água e nutrientes, acompanhou-se, em casa-de-vegetação, o desenvolvimento de plantas isoladas da cultivar Europe de alfafa, desde a emergência até o estágio primeiros legumes maduros. Medidas semanais permitiram quantificar o ritmo de formação de fitômeros da haste principal e suas ramificações primárias, assim como o surgimento de inflorescências e seu número de flores. Paralelamente, plantas mantidas nas mesmas condições foram amostradas para determinar a evolução e repartição da biomassa formada. Independentemente do tipo de haste, a indução floral provoca uma diminuição na velocidade de emissão de fitômeros concomitante com uma redução progressiva no tamanho da folha e no número de flores por inflorescência. As diferentes hastes (haste principal – HP e as ramificações – R1 a Rn) apresentam comportamento distinto quanto a todos os parâmetros estudados. Com base no filocrono, identificou-se um grupo de maior velocidade formado pela HP, e R1 a R4, enquanto as demais são mais lentas. A velocidade de desenvolvimento foi a variável mais pertinente para explicar a maior biomassa e o maior número de flores produzidas pelas hastes do primeiro grupo. Um modelo de produção de flores por planta baseado na temperatura média diária é proposto, integrando sub-modelos de desenvolvimento de cada grupo de hastes. Validado com dados independentes da mesma cultivar e da cultivar Cinna, o modelo mostrou-se adequado como referencial da produção potencial de flores por planta.

¹ Tese de Doutorado em Zootecnia – Plantas Forrageiras, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil (218 f.). Janeiro, 2002.

MORPHOGENETIC MODEL OF POTENCIAL PRODUCTION OF FLOWERS IN ALFALFA (*Medicago sativa* L.)¹

Author: Carlos Nabinger

ABSTRACT

An experiment with the cv. Europe of alfalfa, grown under non-limiting incident solar radiation, water and nutrients conditions, was performed in order to verify the rhythm of phytomer appearance by the main stem and all primary shoots as well as the appearance of inflorescences and their respective number of flowers. Isolated plants were measured weekly from emergence to the first mature pods. Plants of the same cv. and maintained in the same conditions were periodically sampled to determine the leaf area and biomass evolution and their partitioning. Independently of the kind of shoot (main stem or its ramifications), floral induction slows down the rate of phytomer appearance and determines a progressive reduction on internode's length and leaf area. The different stem classes (main stem – MS, and their primary ramifications – R1 to Rn) showed a distinct pattern for all parameters studied. Based on the phyllochron, MS and R1 to R4 showed a higher rate of development than all the other stem classes. Phyllochron was the best plant response variable to explain the greater biomass and higher number of flowers produced by this type of stems. A model for flower production per plant is proposed integrating sub-models from each group of stems. This model was tested with independent data from plants of the same variety and data of the Cinna variety showing a good fit, which recommends its utilization as a reference to calculate the potential flower production per plant under non-limiting conditions.

¹ Doctoral Thesis in Forage Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (218 p.). January, 2002.

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. O contexto e o objetivo do trabalho.....	1
1.2. Apresentação geral do tema e hipóteses de trabalho.....	4
1.2.1. Hipótese geral.....	5
1.2.2. Hipóteses intermediárias.....	5
1.3. Proposição de um modelo geral.....	11
1.3.1. As possíveis limitações do modelo.....	12
2. REVISÃO BIBIOGRÁFICA.....	14
2.1. Elaboração do rendimento de sementes na alfafa.....	18
2.2. Desenvolvimento da planta a partir da semente.....	21
2.2.1. Da semeadura ao florescimento.....	21
2.2.1.1. A germinação e o desenvolvimento da haste principal.....	22
2.2.1.2. O processo de ramificação das hastes e seu desenvolvimento.....	33
2.3. O rebrote após o corte.....	37
2.3.1. Formação da coroa.....	37
2.3.2. Os diferentes tipos de hastes.....	41
2.3.3. Desenvolvimento do sistema radical.....	43
2.4. A passagem à etapa reprodutiva e a formação das inflorescências.	52
2.5. Determinismo do número de inflorescências e de flores por inflorescência.....	57
2.6. A formação do rendimento potencial de sementes e sua realização.	61
2.6.1. Variáveis de ordem genética.....	62
2.6.2. Condições climáticas.....	64
2.6.3. Condição trófica.....	65
2.6.4. Condição hormonal.....	66
2.6.5. Determinismo do peso de uma semente.....	67
2.7. Generalidades sobre o conceito fonte-demanda.....	68
2.7.1. Definições.....	68

	Página
2.7.2. Fatores internos influenciando a alocação da biomassa.....	70
2.7.3. Aplicação do modelo fonte-demanda à análise do funcionamento da alfafa.....	72
2.7.3.1. Cinética do C e do N entre a parte radical e a parte aérea.....	72
a. Diminuição das reservas de C após um corte....	72
b. Reconstituição das reservas de C durante o rebrote.....	73
c. Natureza das reservas de C da raiz.....	75
d. Alocação de carbono aos nódulos.....	76
e. Cinética do nitrogênio entre o pivô e parte aérea	77
f. Cinética do carbono no interior da parte aérea....	80
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	82
3.1. Local.....	82
3.2. Material experimental e condução do experimento.....	83
3.2.1. Descrição do crescimento e determinação do filocrono.....	86
3.2.2. Velocidade de surgimento das ramificações.....	89
3.2.3. Velocidade de surgimento das inflorescências.....	89
3.2.4. Delimitação do crescimento da haste.....	90
3.2.5. Número de flores por inflorescência.....	90
3.2.6. Evolução e repartição da biomassa.....	91
3.2.7. Tratamento estatístico.....	92
3.3. Montagem do modelo e simulações.....	92
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	94
4.1. Concepção do modelo de elaboração do número de flores por haste e por planta.....	94
4.2. Desenvolvimento da planta a partir da semente e obtenção dos parâmetros do modelo.....	102
4.2.1. Dinâmica do desenvolvimento.....	103

	Página
4.2.1.1. Desenvolvimento da haste principal e das ramificações.....	103
4.2.1.2. Análise da velocidade de desenvolvimento das diferentes hastes e estimação do filocrono.....	107
4.2.1.3. Ritmo de surgimento das ramificações primárias.....	114
4.2.1.4. Duração de vida da folha.....	117
4.2.2. Arquitetura da planta ao final do florescimento.....	119
4.2.2.1. Comprimento dos entrenós.....	121
4.2.2.2. Tamanho da folha e área foliar por haste.....	125
4.2.2.3. Ordem do primeiro fitômero reprodutivo.....	129
4.2.2.4. Número total de fitômeros e de inflorescências por haste.....	135
4.2.2.5. Número de flores por inflorescência.....	138
4.2.2.6. Número de flores por haste.....	143
4.2.3. Relações entre desenvolvimento da planta e crescimento.....	144
4.2.3.1. Evolução da biomassa total e sua repartição.....	145
4.2.3.2. Evolução do número de fitômeros por planta e acúmulo de biomassa aérea.....	146
4.2.3.3. Relação entre as partes subterrânea e aérea.....	152
4.2.3.4. Repartição da biomassa aérea acumulada	156
4.3. Síntese do modelo de desenvolvimento e produção de flores.....	166
4.4. Montagem, funcionamento e teste do modelo.....	170
5. CONCLUSÕES.....	178
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	181
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	185
8. APÊNDICES.....	205

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
1. Localização da primeira ramificação sobre a haste principal (Guy, 1964).....	35
2. Solução nutritiva utilizada, preparada com a água da rede hidráulica de Grignon, França.....	83
3. Esquema de amostragens e efetivos utilizados para as determinações de biomassa, nas cv. Europe e Cinna de alfafa. Grignon, França, 1988.....	85
4. Filocrono médio para cada grupo homogêneo de hastes nas fases vegetativa e reprodutiva de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	109
5. Número total de folhas produzidas, número de folhas verdes presentes em cada tipo de haste da alfafa cv. Europe, ao final do período experimental e respectivos desvios-padrão. Grignon, França, 1988.....	118
6. Ordem média (nó de localização), amplitude de variação e desvio-padrão do primeiro nó florífero de cada haste primária e diferença de localização com a haste precedente, na alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	130
7. Descrição sintética da modelagem do desenvolvimento potencial da alfafa e da produção de flores.....	169

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Polimorfismo foliar em alfafa: A) em função da ordem de surgimento da folha sobre a haste (Arnault, 1969); B) em função do fotoperíodo (Guy, 1964).....	27
2. Número de gemas na haste principal da alfafa conforme a ordem do fitômero. A ordem 0 corresponde ao primeiro nó floral (adaptado de Arnault, 1969).....	34
3. Diagrama de disposição das gemas axilares na alfafa (Arnault, 1969).....	34
4. A) Esquema representativo da formação da coroa: I. Após o primeiro corte; II. Após o segundo corte; III Após o terceiro corte. As partes brancas representam as hastes do último rebrote. B) Os diferentes tipos de hastes: I. Desenvolvimento a partir da semente: haste principal (HP) e as ramificações primárias (R1 a R8), todas axilares (T1). II. Plantas adultas, com as hastes do tipo T1 originárias de gemas axilares das hastes antigas e as hastes do tipo T2, originárias de gemas neoformadas.....	38
5. Estádios de desenvolvimento de uma folha e sua notação (adaptado de Maitre <i>et al.</i> , 1985).....	86
6. Variação no tamanho dos folíolos da alfafa, em função da ordem de surgimento sobre uma haste. Ilustração tomada de uma haste principal de alfafa cv. Crioula, florescendo no 12 ^o fitômero.....	103
7. Evolução do número de folhas da haste principal e de cada ramificação primária de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	104
8. Diferença média entre o número de fitômeros da haste principal (HP) e cada ramificação primária (R1 a Rn) de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	105
9. Filocrono médio para cada tipo de haste, durante as etapas vegetativa e reprodutiva da alfafa cv. Europe. As barras verticais indicam o desvio-padrão. Grignon, França, 1988.....	109
10. Surgimento das ramificações primárias da alfafa cv. Europe, em função do número de fitômeros da haste principal no momento do surgimento de cada ramificação. Grignon, França, 1988.....	116

	Página
11. Surgimento das ramificações primárias da alfafa cv. Europe, em função do acúmulo de graus-dia decorrido após a emergência. Grignon, França, 1988.....	116
12. Representação esquemática de uma planta isolada de alfafa na floração plena e originada do primeiro crescimento a partir da semente. HP = haste principal; R1 a Rn = ramificações primárias originárias das gemas axilares dos fitômeros 1 a n; EN = entrenó. As ramificações cotiledonares não estão representadas.....	120
13. Comprimento médio de cada entrenó em cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe (1 = primeiro entrenó, da base para o ápice). Grignon, França, 1988.....	121
14. Tamanho médio da folha da alfafa cv. Europe, conforme a ordem do fitômero sobre a haste principal (símbolos negros cheios), desvio padrão (barras verticais) (média de 11 plantas para os 10 primeiros fitômeros e de 7 plantas para os demais). Os resultados são comparados aos dados de Allirand (1998) obtidos em dois regimes térmicos até o início do florescimento.....	125
15. Média dos tamanhos das folhas por tipo de haste primária da alfafa cv. Europe. As barras verticais representam o desvio-padrão. Grignon, França, 1988.....	126
16. Área foliar produzida por cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe. Barras verticais representam o desvio-padrão para cada tipo de haste. Grignon, França, 1988.....	128
17. Acúmulo de graus-dia no momento do surgimento da primeira inflorescência sobre cada haste primária da alfafa cv. Europe. As barras verticais representam o desvio-padrão. Grignon, França, 1988.....	133
18. Relação da diferença entre o número de ordem do primeiro nó florífero da HP e o número de ordem do primeiro nó florífero de cada ramificação primária da alfafa cv. Europe, com a ordem de cada ramificação. Grignon, França, 1988.....	134
19. Número total de fitômeros (NTF) e de inflorescências (NI) presentes em cada tipo de haste da alfafa cv. Europe, ao final do período experimental e respectivas regressões com a ordem hierárquica de surgimento de cada uma (TP=0; R1=1; R2=2....;R14=14).....	136
20. Número de flores por inflorescência em função da ordem do primeiro nó reprodutivo, em cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	139

	Página
21. Número de flores por inflorescência, em função da ordem da inflorescência em cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	139
22. Variação no número de flores por inflorescência na haste principal (HP) e nas ramificações R1 a R4, em função da ordem da inflorescência na haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	140
23. Variação no número de flores por inflorescência nas hastes R5 a R14, em função da ordem da inflorescência na haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	141
24. Número total de flores formadas em cada tipo de haste, no primeiro crescimento de uma planta isolada de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	144
25. Evolução da biomassa total e sua repartição nos diferentes compartimentos da planta de alfafa cv. Europe. BMA = biomassa aérea; BMS = biomassa subterrânea; BMT = biomassa total. Grignon, França, 1988.....	145
26. Evolução do número total de fitômeros por planta em função do tempo em graus-dia, na alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	147
27. Relação entre o número de fitômeros formados desde a emergência até o surgimento dos primeiros legumes maduros, e a biomassa aérea total por planta de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	148
28. Relação entre o número de fitômeros formados até os primeiros legumes maduros e a biomassa da haste (sem as folhas e inflorescências) na alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	149
29. Evolução da relação entre a biomassa subterrânea (BMS) e a biomassa da parte aérea (BMA) da alfafa cv. Europe, durante o período experimental. As barras verticais representam o desvio-padrão. Grignon, França, 1988.....	153
30. Repartição da matéria seca aérea da alfafa cv. Europe, entre as diferentes hastes da planta e no interior de cada haste primária e de suas ramificações (secundárias ou de outra ordem). Grignon, França, 1988.....	157

	Página
31. Relação entre o filocrono de cada haste primária da alfafa cv. Europe na etapa vegetativa e a biomassa total (nós, entrenós e folhas) formada até os primeiros legumes maduros. Grignon, França, 1988.....	159
32. Relação entre o peso médio do fitômero por haste primária da alfafa cv. Europe (apenas o peso do nó e entrenó, sem a folha correspondente) e o filocrono de cada haste na etapa vegetativa. Grignon, França, 1988.....	160
33. Relação entre o peso médio do nó + entrenó de cada haste e a área foliar formada por haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	161
34. Relação entre o peso médio do nó + entrenó e o número de flores formadas por haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	162
35. Relação entre a área foliar formada em cada haste e o número de flores produzidas por haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	162
36. Relação entre o filocrono e o número de inflorescências por haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	165
37. Relação entre o filocrono e o número de flores formadas por haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.....	166
38. Simulação da evolução do número de fitômeros em cada haste primária da alfafa cv. Europe, durante 135 dias após a emergência, com temperatura média de 18°C. Grignon, França, 1988.....	171
39. Simulação da evolução do número de fitômeros em cada haste primária da alfafa cv. Europe, durante 135 dias após a emergência, com temperatura média de 12°C. Grignon, França, 1988.....	171
40. Validação do modelo de evolução do número de fitômeros das hastes HP a R6 com quatro plantas da variedade Europe, independentes das que originaram o modelo.....	172
41. Validação do modelo de evolução do número de fitômeros das hastes R7 a R14, com quatro plantas da variedade Europe, independentes das que originaram o modelo.....	172

	Página
42. Validação do modelo de evolução do número de fitômeros das hastes HP a R6, utilizando a média de 10 plantas da variedade Cinna.....	173
43. Validação do modelo de evolução do número de fitômeros das hastes R7 a R14, utilizando a média de 10 plantas da variedade Cinna.....	173
44. Comparação dos resultados de Medeiros (1995), obtidos com a cv. Crioula, de alfafa, ao modelo de evolução do número de fitômeros da HP.....	176
45. Evolução do número total de fitômeros e de inflorescências por planta preditas pelo modelo (linhas contínuas) e observado em quatro plantas da cv. Europe (círculos) e na média de 10 plantas da cv. Cinna (triângulos).....	177

1. INTRODUÇÃO

1.1. O contexto e o objetivo do trabalho

A produção de sementes de plantas forrageiras é muito difícil de controlar adequadamente, tendo em vista que sua função principal é a produção de folhas, que constitui o produto final, isto é, forragem. Assim, estas plantas, sobretudo as perenes, desenvolveram mecanismos que permitem um longo período vegetativo, e/ou a coexistência, na mesma planta, de partes em estágio vegetativo e partes em estágio reprodutivo. Desta forma, ocorre competição por assimilados entre partes da planta em fase reprodutiva e partes em fase vegetativa, o que dificulta o controle da repartição de assimilados e, por esta razão, a predição da produção e da qualidade da semente produzida.

Ao contrário, as plantas produtoras de grãos tem sido selecionadas para máximo sincronismo da indução ao estágio reprodutivo das suas diferentes partes (perfilhos ou ramificações), priorizando a alocação de assimilados para a produção dos órgãos florais.

Particularmente para a alfafa (*Medicago sativa* L.), ainda que a elaboração do rendimento de forragem tenha sido objeto de numerosos estudos, não existem trabalhos buscando o conhecimento preciso do modelo

de base da organogênese das partes vegetativas e de sua repercussão sobre a produção dos órgãos reprodutores, ou seja da produção de flores e posteriormente das sementes. Muitos estudos foram conduzidos para entender o modo de ação dos fatores tróficos (C e N) e dos fatores e condições do meio ambiente sobre a produção de sementes da alfafa. Mas, na maior parte dos casos, não há referência a um modelo morfogênico bem identificado. Desta forma, mesmo entre produtores altamente capacitados, o rendimento de sementes da espécie continua extremamente aleatório e bem abaixo do seu potencial, sem que se possa precisar adequadamente as causas.

Ainda que a produção de sementes de alfafa não tenha a importância das grandes culturas anuais, a sua escolha como objeto de tese se deve a duas preocupações: 1) contribuir para um melhor controle do manejo através do conhecimento preciso de seu modelo de desenvolvimento potencial; 2) a alfafa representa um caso muito mais complexo de elaboração do rendimento quando comparada às plantas anuais, que possuem uma estrutura relativamente simples e crescimento determinado e para as quais os modelos de elaboração do rendimento foram construídos. Desta forma poder-se-á, obter informações de base para outras plantas que apresentem a mesma complexidade da alfafa. No caso da alfafa, esta complexidade é extremamente importante, pelas razões seguintes:

- o desenvolvimento entre a semeadura e o final do primeiro ciclo (produção de sementes) se assemelha ao de uma leguminosa anual com crescimento indeterminado. Isto determina a existência de uma única haste por planta, com ramificações de ordem maior ou menor, conforme a densidade de

plantas estabelecidas. Esta aptidão para produzir ramificações tem por conseqüência uma multiplicação de meristemas terminais e de zonas de crescimento ativo em estádios diferenciados. No início do seu crescimento estas ramificações não são autotróficas sob o ponto de vista do suprimento de C e podem constituir uma demanda importante para a haste que as produziu. A característica indeterminada de crescimento faz com que a produção de novos fitômeros vegetativos coexista com a formação de órgãos reprodutivos.

- em se tratando de uma planta perene, a necessidade de formar raízes com um importante acúmulo de reservas carbonadas e nitrogenadas, determina a formação de uma demanda adicional, ao menos durante o período de estabelecimento. A posterior utilização destas reservas assegura suas funções mínimas durante o período de repouso hibernar no caso de regiões de inverno severo e, sobretudo, para o rebrote quando as condições ambientais retornem à normalidade. Entretanto, elas podem desempenhar um papel preponderante para o início dos rebrotes após um corte, quando a área residual de folhas não é suficiente ou não tem a qualidade necessária para assegurar a demanda energética para o crescimento inicial.
- Os diferentes tipos de hastes (originárias de gemas axilares ou de gemas neoformadas) presentes numa planta adulta de alfafa apresentam um comportamento diferenciado no período vegetativo e não se conhece o efeito deste comportamento na etapa reprodutivo.

O presente trabalho teve como objetivo conhecer o determinismo do desenvolvimento da planta de alfafa e formular um modelo de descrição e quantificação da dinâmica deste desenvolvimento até a produção de flores.

1.2. Apresentação geral do tema e hipóteses de trabalho

Na prática, a produção de sementes de alfafa utiliza espaçamentos variáveis, conforme a condição pedoclimática. Mas, a escolha do espaçamento é feita de maneira empírica, baseada apenas em evidências experimentais, ao invés de estar apoiada no entendimento do determinismo do desenvolvimento e no efeito da estrutura do dossel sobre as relações fonte-demanda. Por esta razão, este trabalho se propõe a estabelecer um modelo morfogênico que sirva de instrumento para racionalizar o manejo da cultura, com vistas à produção de sementes. De um modo mais geral, a parte do modelo que diz respeito ao desenvolvimento das estruturas vegetativas (folhas, entrenós e ramificações) também pode servir de base para a análise do determinismo da produção e qualidade da forragem, através de parâmetros simples como a relação folha/caule e haste principal/ramificações.

A modelagem do efeito da estrutura do dossel sobre o número de flores produzidas por uma cultura de alfafa foi estabelecida em duas etapas: a) elaboração de um modelo do número potencial de flores por planta, obtido a partir de medidas em plantas isoladas mantidas em condições hídrica e mineral não limitantes, e b) validação do modelo gerado utilizando dados independentes

As hipóteses deste trabalho foram estabelecidas considerando os aspectos condicionantes de morfogênese da alfafa, que levam a uma hipótese geral sobre o efeito da temperatura no estabelecimento do número potencial de flores produzidas por planta.

1.2.1. Hipótese geral

Em condições hídricas e minerais não limitantes, o número potencial de flores produzidas por uma planta de alfafa pode ser predito por meio de uma única variável, que é o acúmulo de graus-dia decorrido após a emergência ou após um corte.

Considerando que o número de flores produzidas por planta é o resultado dos componentes intermediários número de hastes por planta, número de inflorescências por haste e número de flores por inflorescência, torna-se necessário que estes sejam, igualmente, dependentes da variável temperatura. Necessita-se, portanto, decompor a hipótese geral em hipóteses intermediárias, que relacionem seu comportamento com a temperatura.

1.2.2. Hipóteses intermediárias

A unidade básica de uma haste qualquer é o fitômero que, no caso de leguminosas como a alfafa, corresponde a um conjunto formado pelo nó, entrenó, estípula, pecíolo, folíolos e gemas. O desenvolvimento de uma haste qualquer resulta do acúmulo de fitômeros, produzidos pelo meristema apical. Para a maioria das plantas, na ausência de qualquer limitação a velocidade de formação destes fitômeros é relativamente constante e característico de cada

espécie. O primeiro crescimento de uma planta de alfafa, a partir da semeadura, corresponde ao desenvolvimento de apenas uma haste (a haste seminal), com ramificações de ordem primária, as quais se originam da gema axilar de cada fitômero vegetativo. O início do desenvolvimento destas ramificações, ainda que inicialmente heterotróficas do ponto de vista da fixação do carbono, não deve constituir uma demanda capaz de afetar a velocidade de emissão dos novos fitômeros da haste-mãe, uma vez que o desenvolvimento da gema axilar em ramificação somente ocorre após o desenvolvimento completo da folha que a abriga, e, portanto a uma certa distância filocrônica do ápice meristemático (três a quatro filocronos, segundo Guy, 1964).

Por outro lado, a passagem do ápice ao estágio reprodutivo (após a indução floral) pode determinar uma redução na velocidade de emissão dos novos fitômeros, pois, no caso da alfafa, a formação das inflorescências ocorre de modo quase concomitante com o desenvolvimento da folha e o alongamento do entrenó do fitômero correspondente (Dobrenz, et al., 1965). Além do mais, o desenvolvimento da inflorescência, (incluindo a formação das flores e o desenvolvimento dos legumes e das sementes) também se realiza quase ao mesmo tempo em que as demais estruturas do mesmo fitômero. Pode-se, então, propor como primeira hipótese intermediária:

H1: *A velocidade de desenvolvimento de uma haste, relacionada à soma térmica é constante, mas diferente nas etapas vegetativa e reprodutiva.*

Torna-se agora necessário precisar que condições determinam a passagem do estágio vegetativo ao reprodutivo em alfafa, para poder assim

determinar com a maior precisão possível o momento da redução da velocidade de emissão de fitômeros.

Considerada como uma planta de dia longo, a alfafa é relativamente pouco sensível ao fotoperíodo, mas uma duração do dia superior a 11:00 – 12:00 h assegura a passagem à etapa reprodutiva. Não encontrou-se na bibliografia indicações precisas a respeito de possíveis interações entre temperatura e radiação solar sobre os aspectos quantitativos da floração. Mas, os resultados de Greenfield & Smith (1973), Jeney (1972) citado por Fich *et al.* (1988) e de Guy *et al.* (1971), sugerem que a soma térmica ou graus-dia pode ser utilizada como base para a predição da fenologia da alfafa. Os resultados dos autores supracitados indicaram que as primeiras flores apareceram sempre entre 740 e 800 graus-dia, em que pese as diferenças de situações e variedades utilizadas.

Em conseqüência, propõe-se uma segunda hipótese intermediária relativa à previsão do momento da passagem do estágio vegetativo ao estágio reprodutivo:

H2: *Para uma mesma condição fotoperiódica, é possível predizer a ordem do primeiro fitômero reprodutivo (primeiro nó floral), unicamente com base na soma térmica decorrida após a emergência ou após um corte.*

A característica de floração indeterminada da alfafa é função, sobretudo, da contínua emissão de novas ramificações. A haste principal em si, apesar do potencial para formar continuamente novos fitômeros, acaba por paralisar o crescimento por abortamento do ápice, pelas seguintes razões:

- a duração de vida da folha é determinada. Mesmo em ausência de competição por luz, a vida ativa da folha é fixada geneticamente, após o que ela senesce;

- a partir da indução floral, a formação de flores sobre as inflorescências num primeiro momento e a formação dos legumes e o enchimento dos grãos após a polinização, acarreta a diminuição da velocidade de emissão e a diminuição progressiva do tamanho dos novos fitômeros, até que estes não sejam mais do que simples esboços.

Estes dois fenômenos - senescência das folhas formadas durante o período vegetativo e a diminuição da velocidade de emissão e da área de cada nova folha - reduzem progressivamente a superfície de captação da energia luminosa para o conjunto da haste. Como a demanda reprodutiva torna-se prioritária, o surgimento de novos fitômeros é paralisado. Mas, as condições que determinam o tamanho final das folhas e sua duração de vida não são bem conhecidas ou, pelo menos, não existem estudos permitindo a modelagem da ação de diferentes fatores sobre estes dois componentes da superfície foliar de uma haste. Assim, para a modelagem do número potencial de flores produzidas por uma haste, o componente intermediário *número total de entrenós* e, por conseqüência, o *número de inflorescências por haste* (número de fitômeros reprodutivos) serão considerados como se a haste tivesse comportamento determinado, mas sem avançar qualquer hipótese mais precisa sobre as razões deste determinismo, a não ser o que acabamos de aventar. Desta forma, tem-se a terceira hipótese intermediária, assumindo que:

H3: *O número de inflorescências por haste é limitado, em consequência da paralisação da emissão de novos fitômeros.*

Torna-se agora possível, a partir do conhecimento da soma térmica percebida por uma haste qualquer a partir do início de seu desenvolvimento, predizer o número de fitômeros vegetativos e, conhecendo-se o primeiro nó floral, predizer o número de fitômeros reprodutivos, ou seja, o número de inflorescências produzidas.

Cada fitômero reprodutivo representa um estágio floral e, se as condições não forem limitantes, o número potencial de flores por estágio é determinado pela radiação interceptada pela haste durante a formação da inflorescência, isto é, é dependente da superfície foliar do nível em que se encontra a inflorescência. Ou seja, depende do tamanho do folíolo do fitômero correspondente e da superfície foliar existente no resto da haste (soma das áreas das demais folhas ativas já formadas e em formação). Se a redução do tamanho da folha a partir do primeiro nó floral é constante (de um lado porque a duração de vida de cada folha é constante e, de outro, porque a formação de novas folhas nos estágios subseqüentes ocorre a uma velocidade mais reduzida e seu tamanho é cada vez menor) o número de flores formadas a cada estágio, ou seja, a cada inflorescência subseqüente, também deve diminuir, sendo, portanto, função do nível em que se localiza. A quarta hipótese intermediária assume que, se o número de flores por estágio segue uma lei estável será, portanto, possível modelar esta relação em função deste estágio, ou seja, da ordem da inflorescência sobre a haste:

H4: *O número de flores por inflorescência é função da ordem da inflorescência sobre a haste que lhe deu origem.*

Ao aplicar este modelo sobre o modelo que estabelece o número de fitômeros reprodutivos em função da soma térmica percebida pela haste, torna-se então possível prever o número de flores produzidas sobre esta haste até um momento dado.

Mas o número total de flores por haste também é função das inflorescências produzidas pelas ramificações desta haste. Torna-se, portanto, necessário conhecer as regras que condicionam, primeiramente, o surgimento das ramificações sucessivas e, posteriormente as regras de funcionamento de cada uma delas, no que diz respeito à sua velocidade de desenvolvimento, o determinismo da indução floral e o determinismo do número de estágios florais e do número de flores em cada estágio.

Quanto ao determinismo do surgimento das ramificações primárias, a hipótese inicial é a existência de uma relação com o desenvolvimento da haste principal. Assim, conforme referências para outras espécies, pareceria que a primeira ramificação surgiria ou tornar-se-ia visível após um certo desenvolvimento da haste principal, ou seja, após a emissão de um certo número de fitômeros. A primeira ramificação surgiria a partir da gema contida no fitômero mais antigo e as demais surgiriam a uma velocidade mais ou menos similar à velocidade de crescimento da haste principal. Desta forma, manter-se-ia uma distância filocrônica entre a haste principal e suas ramificações constante ao longo do crescimento. Considerando-se H1 (velocidade de desenvolvimento constante da haste principal) seria possível

relacionar diretamente o surgimento de ramificações ao número de entrenós já produzidos pela haste principal. Desta forma:

H5: *O número de ramificações surgidas é função do número de fitômeros existentes sobre a haste principal.*

Considerando-se que as ramificações são, na verdade, hastes, e que seu comportamento com relação à interceptação da radiação e da alocação dos assimilados é similar à haste principal, a previsão de seu desenvolvimento (à partir de seu surgimento) pode ser feita da mesma maneira que para a haste que lhes deu origem. Daí decorre a última hipótese intermediária:

H6: *As ramificações apresentam o mesmo comportamento ontogênico que a haste que lhes deu origem, mas distanciado no tempo.*

1.3. Proposição de um modelo geral

A integração destas hipóteses nos permitirá prever o número potencial de flores produzidas por uma haste e suas ramificações de tal maneira que:

$$NF = \sum_{HP=1}^{ramif.=n} \sum_1^n NF / I \times NI = f \sum_{t-1}^t \theta$$

onde: NF = número de flores; HP = haste principal; ramif. = ramificação 1 a n; NF/I = número de flores por inflorescência; NI = número de inflorescências por haste e $\sum_{t-1}^t \theta$ = soma térmica decorrida no período considerado, entre o tempo t e t-1.

No caso de um primeiro crescimento a partir da semeadura, a planta é constituída apenas pela haste seminal (HP) e suas ramificações, e o modelo acima proposto pode ser considerado como estimador do número de flores por planta. Neste caso, portanto, o número total de flores produzidas por uma planta de alfafa é o resultado do somatório do número de flores produzidas por cada inflorescência, multiplicado pelo número de inflorescências produzidas pela haste principal (HP) e por cada uma de suas ramificações. Na ausência de limitações hídricas ou minerais, o número destes componentes a um momento dado é função da soma de temperaturas.

1.3.1. As possíveis limitações do modelo

O modelo assim construído é um modelo potencial do número total de flores produzidas por uma planta originária da semente. Um tal modelo pode não revelar interesse prático porque:

- trata-se de uma planta perene e a colheita de sementes no ano do estabelecimento não é comum;
- mesmo para uma planta isolada, a formação da coroa a partir da base das antigas hastes, determina que, para os rebrotes seguintes, ocorra a formação de várias hastes por planta, as quais podem ter seu desenvolvimento afetado pela concorrência intra-planta, por luz;
- o surgimento e o crescimento inicial (fase heterotrófica) destas hastes originárias de rebrote pode depender do nível de reservas em carboidratos solúveis contidos na coroa e na raiz. Este nível de reservas é muito mais importante do que aquele contido na semente e pode determinar uma

velocidade inicial de desenvolvimento mais importante do que no crescimento a partir da semente.

Finalmente, ao nível da prática, é necessário ter em conta a população de plantas. Ora, a passagem de um modelo potencial para uma planta isolada (ausência de competição) para uma escala de população, supõe que sejam resolvidos os seguintes problemas:

- a. A heterogeneidade da população de plantas. De fato, mesmo estipulando a hipótese de homogeneidade varietal, sabe-se que a variabilidade no seio de um lote de sementes é considerável. Junta-se a isto a heterogeneidade devida às condições de implantação, data e uniformidade da emergência, distribuição e densidade de plantas, etc.
- b. A heterogeneidade da população de hastes. Esta heterogeneidade existe em função do tipo de gema que origina a haste (axilar ou neoformada), da data de iniciação de cada uma e de sua posição relativa no dossel;
- c. Em condição de população densa (competição por luz), as ramificações são penalizadas. Uma função de senescência destas ramificações deve ser introduzida no modelo potencial para considerar esta limitação e poder assim predizer o número de flores por unidade de superfície.

No entanto, a obtenção de um modelo potencial, mesmo de pouca aplicação prática, reveste-se de importância fundamental ao nível da pesquisa, pois funciona como referencial para a posterior verificação da modificação deste potencial durante a passagem da escala “planta isolada” à escala da população e, posteriormente, para diagnosticar adequadamente os disfuncionamentos devido a limitações na oferta de recursos do meio.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

O estudo das causas da variação do rendimento das culturas é uma das tarefas da agronomia. O rendimento de sementes da alfafa ainda hoje é irregular entre anos e entre regiões ou mesmo entre lavouras numa mesma região, da mesma forma que a qualidade de suas sementes. As causas ainda hoje não são bem claras, apesar dos inúmeros trabalhos de pesquisa que tem buscado esclarecer estas variações. Ainda que o controle de certos aspectos do manejo da lavoura (controle de pragas, invasoras, momento do corte, irrigação, etc...) tenham permitido importantes aumentos de rendimento como na França, Estados Unidos, Chile, etc., estes rendimentos, considerados como bons, ainda são suficientemente baixos e variáveis para que seja possível imputá-los simplesmente a uma insuficiência de C resultante de uma baixa interceptação da radiação solar. Com efeito, o modelo classicamente utilizado para explicar um determinado nível de rendimento relaciona a biomassa produzida (MS) à radiação interceptada, de modo que $MS = E_b \times (E_i \times RFA)$, onde E_b é a eficiência de uso desta radiação pela planta ou seja a eficiência biológica e E_i representa a eficiência de interceptação da radiação fotossinteticamente ativa (RFA). É, portanto, necessário determinar o elo frágil

da transformação acima descrita, para explicar uma baixa produção de grãos.

Isto pode resultar:

- de uma insuficiência de interceptação devido ao fato do enchimento dos grãos poder coincidir com baixos níveis de radiação incidente ou devido a uma forte degradação do índice foliar;
- de uma insuficiência biológica que pode derivar, seja de uma menor eficiência das folhas (envelhecimento, deficiência hídrica, mineral, etc...), seja de uma insuficiência da “demanda” número de grãos (baixo número de flores, falta de polinização, abortamentos...)

Mesmo sem considerar o aspecto sementes, o interesse de conhecer adequadamente a arquitetura das plantas torna-se imperativo quando são abordados os problemas de análise ou de modelagem bioclimática do rendimento através dos componentes.

Em qualquer planta, a descrição da posição (i,j) de um órgão em termos de posição (i) e de ordem (j) pode parecer algo lógico. Entretanto, para estudar as características ou propriedades deste órgão, esta simples caracterização não é necessariamente a melhor abordagem. É necessário privilegiar igualmente a arquitetura da planta como método de análise do funcionamento, como foi provado pela aplicação do conceito de componente aplicado à análise do rendimento dos cereais (Masle, 1985), cujos limites de aplicação, entretanto, ainda não foram bem determinados.

Assim, para a colza (*Brassica napus* L.), Leterme (1985) estabeleceu que o que descreve melhor a condição final de uma síliqua é muito mais a

classe de idade do que o fato de pertencer a uma determinada ramificação. As síliquas nascidas num dado dia têm características comuns geradas pelo fornecimento cotidiano de carbono através da radiação R_g , relacionado à duração biológica da morfogênese, a qual é avaliada pela temperatura T e levando em consideração o número N de órgãos em competição. O valor da condição de um componente é, desta forma, avaliado por um modelo da forma $(R_g/N)/T$. Dito de outra forma, a análise por ramificação é, neste caso, menos pertinente do que aquela por classe de idade.

Nestes mesmos trabalhos, constatou-se igualmente que o *filocrono*, indicador da velocidade de morfogênese, depende de uma parte da velocidade de crescimento da planta e, por outra, do fato de que entre ramificações de ordem diferente, seu valor varia entre o simples e o dobro, por múltiplo inteiro, corroborando com os trabalhos de Frankin (1970; 1972; 1974) e de vários filotaxistas. Têm-se, assim, os elementos de uma modelagem da posição de um órgão sobre a planta mãe.

Em outros casos, a abordagem em termos de ramificação se revela bem adaptada. Os trabalhos de Turc (1988) com ervilha (*Pisum sativum* L.) mostram o paralelismo entre radiação interceptada por uma determinada "ordem" da inflorescência e o seu número de grãos. A análise em termos de ordem aparece, neste caso, como pertinente, possivelmente porque a ramificação é "curta". Além do mais, uma outra idéia é assim formulada: *toda análise de ramificação deverá ser feita numa perspectiva dinâmica, que é determinada pela acumulação térmica e da radiação interceptada.*

A consideração do período de formação de um órgão leva à necessidade de considerar a totalidade das alocações de biomassa que ocorre durante o período considerado. Na escala da planta inteira, considerando as espécies indeterminadas, existem dois sítios aéreos de alocação com funcionamento sincronizado: um eixo vertical vegetativo – a haste principal – que gera novos estágios; e um eixo horizontal de ordem superior, limitado aqui aos órgãos florais. A relação entre estes dois eixos foi examinada na ervilha por Jeuffroy (1991), que analisou a elaboração do número de grãos formados sobre cada estágio, em função da quantidade de elementos nutritivos disponíveis. Demonstrou-se que o número final de estágios floríferos emitidos sobre uma haste depende da nutrição nitrogenada desta haste durante o período estritamente vegetativo. A análise das formas de repartição dos assimilados entre os pontos de demanda aéreos demonstrou que a haste é prioritária sobre os legumes enquanto esta se encontrar em crescimento ativo. Durante o período de formação dos grãos, os assimilados são direcionados prioritariamente aos legumes dos diferentes estágios a expensas de sua massa ou do número de grãos.

O interesse em considerar a condição de crescimento como variável intermediária para compreender melhor a influência das variações dos fatores e condições do meio sobre o número de grãos formados foi também demonstrado para outras espécies, como sobre o centeio (*Secale cereale* L.) (Gallagher et Biscoe, 1978), arroz (*Oryza sativa* L.) (Dürr, 1984), soja (*Glycine max* L.) (Pigeaire, 1984), colza (Leterme, 1985) e milho (*Zea mays* L.) (Bertrand, 1991).

Não se pode decidir “a priori” qual é a análise mais pertinente da estrutura da alfafa: somente em termos de “ordem”, de posição espacial dos órgãos que provisionam a estrutura reprodutiva com assimilados, ou em classe de “idade”. É, por esta razão, que todo estudo das relações entre características finais de um órgão (flor, vagem, semente, etc...) e sua posição deve ser precedido de um estudo ecofisiológico da estrutura de população de flores, ou, ao menos, das inflorescências.

2.1. A elaboração do rendimento de sementes na alfafa

A elaboração do rendimento de sementes ocorre ao longo de todo o ciclo da planta, ou seja, inicia-se já na germinação e emergência, ou no início do rebrote quando as plantas são cortadas ou pastejadas. O ciclo de produção de muitas leguminosas, quando analisado ao nível de cada haste que compõe a planta, apresenta duas etapas bem distintas: a vegetativa, quando cada fitômero formado é responsável pela produção da folha e pelo menos uma ramificação proveniente de uma gema axilar, e a reprodutiva, quando a gema axilar de cada fitômero formado não mais produz uma ramificação e sim uma inflorescência. Durante a primeira etapa, o potencial reprodutivo da planta é representado pelo primeiro componente do rendimento, que é o número de hastes por planta. Por ocasião da diferenciação floral, isto é, no início da etapa reprodutiva, as hastes sobreviventes tornam-se férteis e as gemas axilares dos fitômeros formados, a partir daí, iniciam a formação do segundo componente importante do rendimento de sementes, o número de flores por haste. Este último resulta do número de inflorescências por haste e do número de flores

formadas em cada inflorescência. Neste momento, se estabelece o *rendimento potencial* de sementes, através do número de óvulos formados por flor, do número de flores por haste e da densidade de hastes por área. Nas leguminosas forrageiras perenes de crescimento indeterminado, a etapa estritamente vegetativa até o início da etapa reprodutiva de uma determinada haste é proporcionalmente curta, o que limita as possibilidades de recuperação a eventuais diminuições na oferta de recursos do meio (C e N) que possam ocorrer durante este período. Esta é a razão fundamental para conhecer adequadamente os fatores capazes de afetar os componentes acima enumerados e, por conseqüência, o potencial de produção de sementes. O controle destes fatores através do manejo torna-se, portanto, fundamental desde o início do crescimento da cultura.

Finalmente, na medida em que ocorre a formação das inflorescências e das flores, também devem se realizar eficazmente os processos de polinização, fertilização dos óvulos e o desenvolvimento das sementes. Desta forma, a elaboração do rendimento de sementes depende diretamente dos componentes que são definidos durante as etapas vegetativa e reprodutiva, ambas afetadas pelo efeito da interação dos fatores ambientais com o manejo da cultura. O número de *hastes por unidade de área* determina o número de sítios para formação de inflorescências e é dependente da densidade de plantas, fertilidade do solo, disponibilidade hídrica, competição por plantas adventícias, momento do corte anterior, além da temperatura e da radiação solar disponível ao longo do ciclo. A *sobrevivência das hastes* está associada ao seu tamanho e vigor, os quais dependem do fornecimento de

carbono, de minerais e da disponibilidade hídrica, condicionados pela competição entre hastes de uma mesma planta. A eficácia reprodutiva das hastes férteis é função de sua própria condição nutricional e das demais condições do meio ao longo do período de formação das inflorescências. O número de *inflorescências por haste*, o número de *flores por inflorescência* e o número de *óvulos viáveis por flor* são diretamente associados ao fornecimento e repartição de assimilados entre o ápice reprodutivo e outros pontos de demanda. O número de *sementes por flor*, ou seja, a porcentagem de óvulos fecundados e capazes de desenvolver uma semente é afetado pelas condições do clima (radiação solar, temperatura, chuva e ventos), que condicionam a atividade dos insetos polinizadores, mas que exercem também uma ação direta sobre a síntese do carbono e do nitrogênio na planta. Ao contrário, o *peso da semente* é o componente menos elástico e por isto menos afetado pelo manejo da cultura, embora possa ser fortemente influenciado por temperaturas elevadas e déficits hídricos pronunciados.

É necessário, portanto, conhecer adequadamente o determinismo do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das espécies forrageiras leguminosas e suas interações com o ambiente climático para dominar adequadamente as modalidades de manejo que conduzam à otimização da produção de sementes das espécies com elevado potencial forrageiro.

Antes de propor um esquema teórico da elaboração do rendimento de sementes da alfafa, identificando os fatores passíveis de condicionar a manifestação dos diferentes componentes deste rendimento, torna-se necessário, inicialmente, fazer referência à bibliografia existente em relação:

- ao conjunto das etapas anteriores à fecundação, que conduzem ao estabelecimento dos sistemas (área foliar e raízes) que asseguram a interceptação e utilização dos fatores de crescimento (radiação solar, minerais, água) e ao desenvolvimento do aparato floral (flores por haste e óvulos por flor);

- à etapa da fecundação, extremamente importante na alfafa, tendo em vista a particularidade de sua polinização alógama e entomófila obrigatória, e quando os fatores do meio agem sobre a própria planta (temperatura sobre a fertilidade do pólen, por exemplo) e sobre a atividade dos polinizadores;

- à etapa pós-fecundação, quando se forma, fisicamente, o rendimento de sementes via alocação do C para a formação do embrião e das reservas da semente.

2.2. Desenvolvimento da planta a partir da semente

2.2.1. Da semente ao florescimento

Muitos estudos têm sido realizados envolvendo os efeitos dos fatores do meio sobre o desenvolvimento inicial da alfafa, mas poucos fazem referência aos seus efeitos sobre a ontogenia da planta. Um estudo do comportamento das gemas de um híbrido de *M. sativa*, realizado por Arnault (1969), bem como os trabalhos de Guy (1964) e Guy *et al.* (1971) são as referências mais pertinentes para atender os objetivos do presente trabalho, em relação ao desenvolvimento arquitetural da alfafa. Eles foram a base da revisão dos aspectos morfogênicos da espécie.

2.2.1.1. A germinação e o desenvolvimento da haste principal

Em relação à germinação, a alfafa é considerada uma planta pouco sensível à temperatura (Fayemi, 1957; Townsend & McGinnies, 1969). Estes últimos autores observaram pequena variação na porcentagem final de germinação das sementes de alfafa submetidas a quatro regimes de alternância de temperaturas (dia/noite) entre 5°C/20°C à 20°C/30°C. No entanto, a velocidade de absorção de água e de surgimento da radícula e do hipocótilo são fortemente influenciadas pela temperatura. Fayemi (1957) verificou que, sob temperaturas mais elevadas, quase todas as sementes haviam absorvido água e germinaram nas primeiras 24 horas. Enquanto isso, aquelas sementes expostas a temperaturas mais baixas retardaram a absorção de água e, por consequência, a germinação prosseguiu por até 96 h. Da mesma forma, Heinrichs (1967) verificou um efeito muito significativo da temperatura sobre a velocidade de germinação em 32 diferentes variedades estudadas. A 5°C a máxima taxa de germinação diária foi atingida no nono dia, enquanto que a 20°C esta máxima taxa era atingida já no segundo dia. Entretanto as diferenças na porcentagem de sementes germinadas não são mais detectadas após 6 a 7 dias após o início da germinação (Fayemi, 1957; Townsend & McGinnies, 1969).

Da mesma forma que para outras espécies, é a temperatura do solo a mais correlacionada à germinação e ao crescimento inicial. Assim, todo estudo sobre crescimento e desenvolvimento que utilize a temperatura do ar como referência, deve considerar como ponto de partida a emergência ou,

ainda mais apropriadamente, a completa expansão da primeira folha unifoliolada.

Na germinação a semente origina uma haste ereta, herbácea, contendo na sua base os dois cotilédones e o primórdio das duas primeiras folhas. O crescimento desta primeira haste é monopodial. As folhas são alternadas e dispostas sobre a haste segundo uma filotaxia dística. A primeira folha a surgir, e já presente na semente, é unifoliolada. As folhas seguintes são trifolioladas e contém, na sua base, duas estípulas relativamente grandes, com bordos dentados, que asseguram uma boa proteção inicialmente à gema terminal e posteriormente às gemas axilares.

A temperatura afeta de maneira similar o desenvolvimento das hastes, sejam elas originadas da semente ou provenientes de gemas axilares. Após a emergência, o crescimento inicial da alfafa é acelerado por temperaturas entre 20 e 30°C, as quais determinam uma mais rápida expansão foliar (Garza *et al.*, 1965; Pearson & Hunt, 1972a; Ueno & Smith, 1970b). Por outro lado, após seis semanas o crescimento é favorecido por temperaturas médias entre 15°C e 20°C (Garza *et al.*, 1965; Gist & Mott, 1957; Pearson & Hunt, 1972b). Resultados de Garza *et al.* (1965) indicam que é sobretudo a temperatura noturna que desempenha o papel preponderante. Isto, provavelmente, está relacionado ao fim do período heterotrófico da haste - após a formação de uma área foliar suficientemente importante - a partir do qual as temperaturas menos elevadas têm um efeito mais favorável sobre a razão fotossíntese/respiração.

O número de folhas em expansão não parece ser afetado pela temperatura (Wolf & Blaser, 1971b), mas a velocidade de aparecimento aumenta com a mesma (Pearson & Hunt, 1972d; Sato, 1971; Wolf & Blaser, 1971b) até um máximo de 30 °C, diminuindo com a elevação da temperatura a partir daí (Pearson & Hunt, 1972a). No entanto, quando se toma como referência um tempo térmico, como, por exemplo, graus-dia ou soma térmica diária, esta velocidade de aparecimento de folhas de cada haste é relativamente constante, assim como ocorre para a maioria das plantas. Guy (1964) observou, por outro lado, que esta velocidade pode ser afetada pela interação entre o estágio de desenvolvimento da planta e o fotoperíodo. Em estádios bem jovens do desenvolvimento da planta, no caso até a quinta folha, o intervalo entre o surgimento de duas folhas consecutivas era de 120 a 125°C sob iluminação constante (24 h de luz), enquanto que em dias curtos (9 h) este intervalo diminuía para 105 a 120°C, na média das cultivares observadas. Esse autor também verificou uma interação entre fotoperíodo e ecotipo, relacionada à dormência hiberna: a diferença entre dias longos e dias curtos era mais importante quanto mais dormente era o ecotipo.

Conforme Guy (1964) o número de folhas emitidas por uma haste de alfafa pode ser considerada como uma função linear da soma de temperaturas ocorridas no período considerado. No entanto, ocorre uma inflexão logo no início do desenvolvimento (no estágio de quatro a seis folhas trifolioladas, em dias longos e cinco a nove folhas trifolioladas quando em dias curtos), com fortes efeitos varietais. Segundo esse autor, a inflexão parece estar ligada ao surgimento da primeira ramificação. Para hastes originárias de um rebrote,

Duru *et al.* (1993) também observaram uma diminuição da velocidade de emissão de folhas, ao compararem o desenvolvimento até 100°C de acúmulo térmico com um acúmulo até 500°C. Quando expressa em filocrono, os valores variaram entre 18 e 76 graus-dia por folha até 100°C e entre 58 e 161 graus-dia para um acúmulo até 500°C. A variabilidade observada foi associada ao número do rebrote no ano, ao próprio ano, e à densidade de plantas. De qualquer forma, a diminuição no ritmo de emissão de folhas foi observado bem antes da manifestação visual da floração, de tal maneira que não se pode invocar unicamente uma relação com a fenologia. Ainda que os autores não tenham estabelecido uma relação entre esta modificação na velocidade de emissão de folhas e outros fenômenos morfogênicos, é importante salientar que o surgimento das primeiras ramificações ocorre justamente entre aquelas duas somas de temperaturas utilizadas pelos autores (100 a 500 GD), o que pode estar de acordo com a suposição de Guy (1964). Por outro lado, Wolf & Blaser (1971b) atribuíram a diminuição da velocidade de formação das folhas ao surgimento dos primeiros botões florais, e não fizeram referência ao efeito do surgimento das primeiras ramificações. Igualmente, Medeiros *et al.* (1997) referiram-se ao início do florescimento como sendo o ponto de inflexão, quando o filocrono passa de 45 graus-dia na etapa vegetativa para 135 graus-dia na etapa reprodutiva.

A taxa de emissão de folhas ou filocrono, é uma variável morfogênica genotípica (Lemaire & Chapman, 1966) e, por esta razão, diferenças entre autores podem ser devidas aos diferentes genótipos estudados, embora também possam haver outros efeitos ligados ao meio.

Quando expressa em termos de tempo térmico esta variável deve ser relativamente constante para um mesmo genótipo, ressalvadas as etapas acima discutidas. No entanto, também pode variar sensivelmente quando outros fatores do meio limitam o crescimento, sobretudo a disponibilidade hídrica. Não se encontram referências neste sentido com relação à alfafa, mas trabalhos realizados com outras espécies, como por exemplo, com cornichão (Morales *et al.*, 1997), demonstraram que o déficit hídrico pode reduzir a taxa de emissão de folhas, embora esta seja a última variável morfogênica a ser afetada em condições de estresse.

A área foliar formada por haste e, portanto, sua capacidade de interceptação da radiação solar e fixação do carbono dependem da velocidade de emissão de folhas, além, é claro da duração de vida desta folhas, mas depende também do tamanho individual das folhas. No caso da alfafa, a forma e o tamanho das folhas variam na medida em que estas vão surgindo sobre a haste (conforme a Figura 1a). O tamanho máximo é atingido ao nível dos nós que precedem a primeira inflorescência, diminuindo paulatinamente nos fitômeros subseqüentes, até não ser mais do que um simples esboço de folha, constituída de duas estípulas e, freqüentemente, apenas um folíolo muito reduzido (Guy, 1964). Mas, a ordem da ramificação e as condições de temperatura e fotoperíodo também afetam a forma e o tamanho, conforme o mesmo autor, posteriormente confirmado por Sato & Itoh (1974). Esses últimos verificaram que, seja qual for o regime fototérmico, o comprimento do pecíolo diminui com a ordem da folha na haste, mas ele é mais curto em temperaturas mais baixas (15°C/10°C) em qualquer fotoperíodo, atinge um tamanho máximo

em temperaturas intermediárias e diminui novamente com temperaturas mais elevadas (30 °C /25°C) em fotoperíodo médio (12h).

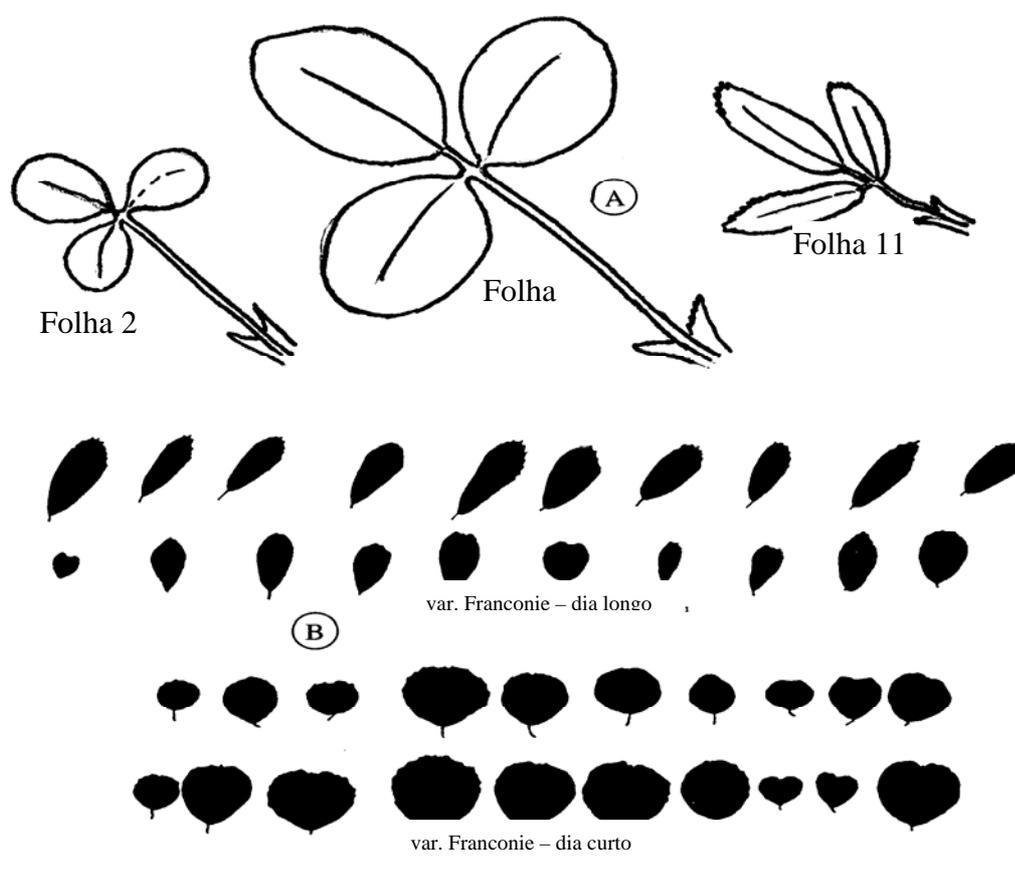


FIGURA 1. Polimorfismo foliar em alfafa: A) em função da ordem de surgimento da folha na haste (Arnault, 1969); B) em função do fotoperíodo (Guy, 1964).

O polimorfismo foliar não resulta unicamente do tamanho dos folíolos e pecíolos, mas também da modificação da relação comprimento/largura (C/L), a qual é diferente conforme a ordem de surgimento da folha. Segundo Guy (1964) esta evolução da forma da folha ao longo da haste, tem relação direta com a indução floral. Independente do tipo de haste (haste principal ou ramificação), a relação C/L aumenta progressivamente a partir da base até o primeiro nó florífero. Conforme esse autor, a indução floral

da gema axilar de um determinado fitômero somente ocorreria quando a relação C/L da folha respectiva ultrapassasse um determinado limite (2,7 no caso dos estudos do autor). No entanto, suas explicações não são suficientemente claras: não é estabelecida nenhuma relação de ordem trófica, como por exemplo, o fato desta relação poder representar uma determinada área foliar, o que permitiria formular alguma hipótese ligada a um limite mínimo de superfície de captação de energia luminosa, necessária para promover o início da indução floral.

Portanto, conforme ilustrado na Figura 1a, o tamanho dos folíolos aumenta progressivamente na medida em que vão surgindo, atingindo um máximo e posteriormente decrescendo, independentemente do regime fotoperiódico, conforme mencionado por Arnault (1969). Mas, sua forma é alterada pelo comprimento do dia. Na Figura 1b pode-se visualizar este efeito sobre a forma dos folíolos, conforme as observações de Guy (1964). De acordo com este autor, o comprimento dos folíolos presentes na haste num dado momento, aumenta a partir da base da haste, passa por um máximo e decresce até a extremidade. A largura aumenta com a ordem das ramificações nos primeiros estádios de crescimento, mas a variação é muito menos importante do que a variação no comprimento, o que determina fortes variações na relação C/L e também na área da folha. Em dias curtos as folhas são bem maiores, o que é devido, sobretudo ao maior comprimento do que à maior largura.

A forma do folíolo também é influenciada pela temperatura: considerando fitômeros de mesma posição sobre a haste, a relação C/L

aumenta com o aumento da temperatura entre 15 °C/10°C e 30°C/25°C (Sato, 1971).

Quanto ao tamanho da folha, existem grandes diferenças varietais, conforme a espécie. De modo geral, *M. sativa* apresenta folhas maiores do que *M. falcata* e o tamanho das folhas de seus híbridos depende do grau de hibridação de cada uma, o que aumenta muito a variabilidade desta característica. No entanto, a temperatura e o fotoperíodo determinam variações muito maiores nesta característica do que os efeitos genéticos.

O máximo tamanho da folha é atingido sob temperaturas em torno de 20°C (Bula, 1972; Nelson & Smith, 1969; Pearson & Hunt, 1972a, 1972b; Robinson & Massengale, 1967; Wolf & Blaser, 1971b). A 30°C o tamanho da folha pode diminuir até a metade do seu máximo valor (Nelson & Smith, 1969). Para Wolf & Blaser (1971b), as folhas produzidas a 10°C eram quatro vezes menores do que aquelas produzidas a 21°C, enquanto as folhas produzidas a 32°C atingiam um tamanho intermediário.

Para Sato (1974), estudando a variedade Du Puits, o tamanho das folhas era maior a 20 ou 25°C e, contrariamente a Guy (1964), as folhas produzidas em baixas temperaturas (15°C) eram menores sob fotoperíodos curtos (8:00 h). Segundo o autor, as folhas eram maiores à medida em que o fotoperíodo aumentou de 8:00 para 12:00 e 16:00 h.

Com exceção da primeira semana de rebrote (Leach, 1971), a maior velocidade de surgimento de folhas observada em temperaturas superiores a 20°C, não foi capaz de compensar o menor tamanho dos folíolos. Em conseqüência, a velocidade de formação da área foliar foi máxima sob

temperaturas médias em torno de 20°C (Bula, 1972; Pearson & Hunt, 1972b; Wolf & Blaser, 1971b). Para os primeiros autores, por exemplo, a velocidade de formação da área foliar a 21°C foi 50% maior do que a 32°C e quase três vezes mais importante do que a 10°C.

A maior velocidade de acúmulo de área foliar e um período de crescimento vegetativo mais longo determinam uma superfície foliar por planta muito maior sob um regime de 20°C/15°C que sob um regime 30°C/25°C (Pearson & Hunt, 1972b). Entretanto, não ficou claro quanto o maior período de crescimento sob temperaturas inferiores a 20/15°C foi capaz de compensar a menor velocidade de emissão de folhas.

O efeito da temperatura sobre massa específica da folha (MEF - peso/área foliar) não fica muito claro nos diferentes trabalhos de pesquisa consultados. Por exemplo, quando se mede a área total de folhas por planta, tanto se encontram aumentos no MEF com aumentos na temperatura (Pearson & Hunt, 1972b), como também é possível não se verificar qualquer relação (Bula, 1972 ; Nelson & Smith, 1969). Quando as medidas consideraram folhas individuais, o resultado depende da posição da folha sobre a haste. Assim, Ku (1972) citado por Field *et al.* (1976), medindo a massa específica de folhas completamente expandidas e sempre na mesma posição sobre a haste, verificou que esta era maior em plantas que cresceram sob um regime de temperaturas dia/noite de 20°C/15°C do que nas plantas crescendo sob um regime de 30°C/25°C. As diferenças entre os trabalhos são, provavelmente, devidas ao efeito da idade da folha, que se introduz quando populações de folhas são comparadas (Pearson *et al.*, 1969). Desta forma, não constitui

surpresa o fato de Robinson & Massengale (1967) não terem encontrado diferenças na MEF de folhas de alfafa, mesmo com diferenças na temperatura média do ar superiores a 7°C, entre diferentes rebrotes.

A temperatura sob a qual a folha se forma também pode afetar a taxa líquida de troca de carbono das folhas de alfafa através de modificações na sua estrutura interna. Bula (1972) sugere que a diminuição do tamanho das células paliçádicas, maiores espaços intercelulares e maiores células vasculares nas folhas das plantas submetidas a temperaturas constantes de 20 °C e 25°C em comparação a plantas crescendo entre 30 °C e 35°C, podiam determinar um aumento na capacidade fotossintética destas folhas. Entretanto, Ku (1972), citado por Field *et al.* (1976) concluiu, após haver examinado o efeito da temperatura sobre características físicas (porcentagem de espaços intercelulares, MEF) e fisiológicas (taxa de troca de carbono), que não havia relação entre estas características físicas e taxa de troca de carbono. Mas, para um dos genótipos estudados, a taxa de troca de carbono foi mais baixa a 30°C do que a 20°C, enquanto que outro genótipo não mostrou diferença.

O efeito da temperatura sobre o comprimento final dos entrenós não aparece de forma clara na literatura disponível. Sato (1971) verificou que, num período de trinta dias de crescimento, o maior comprimento médio dos entrenós era obtido em temperaturas mais elevadas (30°C/25°C). No entanto, a diferença para os entrenós formados a 20°C/20°C foi inferior a 20%. A maioria das trabalhos fazem referência apenas ao comprimento final das hastes, sem referência ao número de entrenós. Assim, Jensen *et al.* (1967) e Nelson & Smith (1969) não observaram diferenças no comprimento total das hastes em

função de diferentes temperaturas, enquanto Smith (1970a) verificou que as hastes eram maiores quando crescendo sob temperaturas relativamente baixas. Entretanto, não fica claro, na apresentação de seus resultados, se a medida refere-se à altura média da planta ou ao comprimento médio das hastes colhidas. Ao medir a altura das plantas, Bula (1972) observou que as plantas eram mais altas quando crescendo sob temperatura constante de 25°C. No início do florescimento, um regime térmico de 27°C/21°C foi mais favorável à maior altura (Smith, 1970a). Mas, em estádios mais próximos à maturidade, o regime 20°C/15°C foi o que determinou a maior altura das plantas (Pearson & Hunt, 1972). Da mesma forma Smith (1970a) e Pearson & Hunt (1972) verificaram que, no início do florescimento as plantas crescendo com temperaturas entre 15 e 20°C eram mais altas do que aquelas submetidas a temperaturas entre 25°C e 30°C.

O alongamento da haste é favorecido por um regime de dias longos. Para um mesmo fotoperíodo, a temperatura afeta a velocidade de realização do potencial de alongamento (correlação positiva), enquanto que a limitação hídrica age como em elemento de bloqueamento deste efeito. Os trabalhos de Sheehy *et al.* (1979) demonstraram bem estes dois tipos de ação sobre o alongamento dos entrenós.

Sem informação sobre o número de entrenós torna-se impossível determinar, a partir do comprimento médio da haste, os efeitos da temperatura sobre o alongamento dos entrenós individuais. Entretanto, aparentemente, o efeito da temperatura sobre este parâmetro explica apenas parcialmente o efeito sobre o comprimento total da haste.

A massa específica da haste (massa por unidade de comprimento) ou dos entrenós individuais pode também ser influenciado pelo regime térmico. A massa dos segmentos de 10 cm de hastes que cresceram até o início do florescimento sob um regime quente (32°C/24°C) ou ameno (18°C/10°C), referido por Smith (1970 b), indica que a massa específica dos segmentos da base é maior para plantas crescendo sob um regime de temperaturas amenas. Bula (1972) também verificou que o peso de segmentos da base das plantas crescendo durante 25 dias sob temperaturas de 20°C, 25°C, 30°C ou 35°C diminuiu com o aumento da temperatura. Logicamente, as diferenças observadas na massa específica da haste contribuem, também, para as diferenças observadas no comprimento total da mesma na maturidade. O aumento da massa específica da haste pode estar correlacionado a uma menor velocidade de emissão de fitômeros que determinaria, deste modo, uma maior duração do período de crescimento destes entrenós sob temperaturas mais baixas.

2.2.1.2. O processo de ramificação das hastes e seu desenvolvimento

No período de estabelecimento da cultura e considerando a etapa vegetativa, os cotilédones e cada folha formada (portanto cada fitômero) abrigam uma séria descendente de gemas vegetativas (Arnault, 1969). O número de gemas por fitômero é variável segundo a ordem do fitômero e varia com o vigor da planta. Esta variação em função da ordem do fitômero pode ser visualizada na Figura 2. As gemas apresentam uma disposição simétrica : a

série de ordem «n» é simétrica em relação ao plano definido pela haste principal e os pontos de origem dos cotilédones. Esta simetria se estende à posição relativa das pré-folhas e das gemas, conforme a Figura 3.

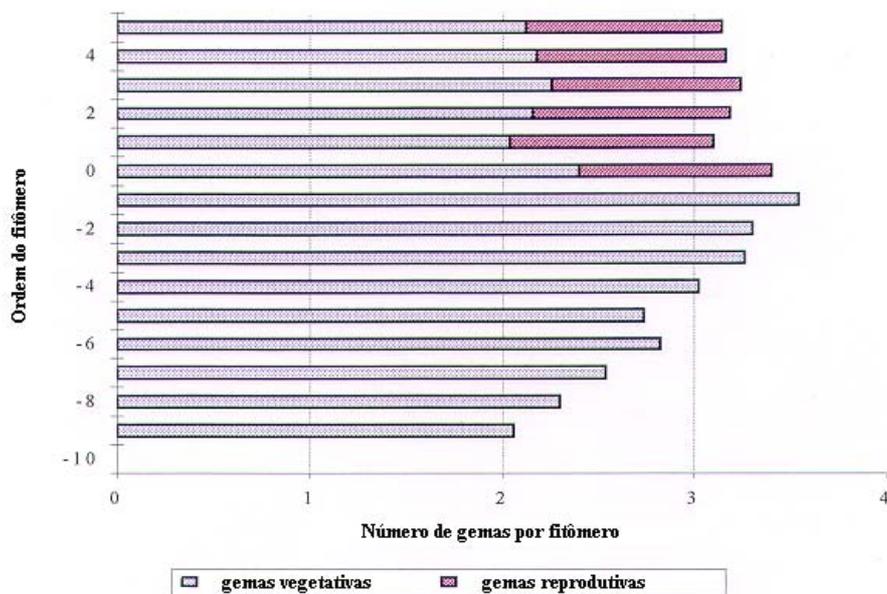


FIGURA 2. Número de gemas na haste principal da alfafa conforme a ordem do fitômero. A ordem 0 corresponde ao primeiro nó floral (adaptado de Arnault, 1969)

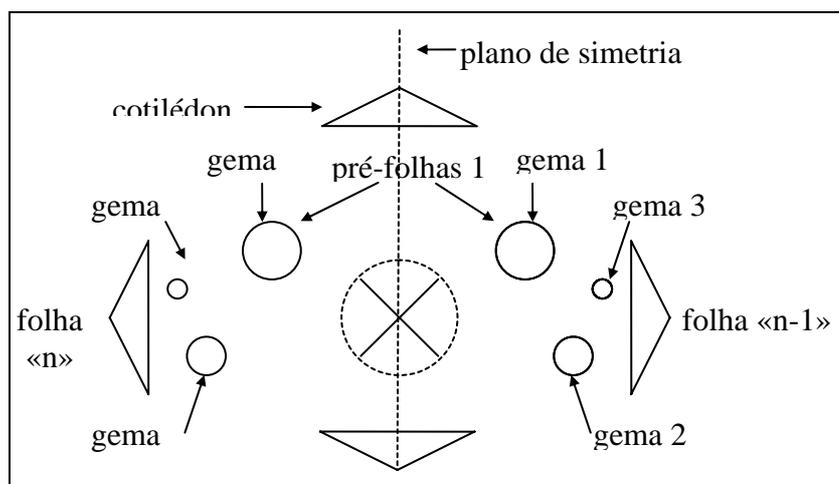


FIGURA 3. Diagrama de disposição das gemas axilares na alfafa (Arnault, 1969).

Entretanto, normalmente apenas uma e, algumas vezes duas gemas, originam uma ramificação. A primeira ramificação surgida se localiza, na maioria das vezes, na axila da primeira folha (folha unifoliolada). Raramente ela aparece na axila dos cotilédones ou das primeiras folhas trifolioladas (Tabela 1).

TABELA 1. Localização da primeira ramificação sobre a haste principal (Guy, 1964)

Tratamento*	localização da primeira ramificação				
	Cotilédone	Folha unifoliolada	1ª folha trifoliolada	2ª folha trifoliolada	3ª folha trifoliolada
efetivos observados.....				
dias longos	1	209	5	0	0
dias curtos	3	125	5	3	0

*dia longo = 24 horas de iluminação; dia curto = 9 horas de iluminação

As ramificações seguintes aparecem no fitômero cotiledonar e nas primeiras folhas trifolioladas. O estágio de desenvolvimento em que se manifesta o aparecimento da primeira ramificação varia em função do regime fotoperiódico. Segundo Guy (1964) os dias curtos retardam o aparecimento da primeira ramificação, mas sem agir sobre a sua localização. Esse autor observou que, em dias longos era necessário, em média, 40 dias ou 4,7 folhas para o surgimento da primeira ramificação, enquanto que em dias curtos este período aumentava para 53 dias ou 6,7 folhas. Entre as cultivares observadas, somente uma manifestou uma certa insensibilidade ao comprimento do dia.

Aparentemente, o número de ramificações axilares iniciadas não é afetado pela temperatura. Segundo Nelson & Smith (1968a) não existe muita

diferença neste componente entre um rebrote de início de primavera e um rebrote de verão, quando as diferenças de temperatura foram em média superiores a 5°C.

De qualquer forma, fica claro que a importância das ramificações como componente do rendimento de sementes, depende de seu número e de sua duração de vida. Na ausência de outras limitações é a competição por luz o fator determinante, de um lado porque determina a sua iniciação ou não e, de outro lado, porque determina sua capacidade de sobreviver até a etapa floração - embriogênese.

Para uma planta isolada, pode-se considerar que não haverá limitação por luz e que todas as ramificações – pelo menos as ramificações primárias – poderão ser iniciadas e se desenvolver até a formação das sementes. Entretanto, na condição de comunidade, mesmo no ano do estabelecimento, haverá, evidentemente, limitação devido à competição, que será tão mais importante quanto maior for a densidade de plantas. A ativação das gemas não depende unicamente da intensidade luminosa mas, sobretudo, de sua qualidade ou, mais exatamente, da razão vermelho/vermelho distante (Davies & Thomas, 1983; Casal *et al.*, 1986; Frank & Hoffman, 1994). Mesmo que a qualidade da luz haja permitido que a gema inicie seu crescimento, seu desenvolvimento posterior pode ser limitado pelo crescimento das partes mais antigas, que determina a interceptação da luz incidente, conduzindo à morte das ramificações sombreadas.

Em plantas isoladas, a partir de um total de 15 a 25 folhas trifolioladas surgidas sobre a haste principal, começam a surgir ramificações secundárias sobre as ramificações primárias mais antigas (Guy, 1964).

As diferentes ramificações não apresentam todas a mesma velocidade de crescimento. Aparentemente, segundo Guy (1964), existe dominância de uma a duas sobre as demais : haste principal > ramificação da folha cotiledonar > ramificações dos primeiros fitômeros com folhas trifolioladas, de modo que a taxa de surgimento de folhas e outras características podem ser diferentes da haste que lhes deu origem. No entanto, esse autor não realizou um acompanhamento detalhado do crescimento das diferentes ramificações e não foram encontradas referências bibliográficas fazendo alusão a este tema.

2.3. O rebrote após o corte

2.3.1. Formação da coroa

O desenvolvimento de uma planta de alfafa no primeiro ciclo do ano da implantação (semeadura - florescimento), se caracteriza pela emissão de uma só haste, que apresenta um grau de ramificação altamente dependente da densidade de plantas. Desta forma, se for considerada apenas a haste principal, o número de hastes por unidade de superfície é função unicamente da densidade de plantas.

Após o fim do primeiro ciclo ou após o corte, o que resta da planta é um conjunto formado pelos entrenós inferiores da haste principal, a qual, havendo desenvolvido ramificações (hastes secundárias), conterà também uma

parte daquelas ramificações mais baixas, ou seja, todos os fitômeros presentes abaixo da altura do corte. Isto dá origem à formação da « coroa », conforme o esquema representado na Figura 4A. Desta forma, se não há fatores limitantes, este processo prossegue sucessivamente, aumentando o tamanho da coroa a cada rebrote.

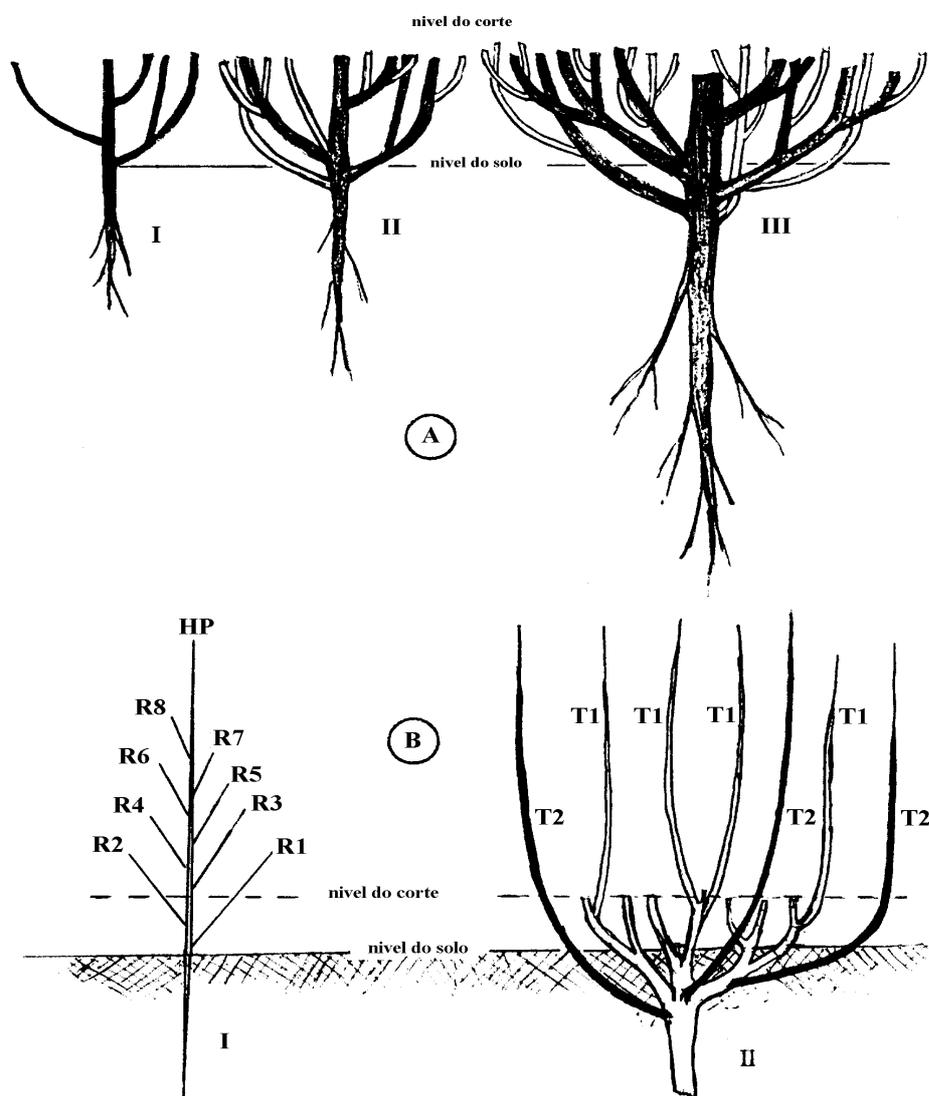


FIGURA 4. A) Esquema representativo da formação da coroa: I após o primeiro corte; II. Após o segundo corte; III. Após o terceiro corte. As partes brancas representam as hastes do último rebrote. B) Os diferentes tipos de hastes: I. Desenvolvimento a partir da semente: haste principal (HP) e as ramificações primárias (R1 a R8), todas axilares (T1). II. Plantas adultas, com as hastes do tipo T1 originárias de gemas axilares das hastes antigas e as hastes do tipo T2, originárias de gemas neoformadas.

Nos ciclos seguintes, a densidade de hastes não é mais uma função do número de plantas por área, uma vez que cada planta produzirá várias hastes principais. Além do mais, sob altas densidades de plantas, a concorrência por luz diminui a possibilidade de expressão do número potencial de hastes por planta.

A modificação da estrutura da população de hastes se explica, portanto, pela formação de uma coroa mais ou menos importante conforme a densidade de plantas. Sob uma baixa densidade de plantas, a competição por luz permite a expressão e a realização das ramificações de ordem inferior (nos fitômeros da base da haste principal no primeiro rebrote, e/ou dos fitômeros da base das hastes originadas nos rebrotos precedentes). Isto determina a formação de uma coroa tão mais desenvolvida quanto menor for a densidade de plantas.

Vê-se, portanto, que o tamanho da «coroa » aumenta, em ausência de competição, com o número de cortes e a idade da planta. Com a chegada do outono, o crescimento das hastes diminui e a alocação de assimilados é priorizada para o crescimento radicular e o acúmulo de reservas (Gosse *et al.*, 1982 a; 1982 b, Gosse *et al.*, 1983, Durand, 1987, Durand *et al.*, 1989, Khaity & Lemaire, 1992). Ao mesmo tempo, ocorre o fenômeno do “crescimento contrátil”, ou seja, o afundamento da coroa no solo, que é mais notável nas cultivares do tipo Flamengo, e que pode ser entendido como um mecanismo de proteção da planta contra as condições adversas do inverno.

A partir do segundo ano, observa-se, portanto, uma estrutura de planta completamente modificada em relação àquela do ano de implantação:

por um lado há a formação da coroa com gemas axilares subterrâneas (por efeito do crescimento contrátil) que sobreviveram ao inverno e, por outro lado, a presença de gemas neoformadas, geralmente localizadas na região de transição entre o pivô e a coroa (Durand, 1987, Gosse *et al.*, 1988)

Em regiões com invernos rigorosos, o primeiro rebrote de primavera é realizado às expensas das reservas acumuladas no pivô, uma vez que não existe área foliar disponível. Neste primeiro rebrote, todas as haste são de origem subterrânea.

No caso de culturas destinadas à produção de sementes, este primeiro crescimento geralmente não é utilizado para esta finalidade. Apesar de apresentar um alto potencial para produção de sementes, o excesso de crescimento vegetativo determina, quase invariavelmente, um acamamento total, com perdas muito elevadas. O procedimento recomendado é a eliminação deste primeiro rebrote através de corte, destinando-o à produção de feno (Hacquet, 1986, 1988a, 1988b).

Resulta então, uma estrutura de planta constituída pela coroa – contendo um certo número de gemas axilares entre o nível do solo e altura do corte e um conjunto de gemas subterrâneas axilares ou neoformadas (ver Figura 4 B) – e um pivô mais ou menos desenvolvido e com uma reserva em açúcares mobilizáveis, seja para o desenvolvimento inicial das hastes seja para o crescimento radical, ou ainda, para assegurar a taxa de respiração pós-corte.

2.3.2. Os diferentes tipos de haste

De acordo com Leach (1968; 1969) existem dois tipos de haste bem diferenciadas pelo seu ritmo de crescimento : as hastes do tipo 1 (T1) e as hastes do tipo 2 (T2). As primeiras (T1) são originadas pelas gemas axilares, enquanto que as do tipo T2 são originadas de gemas neoformadas na região de transição entre a coroa e o pivô (Figura 4 B). Apesar de alguns estudos realizados sobre o seu comportamento (Leach, 1968; Leach, 1969; Gosse *et al.*, 1988), ainda restam muitas questões relativas ao seu aparecimento e seu crescimento posterior. Uma vez que seu modelo de desenvolvimento ainda não foi estudado, é difícil explicar suas diferenças de comportamento via efeitos do meio sobre seus ritmos morfogênicos.

O número potencial de hastes T1 é determinado pela altura do corte precedente, o qual determina o número de fitômeros e, por conseqüência, o número de gemas axilares que restam na coroa acima do solo, enquanto que o número de hastes T2 é, provavelmente, função do diâmetro do pivô, ou seja, da quantidade de sítios disponíveis para a formação destas gemas.

Numerosos trabalhos demonstraram a relação positiva entre o diâmetro da coroa e o número total de hastes por planta. Por exemplo, Everett & Sprague (1963), os quais demonstraram também o efeito da altura do corte sobre o número de gemas e de hastes por planta, mas sem fazer referência à existência de diferentes tipos de hastes.

Em resumo, pode-se inferir que o número de hastes T1 é determinado pela altura do corte e que o número de hastes T2 é determinado pelo tamanho da planta, o qual é função das condições de competição e de sua

idade. Assim, a proporção potencial dos dois tipos de haste é o resultado da interação de dois fatores: altura do corte e tamanho da planta. Mas, a manifestação do número potencial de hastes T1 e T2, portanto, a proporção dos mesmos que se inicia depende da idade destas gemas ou, em outras palavras, do estágio de desenvolvimento da cultura no momento do corte. O tempo decorrido entre o corte e o início do surgimento destas novas hastes deve ser determinado por uma condição inicial da planta, ou seja, da disponibilidade em reservas de carbono e nitrogênio. De qualquer forma, são as hastes T1 que aparecem primeiro (Gosse *et al.*, 1988). Por outro lado, em baixa densidade de plantas, Dufour *et al.* (1989) verificaram que as hastes T1 não desapareceram e que, por conseqüência, sua proporção permaneceu superior à das hastes T2 e que, contrariamente às observações realizadas por Gosse *et al.* (1988), as hastes T1 e T2 surgem ao mesmo tempo.

O papel das hastes T2 na elaboração da biomassa total da cultura foi bem demonstrado por Gosse *et al.* (1988), os quais verificaram que estas eram responsáveis por 69 a 88% da produção total, como conseqüência da interceptação de 60 a 76% da radiação total interceptada pela cultura. Apesar das hastes T1 aparecerem antes do que as T2, estas últimas apresentaram uma velocidade de crescimento bem superior, de modo que acabaram tornando-se dominantes em relação às primeiras. Uma das hipóteses levantadas para explicar a velocidade superior das hastes T2 é a remobilização prioritária de reservas para estas últimas, o que permitiria que elas acabem ficando em posição privilegiada em relação às T1, no momento em que estas tornam-se autotróficas (Dufour *et al.*, 1989). A dominância é mais marcante

quando a velocidade de crescimento da cultura é maior, o que determina também uma grande mortalidade das hastes T1 ao longo do seu ciclo. A contribuição das hastes T1 na interceptação da radiação é, portanto, limitada (menos de 30%). Entretanto, elas podem desempenhar um papel preponderante devido à sua rápida emergência após o corte, etapa na qual a disponibilidade de área foliar é o principal fator limitante. Com efeito, Leach (1968) verificou que um corte muito baixo (que elimina ou diminui o número potencial de T1) determinou uma baixa emergência de hastes, limitando a velocidade inicial do rebrote, embora esse autor não faça referência a tipos de haste.

Não existem estudos sobre produção de sementes que coloquem em evidência a participação do tipo de haste no rendimento. Pode-se, no entanto, inferir que se as hastes T2 são mais vigorosas durante a etapa vegetativa, isto dever ter conseqüências sobre a formação do número de flores por haste e a posterior formação do número de sementes por haste e sobre o peso individual da semente. Se isto for provado, torna-se necessário melhor conhecer as condições que determinam a maior proporção de hastes T2 na população para, desta forma, promover o rendimento e a qualidade das sementes.

2.3.3. Desenvolvimento do sistema radical

No processo de germinação a radícula é a primeira estrutura a surgir e, durante todo o desenvolvimento inicial da alfafa, a prioridade de alocação de metabólitos ao crescimento da raiz pode ser tão ou mais importante do que ao

crescimento da parte aérea. Poucos estudos existem sobre a cinética do desenvolvimento radical da espécie. A maior dificuldade está na recuperação de todo o sistema radical secundário e a adequada separação do solo ou outro substrato sem que isto ocasione perdas importantes. O trabalho de Khaity & Lemaire (1992) trouxe, no entanto, importante contribuição ao conhecimento do desenvolvimento deste compartimento da planta em condições de campo. Os autores verificaram que desenvolvimento radical de duas cultivares estudadas (Europe e Beltsville) foi lento até o 40^o dia após a semeadura. Mas, a partir daí, acelerou-se rapidamente, atingindo, aos noventa dias, cerca de 440 g.m⁻² de matéria seca, contra cerca de 350 g.m⁻² de matéria seca da parte aérea. A importância do crescimento radical durante a fase de estabelecimento também foi bem evidenciada por Heichel *et al.* (1988). Segundo estes autores, a alfafa pode acumular até 2 t. ha⁻¹ de matéria seca durante um ciclo, apenas em raízes e coroa.

Ainda referindo-se ao trabalho de Khaity & Lemaire (1992), durante o estabelecimento da cultura, a maior parte das raízes estavam concentradas no horizonte até 25 cm. Profundidades maiores do que 25 cm começaram a ser atingidas aos 55 dias e além de 50 cm somente aos 90 dias. A quantidade de raízes concentradas no horizonte 0-25 cm representou cerca de 80% do sistema radical de ambas cultivares estudadas. Após o primeiro corte, assim como nos demais cortes do primeiro ano da cultura, observou-se uma diminuição na massa de raízes até a segunda semana de rebrote, após o que o sistema radical recuperou o peso existente no primeiro corte. Ou seja, por ocasião do segundo corte, a massa radical era a mesma do primeiro corte.

Esta diminuição, no entanto, ocorreu apenas na massa concentrada no horizonte 0-25 cm e dizia respeito exclusivamente à redução de peso dos pivôs, local de armazenagem da maior parte dos carboidratos de reserva. Esta diminuição, já relatada na literatura por inúmeros autores (Demarly, 1957; Smith, 1962; Leach, 1968; Smith & Silva, 1969; Smith & Marten, 1970; Smith, 1972, para citar alguns), tem sido atribuída à remobilização de reservas para atender a demanda das novas hastes em início de crescimento (Dobrenz & Massengale, 1966; Nelson & Smith, 1968b; Volenec, 1986). A remobilização asseguraria então a iniciação das novas hastes e seu desenvolvimento inicial. A paralisação da remobilização deixaria presumir que, uma vez que cada haste atingiu ou ultrapassou um certo limite de área foliar, torna-se autotrófica do ponto de vista de uso do carbono e passa, então, a exportar carbono excedente, refazendo o nível de reservas.

Mas, a maior parte desta diminuição das reservas é consequência da respiração de manutenção do sistema radical (Hodkinson, 1969; Hodkinson, 1970). De fato, os trabalhos de Davidson *et al.* (1990) com trevo branco e de Khaity & Lemaire (1992) com alfafa, verificaram que esta diminuição resulta sobretudo de perdas respiratórias e que uma pequena quantidade de carboidratos das raízes ou dos estolões é diretamente utilizada na formação de novas folhas após um corte. Por sua vez, Ta *et al.* (1990) demonstraram que as transferências de carbono representaram apenas 12% das reservas radicais ao longo das duas primeiras semanas de rebrote enquanto que as perdas por respiração foram de 40%.

Ainda conforme o trabalho de Khaity & Lemaire (1992), ao menos nas condições em que trabalharam, aumentos no sistema radical somente ocorrem no outono ou quando as condições do meio penalizam o desenvolvimento potencial da parte aérea. De fato, apenas uma pequena parte dos produtos da fotossíntese é utilizada pelas folhas completamente expandidas. A maioria dos assimilados é transferida para as regiões meristemáticas ativas ou são utilizados na respiração, na formação dos diferentes constituintes celulares, ou estocados sob a forma de açúcares solúveis, principalmente amido, na coroa e no pivô (Brown *et al.*, 1972). Em condições não limitantes ao crescimento, existe uma prioridade de repartição dos assimilados, que pode ser esquematizada como sendo: folhas>hastes>ramificações>raízes e reservas (Durand *et al.*, 1992). Assim, o acúmulo de reservas pode ser considerado como o saldo da repartição entre a demanda para o crescimento da parte aérea e da parte radical.

O acúmulo sob a forma de reserva depende, no entanto, do efeito do clima na demanda das partes aéreas da planta. Assim, em condições de alta radiação incidente e temperaturas suficientemente elevadas como se observa na primavera, a prioridade de alocação do carbono fixado é a formação do aparato de captação da energia luminosa ou seja as folhas, em detrimento da formação de reservas ou aumento de raízes. Por outro lado, em condições de baixa incidência de radiação solar e temperaturas relativamente baixas, a prioridade reverte-se para atender o crescimento radical e o acúmulo de reservas. Khaity & Lemaire (1992) verificaram que a eficiência de utilização da radiação para formação de biomassa da parte aérea era diferente conforme se

tratasse de um crescimento a partir da sementeira ($0,79 \text{ g.MJ}^{-1}$), um rebrote de verão ($1,80 \text{ g.MJ}^{-1}$) ou um rebrote de outono ($1,13 \text{ g.MJ}^{-1}$). Mas, a eficiência de utilização para formação da biomassa total da cultura (parte aérea mais radical) não foi diferente ($2,3 \text{ g.MJ}^{-1}$) em nenhum dos rebrotos. As diferenças entre os diferentes crescimentos foram, então, compensadas pelo maior desenvolvimento radical que é mais importante durante a implantação da cultura e durante o outono. Para rebrotos de outono, Gosse *et al.* (1983) demonstraram, utilizando ^{14}C , que 60% da radioatividade foi transferida ao sistema radical contra 20% em rebrote de primavera. O acúmulo de reservas no outono é assinalado por diversos autores (Cooper & Watson, 1968; Nelson & Smith, 1969; Pearce *et al.*, 1969) e pode ser interpretado como uma consequência da menor demanda para alongamento dos entrenós, devido à redução do fotoperíodo.

O efeito da temperatura foi avaliado por Allirand (1998) em plantas isoladas e em condições controladas. O autor considerou que existe uma relação de alometria entre biomassa subterrânea e biomassa aérea (BMS/BMA) governada pela temperatura - quanto mais baixa a temperatura maior é a relação BMS/BMA – e verificou relações lineares entre estas variáveis, pelo menos até um acúmulo de biomassa da parte aérea de 1 g por planta. A partir deste ponto a relação é mais dispersa, mas o autor atribui isto ao fato de estar relacionando a biomassa aérea modelada e que a variação deve ser atribuída ao fato das plantas mantidas em baixa temperatura obedecerem um a modelo diferente de crescimento. Os coeficientes angulares das regressões verificadas foram de 0,483, 0,266 e de 0,186 g BMS para cada

g de BMA acumulada, respectivamente com temperaturas de 9,4°C, 15,7°C e 21,3°C. Considerando que o crescimento radical representa o saldo do C fixado pela planta, é lógico que em baixas temperaturas, sob as quais o ritmo morfogênico é menor (menor velocidade de emissão de fitômeros) e que, segundo o mesmo autor, o comprimento e a massa específica dos entrenós é menor, maior quantidade de fotoassimilados seja proporcionalmente alocada para o crescimento radical.

Outros fatores do meio, como a água e a disponibilidade de nutrientes, também podem afetar esta relação. Assim, Durand (1987) verificou que o déficit hídrico se traduz evidentemente em menor fotossíntese líquida do dossel e que este efeito é limitado a um potencial hídrico na folha de $-1,1$ MPa. A redução na disponibilidade de carbono determinou uma restrição no desenvolvimento da parte aérea mas, inversamente, o teor em carboidratos não estruturais e o teor de matéria seca do pivô eram mais elevados do que na condição irrigada, indicando, segundo o autor, que a disponibilidade de carbono fixado era superior à capacidade de desenvolvimento da parte aérea de modo que maior saldo derivou para as raízes (portanto, numa situação análoga ao que ocorre no outono, no caso da Europa). Da mesma forma que no caso da temperatura, grande parte da “economia” de carbono pela parte aérea, foi registrado como sendo devido à redução de massa dos entrenós. Esta “economia” derivaria de uma diminuição na velocidade de alongamento e à paralisação prematura deste alongamento, além do efeito sobre o seu diâmetro. Durand *et al.* (1989) analisaram a eficiência de conversão da energia luminosa com e sem irrigação e verificaram que, embora em muitos rebrotes a

menor produtividade da parte aérea na condição não irrigada fosse proveniente, em parte, de uma menor eficiência de interceptação da radiação, na maior parte das vezes, esta redução da produção colhível ocorria mesmo com índices foliares semelhantes, isto é, com uma mesma quantidade de radiação interceptada. A diminuição no rendimento provém, então, de uma diminuição na demanda da parte aérea, que ocorre por força de dois efeitos simultâneos: uma menor eficiência de conversão da energia luminosa (diminuição na capacidade fotossintética do dossel) e da modificação na repartição do carbono. Este tipo de efeito clássico do estresse hídrico é relatado para inúmeras espécies, como por exemplo em cornichão (*Lotus corniculatus* L.) onde a relação parte aérea/raízes diminuiu, em consequência de redução na disponibilidade hídrica (Morales *et al.*, 1997).

Com relação à disponibilidade de nitrogênio, Khaity (1989) demonstrou que, em condições de densidade alta de plantas, pouco efeito se observa sobre o crescimento radical através de adubações nitrogenadas. No entanto, em densidades mais baixas, como a provocada por um maior espaçamento entre linhas (40 cm (E2) comparado com 20 cm (E1), no caso do experimento em pauta) o acréscimo deste nutriente permitiu aumentar a eficiência de uso da radiação solar para formação da parte aérea, com reflexos sobre o crescimento de raízes. Os valores de 1,76 g MS aérea por MJ de energia absorvida foram registrados na combinação N_0E_1 e é idêntico ao valor do modelo proposto por Gosse *et al.* (1984) para espaçamentos densos. O aporte de nitrogênio neste tratamento (N_1E_1) permitiu melhorar a eficiência em 8% ($EUR_a = 1,92 \text{ g.MJ}^{-1}$). No tratamento N_0E_2 os valores de EUR foram em

média de $1,58 \text{ g.MJ}^{-1}$, passando também a $1,92 \text{ g.MJ}^{-1}$ com o acréscimo de nitrogênio, ou seja um aumento de eficiência da ordem de 21%, o que é considerável. Deduz-se destes resultados, que a eficiência potencial de utilização da radiação solar pela alfafa pode estar sendo limitada pelo não atendimento da demanda por nitrogênio pela parte aérea via fixação simbiótica. A menor eficiência que se verifica em espaçamentos maiores é resultado do desenvolvimento mais lento do IAF, que pode ser compensado por suplementação nitrogenada. De qualquer forma, todas as diferenças de eficiência desaparecem quando se calcula a eficiência para formação da biomassa total, indicando que, da mesma forma que quando ocorre um déficit hídrico ou baixas temperaturas, a prioridade de alocação do carbono fixado muda para atender o crescimento radical.

Um estudo mais detalhado do efeito da disponibilidade de N sobre o desenvolvimento radical foi efetuado por Genter (1995), mas em plantas isoladas e com o uso de solução nutritiva. Ao longo do período vegetativo, a relação BMR/BMA diminuiu rapidamente e de forma mais acentuada no tratamento sem restrição, estabilizando-se após o início do florescimento para todos os tratamentos. No final do ciclo (primeiras vagens marrons = $\pm 2000 \text{ GD}$), na condição não limitante em N, a proporção da biomassa radical representava cerca de 17% da biomassa aérea, enquanto nos tratamentos com restrição nitrogenada esta proporção era de 40%. Uma diminuição da disponibilidade de N no meio, através de lavagem do substrato determinou no tratamento não limitante durante a etapa vegetativa um forte aumento da relação BMR/BMA, que alcançou os mesmos níveis (40%) dos tratamentos

com restrição durante todo o ciclo. Reproduz-se, assim, os efeitos anteriormente aludidos, de que qualquer restrição ao crescimento da parte aérea, que limite a expressão do seu potencial, aumenta o saldo do carbono alocado às raízes.

O máximo acúmulo de peso da coroa e raízes da alfafa normalmente é observado entre o início do florescimento e a floração plena (Cooper & Watson, 1968). Vários autores verificaram uma ligeira redução das reservas após este período (Smith, 1962 ; Brown *et al.*, 1972 ; Franke, 1993, entre outros). Esta redução é atribuída à atividade de duas demandas: os rebrotes basilares que começam a surgir nesta época, independentemente do corte, e a formação dos legumes e sementes. Dobrenz & Massengale (1966) e Drovat *et al.* (1969) sugerem que isto é consequência da utilização de reservas para a formação das sementes. Esses autores encontraram boas correlações entre o nível de reservas e o número de legumes por haste, o número de sementes por legume e a porcentagem de legumes formados. Granfield (1945) já havia observado que as plantas com altos níveis de reserva produziam mais inflorescências, mais flores por inflorescência e um maior número de legumes e de sementes do que as plantas com baixos níveis de reservas. Já Brown *et al.* (1972) sugerem que a diminuição das reservas após o florescimento é consequência da utilização de carbono para o crescimento inicial das novas hastes à partir das gemas da coroa. Para Heichel *et al.* (1984) as duas interpretações não são conclusivas e seriam necessários trabalhos mais aprofundados sobre o assunto.

Conforme Genter (1995), ao menos para a formação dos legumes e sementes, parece que as reservas não têm qualquer participação e, ao contrário, podem constituir uma demanda competitiva pois, segundo o autor, as reservas têm uma destinação prioritária para a « reprodução vegetativa », ou seja, para assegurar o início de um novo ciclo de vegetação.

Portanto, a importância da disponibilidade de reservas para a produção de sementes parece estar muito mais relacionada à condição da planta ao final de um período de crescimento, do que o seu provável efeito de transferência de carbono para o início da rebrota. Na verdade, é o próprio vigor da planta (tamanho?) que se traduz em efeito sobre a velocidade do crescimento inicial, e que determina o número de hastes por planta, sua capacidade de sobreviver até o final da floração e a condição do índice de área foliar no início do florescimento. Estas características assegurariam o número de inflorescências por planta e o número de flores por inflorescência. Os componentes formados após a fecundação estariam dependentes da remobilização do carbono e nitrogênio a partir das folhas em senescência e da própria haste. Mas, a disponibilidade de reservas pode desempenhar um papel importante sobre a proporção dos diferentes tipos de haste por planta, o que ainda carece de averiguação.

2.4. A passagem à etapa reprodutiva e a formação das inflorescências

A alfafa é uma espécie de “dias longos”, cuja iniciação floral ocorre a partir de um fotoperíodo de cerca de 12:00 horas. Mas isto pode variar

conforme a cultivar (Gosse *et al.*, 1984) e é dependente de uma intensidade luminosa relativamente alta (Nittler & Kenny, 1964).

A partir do momento em que a alfafa sofre a indução floral, é possível notar, por dissecção do ápice, duas grandes protuberâncias de tecidos meristemáticos na axila do primórdio foliar mais próximo do ápice da haste principal (Dobrenz, *et al.*, 1965). Esta protuberância (primórdio do racemo) representam a primeira indicação de que a haste está passando da etapa vegetativa à reprodutiva. Após um período de divisão celular, e de diferenciação e alongamento, o primórdio do racemo origina uma bráctea e os primórdios das primeiras flores.

O meristema terminal de uma haste de alfafa nunca se torna completamente florífero e continua a formar novos fitômeros com as mesmas características da fase anterior, mas com estruturas florais originada de gemas que, na condição vegetativa, originariam uma ramificação. O primórdio do racemo é um extensão de tecido meristemático adjacente ao ápice, mas separado do meristema terminal por várias camadas de células vegetativas, responsáveis pela formação do entrenó (Dobrenz *et al.*, 1965).

Uma vez que o alongamento do primórdio do racemo é simultâneo com a iniciação dos primórdios das flores, existe um gradiente de idade das flores em cada racemo. Desta forma, é possível encontrar, num mesmo racemo, as flores da base em processo de macroesporogênese e microesporogênese, ao mesmo tempo em que novas flores estão ainda sendo iniciadas na porção terminal.

A temperatura pode exercer efeitos muito importantes na passagem ao estágio reprodutivo. A influência da temperatura sobre a transformação do ápice vegetativo em reprodutivo pode ocorrer tanto através de modificações nas exigências fotoperiódicas como através de seu efeito sobre a velocidade de transição, quando o fotoperíodo é indutivo. No caso da alfafa, a temperatura modifica fortemente a exigência fotoperiódica. Sob temperaturas próximas de 20°C a alfafa se comporta como uma planta de dias longos quantitativa, com uma duração crítica do dia entre 11:30 e 12:30 h. Entretanto, para temperaturas de 12°C o florescimento pode ocorrer com fotoperíodos de 9:30 a 10:00 h (Roberts & Struckmeyer, 1939).

O efeito sobre a velocidade de transição não foi estudado em condições controladas. Apesar disso, Dobrenz *et al.*(1965) trabalhando em condições de campo detectaram a iniciação floral 12 dias após o corte na primavera (temperatura média de 16°C) e apenas 2 a 3 dias após um corte no verão (temperatura média superior a 35°C). O número de fitômeros vegetativos foi negativamente correlacionado à temperatura mínima média entre o corte e a indução floral. O coeficiente de correlação para a temperatura mínima foi de -0,92, enquanto que para a temperatura máxima este foi de -0,62, indicando a maior dependência das temperaturas noturnas. A ordem do primeiro fitômero reprodutivo (primeiro nó floral) diminui de 10,5 para o corte de primavera, para 7,1 no rebrote de verão.

Outros autores também observaram que o aumento da temperatura até 30°C diminui o número de dias entre o corte e o surgimento das primeiras flores (Nelson & Smith, 1969; Pearson & Hunt, 1972a; 1972b; Sato, 1971;

Smith, 1969). Essa diminuição é devida, em parte, ao efeito da temperatura sobre o intervalo entre a iniciação do primórdio floral e a visualização da primeira flor. Mas, para temperaturas mais elevadas, Pearson & Hunt (1972a) verificaram, para diferentes cultivares de alfafa, que havia uma diminuição considerável no intervalo entre o corte e o aparecimento das primeiras flores : 72 dias com temperatura dia/noite de 35°C/30°C contra 51 dias a 30°C/25°C numa duração do dia de 15:00 h. Mas, nas temperaturas estudadas, a velocidade de emissão de fitômeros também foi reduzida, sendo de 1,9, 3,0 e 2,3 fitômeros/10 dias a 15°C/10, 30°C/25 e 35°C/30°C, respectivamente, o que dificulta a interpretação da redução do tempo para o início do florescimento como sendo um efeito direto da temperatura sobre o processo de florescimento.

Estudando nove diferentes clones de alfafa, Medler *et al.* (1955) verificaram que, em dias longos, o primeiro nó floral se encontrava entre o 14° e o 15° nó, mas que em dias curtos, a primeira inflorescência se situava em média no 10° nó. Sob condições controladas, Carlson (1965) também encontrou relações similares.

A intensidade de florescimento também é reduzida por temperaturas elevadas. Nittler & Kenny (1964) observaram uma redução na porcentagem de hastes florescidas ou em botão de 81% sob um regime de 27°C para 51% no regime de 30°C. Mas, isto pode ser, em parte, devido ao retardamento no aparecimento das flores sob um regime mais quente. Roberts & Struckmeyer (1939) classificaram a alfafa como uma espécie que muda de “produtora de flores” à “não produtora” quando a temperatura média passou de 17°C a 22°C,

respectivamente. Mas a supressão do florescimento em temperaturas relativamente amenas foi devida, provavelmente, às condições de baixa intensidade luminosa em seus experimentos e à curta duração do dia, muito mais do que a uma associação com a temperatura.

O efeito combinado da temperatura do ar e o fotoperíodo foi estudado por Faix (1974), citado por Fick *et al.* (1988). Seus resultados confirmaram aqueles de Guy *et al.* (1971) e de Sato (1971), com relação ao efeito do fotoperíodo, e de vários autores (Nelson & Smith, 1969; Smith, 1969; Guy *et al.*, 1971; Sato, 1971; Lee & Smith, 1972; Pearson & Hunt, 1972a; Greenfield & Smith, 1973; Arbi *et al.*, 1979) para o efeito da temperatura : quanto mais elevada é a temperatura e mais longo o fotoperíodo, mais curto é a etapa vegetativa. No entanto, temperaturas mais altas que 35°C podem provocar um retardo na maturação das sementes (Pearson & Hunt, 1972a).

Os resultados de Greenfield & Smith (1973) sugerem que a soma de graus-dia pode ser utilizada como base para a predição da fenologia da alfafa. Utilizando seus dados, pode-se verificar que, independentemente do regime térmico, o estágio botão floral foi atingido entre 570 e 584 graus-dia (temperatura de base 0°C) e que as primeiras flores eram visíveis entre 740 e 800 graus-dia, apesar de uma diferença de 17 dias entre regimes extremos. Jeney (1972) citado por Fick *et al.* (1988) utilizou esta abordagem e encontraram cerca de 700, 880, 1075 e 1900 graus-dia, respectivamente, para o início das fases de botão, primeiras flores, floração plena e maturidade. Da mesma forma, Genter (1995) observou o início do florescimento a 900 GD após o corte. Evidentemente existem diferenças varietais que devem ser levadas em

conta quando se deseja utilizar o parâmetro acúmulo de graus-dia como base de predição. Guy *et al.* (1971) verificaram uma variação entre 700 e 1000 graus-dia para a iniciação floral visualmente perceptível nas diferentes cultivares estudadas. Conforme Allirand (1998), num dado fotoperíodo, o único fator ambiental determinante da passagem à etapa reprodutiva é a temperatura.

2.5. Determinismo do número de inflorescências e de flores por inflorescência

O número de inflorescências formadas sobre uma haste qualquer é função da duração do período entre o momento em que a mesma é induzida a florescer (conforme discutido acima) e o abortamento do ápice meristemático ou então o momento a partir do qual as novas inflorescências formadas apresentam um número reduzido de flores.

Não existe suficiente informação disponível sobre a relação entre o desenvolvimento vegetativo e o desenvolvimento reprodutivo da alfafa. É de se esperar que certos componentes, notadamente o número de inflorescências por haste e o número de flores por inflorescência, tenham relação com a biomassa produzida até o início do florescimento, como foi demonstrado para numerosas espécies, tais como o centeio (Gallagher & Biscoe, 1978), a soja (Pigeaire, 1984) e o arroz (Dürr, 1984), entre outros. Trata-se, na verdade, de uma variável intermediária para explicar a influência dos fatores e condições do meio sobre um determinado componente. Para os componentes acima mencionados, é sobretudo a condição dos captadores de energia luminosa (área

foliar e teor de clorofila), o fator mais determinante, uma vez que determina o fluxo de assimilados disponíveis no momento da iniciação da inflorescência e no período seguinte, durante o qual se define o número de flores por inflorescência.

Com relação à influência mais direta do meio, o comprimento do dia pode ter efeitos importantes sobre o florescimento, agindo sobre a proporção de hastes induzidas a florescer e sobre a velocidade de surgimento das inflorescências (Nitler & Kenny, 1964; Guy *et al.*, 1971). Ainda que o efeito seja sobretudo fotoperiódico, a ação sobre a velocidade de crescimento da planta pode ter conseqüências sobre a formação do aparato reprodutivo: o efeito depressivo das baixas intensidades luminosas sendo, provavelmente, uma conseqüência direta da redução do vigor da planta (Christian, 1977).

As temperaturas elevadas podem conduzir ao aumento do número de inflorescências por planta, mas determinam uma redução no número de flores formadas por inflorescência (Guy *et al.*, 1971). Por outro lado, Dotzenko *et al.* (1967) verificaram redução de vários componentes do rendimento de sementes da alfafa – entre os quais o número de inflorescências e de flores por racemo – quando as temperaturas foram altas até o estágio de botão floral. Mas, as temperaturas elevadas após o florescimento determinaram um aumento no rendimento de sementes. Um outro fenômeno associado à temperatura foi relatado por Roberts & Struckmeyer (1939), os quais associaram a queda de flores durante o florescimento a altas temperaturas.

Assim como para outras espécies, como por exemplo, a ervilha, a iniciação dos órgãos florais é simultânea com o desenvolvimento do fitômero

que lhe deu origem. O efeito da intensidade luminosa e da concentração de CO₂, fatores determinantes da fotossíntese, sugere uma relação entre o número de flores por inflorescências e a quantidade de assimilados alocados ao ápice meristemático no momento de sua iniciação. Hole & Hardwick (1976) e Hole (1977) verificaram uma alta correlação entre o número de flores por inflorescência e a quantidade de carboidratos solúveis presentes na planta no florescimento.

Ao contrário do que ocorre nas plantas anuais com crescimento determinado, na alfafa existirá sempre o confundimento das etapas reprodutiva e vegetativa. Por esta razão, as relações com o vigor da planta, sobretudo após indução floral, nem sempre são muito coerentes. Assim, Tysdal (1946) estudando o efeito da umidade do solo e das interações com a densidade de plantas, verificou uma correlação inversa entre produção de forragem e produção de sementes.

Se, por um lado, o estresse hídrico pode diminuir o número de flores por inflorescência e o número de inflorescências (Grandfield, 1945; Tysdal, 1946), por outro lado, o rendimento de sementes é favorecido pela manutenção do potencial da água no solo entre -2 e -8 bar após o estágio botão floral (Taylor *et al.*, 1959). Isto pode ser devido a uma restrição na emissão de ramificações ou mesmo de hastes tardias que poderiam representar uma demanda adicional de C e N numa época de forte demanda para o enchimento das sementes. Peyremort (1987) invoca também razões de competição intra-planta e propõe a manutenção de uma razão ETR/ET_m da ordem de 0,7 a 0,8 a partir do início do estágio botão floral, como forma de reduzir a emissão de

novas hastes e assim reduzir a competição. Para Steiner *et al.* (1992) a resposta à irrigação depende da idade da cultura : para uma cultura no ano de implantação, a reposição de 40, 70 ou 100% da evapotranspiração acumulada (ETc) cada vez que o consumo ultrapassava 75 mm, provocou reduções no rendimento de sementes tão mais importantes quanto mais elevada era a reposição de água. Para os dois anos seguintes o rendimento máximo foi obtido com uma reposição de 70% da ETc.

Vê-se, portanto, que as condições do meio que determinam o vigor das plantas favorecem, também os componentes número de inflorescências por haste e número de flores por inflorescência. De fato, Grandfield (1945) verificou que o número de inflorescências por planta aumentava cinco vezes numa condição de não limitação hídrica e alto nível de reservas em carboidratos solúveis, comparado a uma condição em que as plantas tinham baixo nível de reservas e a disponibilidade hídrica era limitante. Mas o autor não menciona o número de hastes por planta e, assim, não é possível saber qual a parte do aumento que foi devida ao maior número de inflorescências por haste e qual parte foi devida ao aumento no número de hastes por planta. O componente número de flores por inflorescência também foi beneficiado, passando de 12 a 16 flores por inflorescência na condição não limitante. Parece, ao menos para os componentes em questão, que a emissão de um maior número de hastes por planta pode reduzir a disponibilidade de assimilados para a parte reprodutiva e que, nestas condições, uma disponibilidade elevada de carboidratos de reserva pode ser importante. Ao contrário, ao menos para a formação dos legumes e das sementes, parece que

estas reservas não têm participação, e podem constituir um ponto de demanda competitivo (Genter, 1995).

2.6 A formação do rendimento potencial e sua realização

Uma vez que as condições do ambiente (fotoperíodo e temperatura) sejam adequadas para a indução e iniciação floral, é a condição fisiológica da planta que determina o número de óvulos por flor e, por conseqüência, o número de óvulos por área, ou seja, o rendimento potencial de sementes. A realização deste potencial continua dependente do meio, mas depende igualmente da própria condição da planta.

O desenvolvimento de uma semente começa pela fecundação e cessa com a maturidade fisiológica, que corresponde à ruptura das relações com a planta mãe (Dure, 1975). A existência de um período crítico no desenvolvimento da semente tem sido estudado há muito tempo para um grande número de leguminosas (Dure, 1975) e para muitas outras espécies como por exemplo o trigo (*Triticum aestivum* L.) (Jonard & Odent, 1967), trevo branco (*Trifolium repens* L.) (Hyde, 1950), azevém perene (*Lolium perenne* L.) (Hyde *et al.*, 1959) e até mesmo para a alfafa (Kowithayakorn & Hill, 1982). No entanto, o primeiro autor a identificar claramente os limites de um estágio a partir do qual uma semente não pode mais abortar, ou seja, não depende mais da planta mãe, foi Pigeaire (1984), com soja. Tal estágio foi também bem determinado em outras plantas como a colza (Leterme, 1985), a ervilha (Pigeaire, 1986) e a alfafa (Genter, 1995). Este estágio limite do abortamento (ELA) representa a passagem do período de divisão celular ao período de

expansão celular. Durante o primeiro período - da fecundação ao ELA - a atividade mitótica é intensa, o teor em água é estável e o acúmulo de matéria seca é baixo. Durante o segundo período - do ELA à maturidade fisiológica - o número de células é constante, o teor em água decresce e o acúmulo de matéria seca é função linear do tempo térmico. O tamanho da semente, o teor em água e, em menor importância, a idade, são critérios para caracterizar o ELA. Na ervilha, este momento corresponde a cerca de 270 graus-dia após a fecundação e, mais precisamente a um teor em água de $0,85\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (Ney *et al.*, 1993). Para a colza, Leterme (1985) determinou que este estágio ocorre a cerca 300 graus-dia após a fecundação. Em alfafa, Genter (1995) determinou que o ELA ocorre a 450 graus-dias, o que corresponde ao final da « lag phase » e início da fase linear do aumento de peso da semente, coincidente com o final da fase de formação das espiras do legume.

De acordo com Dattée (1972), Demarly & Chesneaux (1966) e Gartner & Davies (1966) o número de sementes por legume não está correlacionado ao número de óvulos. Por esta razão Sayers & Murphy (1966) consideram que a aptidão dos óvulos a se desenvolverem após a fecundação é a principal causa dos baixos níveis de fertilidade. As variáveis ou condições explicativas do número de sementes por legume geralmente são de ordem genética, climática, trófica e hormonal.

2.6.1. Variáveis de ordem genética

A polinização da alfafa é alógama e entomófila. Após o «tripping » as peças sexuais da flor se abatem sobre o dorso do inseto, sobre o qual se

encontra pólen de outras flores. O choque do estilete provoca a ruptura do estigma, que é a primeira barreira para a autopolinização, uma vez que esta membrana, em geral, somente se rompe por efeito físico. Uma vez que o autopolen e o alopolen se encontram sobre o estigma, os óvulos exercem uma atratividade preferencial para o alopolen, através de um sistema de reconhecimento entre o tubo polínico e a parede do estilete. Esta atratividade ovular seria dependente da distância genética entre o esporófito e o gametófito macho. Este sistema de reconhecimento ligado à estrutura genética do polen reforça as barreiras mecânicas para a autopolinização. Desta forma, em condições naturais, logo que o autopolen e o alopolen se encontram em competição sobre o estigma, o alopolen, cuja velocidade de alongação do tubo polínico é maior, assegura o essencial da fecundação (Abdelkefi, 1980). Entretanto, esta característica de auto-incompatibilidade do pólen é variável e, em certos casos, pode ocorrer autofecundação (Dattée, 1974). Segundo este autor, outros fatores tais como a umidade relativa do ar, a temperatura e a irradiância, dos quais se conhece pouco os mecanismos, podem modificar o grau de auto-incompatibilidade. O fenômeno da auto-incompatibilidade, descrito em numerosas leguminosas, pode também se expressar, desde que não haja muita competição entre auto e alopólen, em função de um baixo número de plantas vizinhas, ou quando o vetor de fecundação cruzada é ausente. No entanto, estudos de freqüência de formação de legumes e de sementes por legume, mostraram que a autofecundação produz resultados irregulares e muito inferiores ao cruzamento, o que é devido, sobretudo, a uma importante taxa de aborto logo após a fecundação (Sayers & Murphy, 1966 ; Dattée,

1972). Uma pequena distância genética pode, igualmente, agir sobre a velocidade e a capacidade de extensão do tubo polínico prejudicando a fecundação (Rice *et al.*, 1970). Por esta razão, a maioria das cultivares sintéticas de alfafa francesas são compostos a partir de um grande número de progenitores (Guy & Dattée, 1981).

2.6.2. Variáveis climáticas

Nem todas as flores são potencialmente férteis, por razões morfológicas (Hill, 1990, citado por Hampton, 1991), genéticas (Elgersma, 1985) ou por danos por pragas (Johnston, 1960). Mas, é o ambiente que mais influencia a taxa de polinização e fertilização, através de efeitos no comportamento e na duração da antese, produção e fertilidade do pólen, atividade e eficiência dos polinizadores e fertilidade do pólen (Elgersma, 1985). Blondon *et al.*(1979) demonstraram, em fitotron, que a fertilidade do pólen da alfafa aumenta quando a temperatura do ar passa de 17 a 27 °C, resultando em maior número de sementes por legume.

Por outro lado, Jeuffroy (1991) demonstrou que uma curta exposição das plantas a uma temperatura de 31°C determinou uma redução do número de grãos nos legumes mais jovens de ervilha

Um estresse hídrico afeta o número de grãos por legume e o peso médio da semente de alfafa (Fick *et al.*, 1988).

2.6.3. Condição trófica

A hipótese trófica é validada por um grande número de resultados experimentais com diferentes espécies. Assim, uma redução na taxa de abortamento é obtida assim que a relação demanda/fonte diminui durante a etapa reprodutiva. O aumento da intensidade luminosa (Heindl & Brun, 1983 com soja e Turc, 1988 com ervilha), e o aumento na concentração do CO₂ atmosférico (Hardman & Brun, 1971 com soja), permitem reduzir o abortamento de órgãos reprodutivos. Inversamente, sempre com soja, o sombreamento (Shou *et al.*, 1978) ou a desfolha (Heitholt *et al.*, 1986a), diminuem o número de grãos produzidos por planta, devido ao aumento na frequência de abortamento.

Com tomate (*Lycopersicon sculentum* L.), a hipótese trófica permitiu explicar os numerosos abortos que ocorrem sobre a primeira inflorescência, em condições de baixa luminosidade, através da eliminação do simpódio primário em início de crescimento (Atherton & Harris, 1986).

Em ervilha, o efeito do sombreamento sobre a taxa de aborto é nulo se ele ocorre durante a etapa estritamente vegetativa (Meadley & Milbourn, 1970). Isto significa que as condições ambientais durante a fase de formação dos legumes e dos grãos são mais importantes do que aquelas que ocorreram antes do início do florescimento. Já Bouniols *et al.* (1981) relatam que, na soja, uma carência em nitrogênio, ocorrida antes da floração ou durante a formação dos legumes, aumentou a taxa de aborto e reduziu o número de órgãos frutíferos formados. Por outro lado, uma nutrição rica em nitrogênio durante a floração diminuiu a taxa de aborto (Bredevan *et al.*, 1978).

2.6.4. Condição hormonal

As variáveis que acabamos de citar não explicam jamais todos os abortamentos observados. Por esta razão, muitos autores são levados a colocar em causa o fator hormonal, postulando que a emissão de um sinal bioquímico pelos legumes já bem formados, e seu transporte até as flores e aos legumes jovens menos desenvolvidos, induziriam seu abortamento (Summerfield & Wien, 1980 ; Heitholt *et al.*, 1986b). Entretanto, as análises de substâncias hormonais nos órgão abortados jamais permitiram estabelecer relações entre a concentração de hormônios e os abortamentos (Quebedaux *et al.*, 1976 ; Yarrow *et al.*, 1984). Entretanto, Huff & Dybing (1980) constataram que, na soja, algumas flores fecundadas e ainda muito jovens abortaram, ainda que sua demanda em assimilados tenha sido muito pequena. Esses autores concluem que tais abortos não podem ser explicados por insuficiência de elementos nutritivos. Desta forma, o indicador biomassa é, sem dúvida, insuficiente para caracterizar a necessidade em nutrientes e Ruget (1981) demonstrou, por exemplo, que para o milho ocorre um pico respiratório muito forte da planta por ocasião da morfogênese floral.

A intervenção destes dois mecanismos sobre o abortamento de flores parece indiscutível. A compreensão dos fatores e condições que atuam sobre os abortamentos é essencial para a análise do determinismo do número de grãos.

2.6.5. Determinismo do peso de uma semente

O crescimento de uma semente é um fenômeno representado de maneira descontínua composta por três etapas distintas : 1) divisões celulares ; 2) expansão celular ; 3) dessecação. A etapa de divisão celular, chamada « lag-phase » (Egli *et al.*, 1981 ; Ney *et al.*, 1993) corresponde ao estabelecimento do número de células. Este número de células controla, durante o processo de expansão, a velocidade de crescimento do grão, isto é, o fluxo de reservas direcionado para seu enchimento (Munier-Jolain, 1994).

O número de células observadas no início do enchimento do grão depende, ao mesmo tempo, da velocidade das divisões celulares e da duração da “lag-fase”, durante a qual estas divisões ocorrem (Guldan & Brun, 1985). Numerosos resultados experimentais têm demonstrado que a velocidade de divisão celular é sensível às condições ambientais (Jones *et al.*, 1984; Ouattar *et al.*, 1987a; Singh & Jenner, 1984). Entretanto, o estudo da velocidade das divisões celulares é extremamente difícil de realizar *in situ* sobre plantas de florescimento indeterminado e as modificações de velocidade não dependem unicamente de alterações nas condições de crescimento, mas também da interação ambiente-abortamento (Ney *et al.*, 1993).

No início da etapa de divisão celular, a velocidade de crescimento é relativamente estável e não é afetada pelas condições do meio, como deficiência hídrica (Ouattar *et al.*, 1987a), temperaturas excessivamente elevadas (Jones *et al.*, 1984) ou desfolha (Jones & Simmons, 1981), contrariamente à duração da etapa de enchimento do grão, que é reduzida. Entretanto, outros autores não chegam às mesmas conclusões, como Egli *et al.*

(1985; 1989), Meckel *et al.* (1984) e Westgate *et al.* (1989). Isto demonstra a dificuldade de colocar em evidência os fatores que influenciam os parâmetros relacionados ao enchimento do grão nas plantas de florescimento indeterminado, nas quais coexistem órgãos reprodutores em estágio de desenvolvimento diferentes e onde, além do mais, intervêm mecanismos de regulação da velocidade de crescimento e de regulação do número de grãos a desenvolver, via abortamento (Fleury, 1994).

Além do mais, a remobilização de reservas transitórias pode tamponar totalmente, ou ao menos em parte, o efeito temporário de uma redução na oferta de assimilados a partir da fotossíntese (Fleury, 1991). Assim, por exemplo, na soja, a parede do legume exerce este papel tampão na manutenção da velocidade de enchimento do grão em condições de nutrição limitantes (Fader & Koller, 1985).

A maior parte dos trabalhos dá interpretações de ordem trófica, que supõem um perfeito controle da fecundação, o que constitui uma outra condição limitante, e admite a validade geral do modelo de relação fonte-demanda.

2.7. Generalidades sobre o conceito fonte-demanda

2.7.1. Definições

O conceito fonte-demanda (Watson, 1971) repousa sobre as relações tróficas entre órgãos produtores de assimilados – as fontes – e os órgãos consumidores – as demandas, ou drenos.

Segundo Watson (1971), uma demanda pode ser caracterizada por:

- sua força de demanda “sink strength”, definida como a velocidade de crescimento dos órgãos de demanda por unidade de superfície, quando o fornecimento de fotoassimilados pela planta não é limitante.
- sua capacidade de demanda “sink capacity”, definida como a integral da força de demanda sobre o período de transferência dos fotoassimilados, uma vez que o final deste período é devido a fatores internos aos órgãos de demanda, para uma quantidade de assimilados não limitante.

Este modelo fonte-demanda estipula que as transferências de assimilados das fontes até um órgão de demanda estão sob a dependência, ao mesmo tempo, da atividade das fontes mas também daquela das demandas. A atividade das fontes é reduzida logo que a quantidade de assimilados produzidos é superior à capacidade de utilização da planta (órgãos em crescimento e/ou acumulação de reservas). Inversamente, o aumento da demanda dos órgãos em crescimento provoca um aumento da atividade das fontes. A quantidade de assimilados destinados a um órgão é função de sua força de demanda. Uma vez que a oferta em assimilados é inferior à demanda, os assimilados são repartidos entre os órgãos, independentemente de suas respectivas forças de demanda (Thorne, 1971; Watson, 1971).

Numerosos trabalhos demonstram a existência de uma regulação complexa da alocação dos assimilados. A quantidade e o local de exportação de assimilados não são apenas controlados pelo fornecimento pelas fontes e pela demanda dos órgãos em desenvolvimento mas, igualmente, por fatores do ambiente (Wardlaw, 1976).

2.7.2. Fatores internos influenciando a alocação de biomassa

A ação do meio sobre a repartição da biomassa entre partes subterrâneas e aéreas resulta da interação de vários fatores, mas sobretudo da disponibilidade hídrica, da intensidade luminosa, e da disponibilidade de nitrogênio

Na alfafa, em condições controladas, trabalhos com ^{14}C demonstraram que um estresse hídrico provoca um movimento de assimilados para as raízes, assim como um aumento na quantidade de carboidratos solúveis. O estresse diminui a relação entre a biomassa da parte aérea e parte subterrânea (BMA/BMS), através de seu efeito sobre a parte aérea (Hall & Larson, 1982 ; Morales *et al.*, 1997). Em condição de campo, a diminuição da biomassa aérea é acompanhada de um aumento da parte radical (Durand *et al.*, 1989). Estas respostas ao déficit hídrico devem ser consideradas com relação à intensidade do estresse, que deve variar de um trabalho a outro.

Toda modificação da atividade fotossintética total da planta, tanto causada pela quantidade de radiação incidente como por uma redução da superfície foliar (desfolha), tem repercussão sobre a repartição da nova biomassa sintetizada. Este tipo de estresse privilegia o crescimento da parte aérea e determina um aumento da relação BMA/BMS. Este fenômeno tem sido observado tanto para plantas de alfafa submetidas a uma diminuição da intensidade luminosa (Gist & Mott, 1957), como para plantas de azevém submetido a uma desfolha ou sombreamento (Hunt, 1975; Evans, 1971).

Uma redução na quantidade de fotoassimilados fornecidos pode induzir uma modificação de sua repartição, com uma orientação preferencial

para os órgãos em crescimento rápido (Wardlaw, 1976). Assim, no trigo, um sombreamento das folhas aumenta sensivelmente a proporção de carbono assimilado pela última folha às raízes e aos perfilhos mais jovens.

Sob efeito de um estresse de carbono, a planta favorece o crescimento aéreo a fim de reequilibrar a diminuição na proporção de carboidratos em relação ao suprimento de minerais, a qual diminui. Segundo Davidson (1969) e Davidson *et al.* (1990) este mecanismo corresponde a um "equilíbrio funcional" estabelecido com base na proporcionalidade entre o tamanho e a atividade das partes aéreas e o tamanho e a atividade das raízes (que alimenta em água e minerais). A atividade relativa de um compartimento, em relação ao carbono ou ao nitrogênio, é definida pela sua atividade fisiológica por unidade de massa deste compartimento. Esta relação sugere que a atividade fotossintética é proporcional à atividade de absorção de elementos minerais e que a planta realiza este equilíbrio ajustando as biomassas relativas da parte aérea e da parte radical. Este equilíbrio se traduz por uma relação BMA/BMS constante para um dado meio, se a relação das atividades relativas for constante. Se o meio varia, o modo de crescimento será modificado buscando um novo equilíbrio para adaptação ao meio (Brouwer, 1962).

Entretanto, pode-se pensar que este efeito é muito mais uma consequência de uma demanda relativa dos diferentes órgãos e de suas posições em termos de roteiro dos assimilados carbonados, do que propriamente da manutenção de um equilíbrio. As condições que favorecem os

órgãos inferiores são, também, aquelas que reduzem as necessidades de crescimento dos órgãos superiores.

Existem poucos trabalhos sobre o papel do nitrogênio no desenvolvimento de leguminosas, uma vez que o problema de deficiência nitrogenada, normalmente não é considerado, tendo em vista a fixação simbiótica. Sabe-se, no entanto, que uma deficiência de nitrogênio conduz a uma diminuição na concentração deste elemento na planta e a um acúmulo de açúcares solúveis (Bloom *et al.*, 1985) que favorece o crescimento radical (Brower & De Witt, 1969; Caloin & Yu, 1984; Lemaire *et al.*, 1985), o que permite um reequilíbrio entre compostos nitrogenados e carbônicos: a relação BMA/BMS diminui. Inversamente, após um aumento na disponibilidade de N, aquela relação aumenta, essencialmente devido a um aumento considerável da biomassa aérea (Brower, 1962).

Uma carência de nitrogênio induz, na soja, uma redução na quantidade de assimilados exportados e de sua velocidade de transferência e estes são destinados preferencialmente para as raízes (Grima-Pettenati *et al.*, 1987)

2.7.3. Aplicação do modelo fonte-demanda à análise do funcionamento da alfafa

2.7.3.1. Cinética do C e do N entre a parte radical e a parte aérea

a. Diminuição das reservas de C após um corte

Comumente, se observa um decréscimo no peso da raiz no início do rebrote após um corte (Demarly, 1957; Leach, 1968; Khaity e Lemaire, 1992).

Esta perda de peso corresponde à diminuição dos carboidratos não estruturais da raiz pivotante e da coroa da alfafa (Smith & Silva, 1969; Constable, 1977; Vance & Heichel, 1979; Cralle & Heichel, 1985; Rapoport & Travis, 1984), da mesma forma que azevém perene (Gonzalez *et al.*, 1989). Dobrenz & Massengale (1966) descreveram a evolução das diferentes formas de carboidratos na raiz ao longo de duas a três semanas após o corte. Neste período, o amido passou de 20 a 15%, enquanto o teor de açúcares solúveis (sacarose, glicose, frutose) manteve-se relativamente estável, em cerca de 8%, 4% e 3%, respectivamente..

Esta diminuição tem sido geralmente interpretada, por um lado, como uma remobilização das reservas de carbono das raízes para os tecidos aéreos em formação (Dobrenz & Massengale, 1966; Nelson & Smith, 1968 b; Volenec, 1986) e, de outro lado, como consequência da respiração de manutenção do sistema radical (Hodkinson, 1969, 1970). Os açúcares solúveis representam os principais açúcares intermediários do metabolismo carbônico: sua estabilidade é, sobretudo, dinâmica, conforme já discutido anteriormente, com base nos trabalhos de Davidson *et al.* (1990) com trevo branco e de Khaity & Lemaire (1992) e Ta *et al.*, (1970), com alfafa.

b. Reconstituição das reservas de C durante o rebrote

As experiências de Dufour *et al.* (1989) com ^{14}C , demonstraram que apenas 4% da radiatividade é exportada durante o período de rebrota e que esta exportação chegou, no máximo, a 20% ao fim deste período. As raízes receberam cerca de 12% da radioatividade, o que permite recuperar o nível de

reservas precedente ao corte em cerca de duas semanas após o início do rebrote (Woodward & Sheehy, 1979; Caldwell *et al.*, 1984). Em conseqüência, a partir deste momento as raízes e a coroa se comportam como locais de armazenamento de reservas em carboidratos (Dufour *et al.*, 1989).

Contrariamente à maioria das espécies que exportam preferencialmente o carbono para as raízes a partir das folhas inferiores da planta (Pate, 1966; Ryle, 1970, Ryle & Powell, 1972), Cralle & Heichel (1985) demonstraram através do uso de ^{14}C que, na alfafa, tanto as folhas superiores como as inferiores tem a mesma capacidade de direcionar o C assimilado para as raízes e nódulos, mesmo com um gradiente de distância de 17 cm entre a fonte e o dreno. Este fenômeno ocorre igualmente com trevo branco e trevo vermelho (Ryle *et al.*, 1981a, 1981b) e, segundo Cralle & Heichel (1985) e Cralle *et al.* (1987), isto reflete uma adaptação das leguminosas perenes para assegurar que as raízes, que asseguram a perenidade da planta, sejam o local de armazenamento destas reservas. Uma segunda razão para esta particularidade pode estar relacionada com a distribuição da superfície foliar, uma vez que, num dossel denso, a área foliar do estrato inferior é bastante reduzida, em função do sombreamento exercido pelas folhas superiores. Em conseqüência, segundo os últimos autores, este estrato fixa pouco carbono e a utilização dos assimilados produzidos pelas folhas superiores pode corresponder a uma adaptação da planta para fornecer carbono às raízes e nódulos. De qualquer forma, os autores ainda sinalizam que a translocação do ^{14}C das folhas do estrato inferior é mais completa, mas se processa de forma mais lenta do que nas folhas do estrato superior.

Em resumo, a diminuição do peso de raízes ao longo dos primeiros dias de rebrota, resulta, principalmente, de perdas respiratórias e apenas uma pequena parte dos carboidratos de reserva é mobilizada para o crescimento aéreo. Duas semanas após o início do rebrote, as reservas radicais recuperam seu nível precedente, a partir das exportações da parte aérea. Após isto, o pivô e a coroa se comportam como órgãos de demanda de assimilados.

c. Natureza das reservas de C da raiz

Uma experiência com ^{14}C realizada por Morot-Gaudry *et al.* (1987) mostrou que ao final de 8 dias, 60% do carbono marcado foi recuperado na fração açúcar solúvel das raízes. Quarenta a 90% do C marcado desta fração solúvel corresponde a moléculas hidroalcoólicas (glicídios livres + ácidos orgânicos + aminoácidos).

Os fotoassimilados são transportados essencialmente sob a forma de sacarose, que é a forma principal de transporte nas leguminosas. Dos glicídios livres, a sacarose é a molécula que mais apresenta o carbono marcado (80 a 90%).

Os ácidos orgânicos, dos quais os mais representativos são o malato, o citrato e o fumarato, representam 10 a 30% do carbono marcado na fração solúvel. Finalmente, os aminoácidos, entre os quais o ácido glutâmico é o mais importante, não representam mais do que 1 a 5% do carbono marcado da fração solúvel.

O amido constitui a principal forma de estocagem de carboidratos na raiz da alfafa. Esta forma de açúcar, do qual o teor varia entre 20 a 30 mg/g de matéria seca, representa 50% da fração de açúcares insolúveis.

d. Alocação de carbono aos nódulos

Quando se discute o balanço geral de carbono entre a parte aérea e subterrânea, muitos autores têm demonstrado que os nódulos, como contrapartida de sua função de fonte de nitrogênio, são pontos de considerável demanda de carbono. Na soja, por exemplo, Warembourg *et al.* (1984) relataram que os nódulos consomem entre 3 a 5% da fotossíntese líquida diária entre o 50^o e o 100^o dia após a emergência. No início do florescimento, quando a fotossíntese é máxima, somente o custo energético da redução do nitrogênio é da mesma ordem de grandeza que a quantidade de carbono incorporado em todo o sistema radical (2,5 a 7 mg de CO₂ por mg de N fixado).

O início da nodulação é variável entre as espécies mas ocorre mais freqüentemente no momento em que a atividade nitrato-redutase total (NRT) está no seu máximo. Posteriormente, a fixação aumenta com a fotossíntese global enquanto a NRT diminui (Herridge & Pate, 1977).

Na ervilha, assim como em muitas outras leguminosas produtoras de grãos, a fixação começa a diminuir desde o início do enchimento dos grãos. Esta diminuição é geralmente interpretada como conseqüência da competição por carbono exercida pelos legumes em enchimento de grão (Hardy & Havelka, 1975; Latimore *et al.*, 1977) e por uma diminuição na oferta como conseqüência da senescência de folhas, cujos compostos solúveis são

remobilizados para os grãos (Sinclair e De Witt, 1976; Pate & Minchin, 1980; Denison & Sinclair, 1985).

Na alfafa, até a floração, a fixação do N e assimilação do C seguem o mesmo padrão das leguminosas produtoras de grãos. No entanto, a fixação começa a diminuir desde o início do florescimento, ou seja, muito mais precocemente (Wéry, 1987). Isto foi igualmente observado em alfafa cultivada em condições controladas (Soussana, 1986), em trevo branco (Vessey & Patriquin, 1984) e em trevo vermelho (Fernandez, 1984). Neste caso, não se pode evocar a competição exercida pelos grãos, mas sim com outras partes da planta, como jovens rebrotes basilares ou as ramificações em início de crescimento, conforme evoca Wéry (1987).

Em condições de planta isolada, a hipótese da existência de demandas complementares mais competidores do que os nódulos, é um efeito provável. Esta diferença de comportamento da fixação é observada na alfafa e nos trevos branco e vermelho, ou seja, em plantas perenes que acumulam suas reservas seja na raiz pivotante seja no estolão. Por conseqüência, é possível imaginar que estas reservas deveriam ser capazes de tamponar a diminuição da alocação a partir da fotossíntese atual para os nódulos, a menos, evidentemente, que estes órgãos funcionem como drenos competitivos com os nódulos, por assimilados carbônicos (Genter, 1995).

e. Cinética do nitrogênio entre o pivô e a parte aérea

O início do rebrote é caracterizado por uma baixa utilização de N externo, significando que o crescimento inicial da parte aérea é muito

dependente de N endógeno. Ta *et al.* (1990) colocaram pela primeira vez em evidência a translocação direta de N endógeno durante o rebrote, da raiz para a parte aérea. Posteriormente, os trabalhos de Kim *et al.* (1991) caracterizaram este comportamento, utilizando plantas cultivadas em meio hidropônico com ^{15}N . Esses autores verificaram que o teor de N das hastes e folhas em crescimento aumenta em função da remobilização proveniente das raízes laterais e do pivô, os quais se comportam como órgãos fonte. Esta remobilização atinge um platô após 10 dias de rebrote, senso que, até este momento, a quase totalidade do nitrogênio da parte aérea provém do nitrogênio endógeno das raízes e bases das hastes (coroa). A forma amídica (glutamina e L-asparagina) é a mais facilmente mobilizada, enquanto que a forma protéica constitui a forma mais importante de estocagem. As raízes laterais e o pivô apresentam o mesmo afluxo de nitrogênio proveniente das proteínas, o que sugere que esta forma de estocagem está presente tanto no pivô como nas raízes laterais. Neste sentido, Ourry *et al.* (1990) também verificaram em azevém perene, que a mobilização de amino-ácidos livres e proteínas provenientes das raízes e da base dos colmos estava associada com uma forte atividade endoproteolítica.

Com relação ao trabalho de Kim *et al.* (1991), nas plantas testemunha (não cortadas) o fluxo de nitrogênio endógeno dos órgãos fonte (folhas e raízes laterais) para os órgãos de demanda (pivô e hastes) foi relativamente baixo. Entretanto, o pivô das plantas cortadas foi o único órgão onde esta retirada de nitrogênio de reserva não foi compensada por um aporte de nitrogênio exógeno. Este fenômeno concomitante de comportamento do

pivô como fonte do nitrogênio endógeno nas plantas testemunha reforça a idéia de que o pivô é um órgão de reserva para nitrogênio. Esta conclusão é igualmente suportada pelo tamanho relativamente importante do pivô das plantas cultivadas a campo durante vários anos. Conforme os mesmos autores, as raízes laterais participam com cerca de 46% do nitrogênio total remobilizado, contra 31% da coroa e apenas 23% do pivô. Entretanto, a transposição destas referências para o caso de plantas em início de florescimento necessita algum cuidado, pois as plantas cultivadas em meio hidropônico, como no caso de Kim *et al.* (1991), desenvolvem um sistema radical relativamente diferente das plantas cultivadas em meio sólido. Naquele caso, o sistema radical apresentou uma forma muito mais fasciculada e a relação raízes laterais/pivô foi relativamente mais importante do que em meio sólido. Neste último caso, as raízes laterais também eram mais finas e, aparentemente, sua função deve ser unicamente de absorção e não de estocagem. Em consequência, no caso de plantas cultivadas em meio sólido, a importância em peso dos órgãos é diferente: o pivô aparece como o órgão mais importante, em relação às raízes laterais e a coroa, o que poderia ter como efeito uma modificação na hierarquia da remobilização do nitrogênio (Genter, 1995).

Como conclusão, a parte radical da alfafa e, particularmente o pivô, se comporta como uma fonte de nitrogênio logo no início do rebrote da parte aérea e, em seguida após esta fase, como um ponto de demanda.

f. Cinética do carbono no interior da parte aérea

A maior parte dos modelos de simulação da elaboração do rendimento considera que os assimilados são prioritariamente alocados aos grãos. Assim, a idéia geralmente admitida é de que, uma vez que as necessidades dos grãos são atendidas, os assimilados excedentes são então distribuídos aos órgãos vegetativos. Nesta linha de pensamento, muitos autores sugerem que a utilização do carbono na planta segue a seguinte prioridade: 1) sobrevivência, 2) reprodução, 3) crescimento dos órgãos presentes, 4) aumento do número de órgãos e, 5) armazenagem como reserva do carbono em excesso, para ser utilizado posteriormente. No entanto, numerosos trabalhos têm demonstrado que a alocação de assimilados segue modelos muito mais complexos. Por exemplo, a quantidade e o local de exportação dos assimilados é controlado não apenas pelo fornecimento dos mesmos pelas fontes e os pontos de demanda, mas igualmente por fatores externos.

As plantas anuais de hábito indeterminado, pela sua estrutura relativamente mais simples, são as mais estudadas. Neste tipo de planta, como o milho, por exemplo, a evolução da parte vegetativa pode ser esquematizada como estando majoritariamente (ou de maneira absoluta como no caso do trigo) dirigida para a reprodução sexuada. À medida em que a evolução da demanda reprodutiva aumenta, os assimilados e as reservas são orientadas para os grãos. No início do enchimento dos grãos (como no caso da soja), a distribuição dos fotoassimilados é modificada pelo aumento da força de demanda das inflorescências. Na soja de hábito determinado, as raízes, que

recebiam 26% do carbono recentemente fixado passam a drenar menos de 13% no florescimento, enquanto que 50 a 70% é transferido aos órgãos reprodutores. (Warembourg *et al.*, 1982). A redução de alocação do carbono às raízes determina uma diminuição progressiva da atividade de redução do acetileno nos nódulos, concomitante com a diminuição da nitrato-redutase, justamente quando a necessidade de nitrogênio dos grãos torna-se mais importante (35 a 40% na soja). Por conseqüência, uma parte do nitrogênio constituinte do aparato vegetativo é remobilizado sob ação da demanda dos grãos. Este mecanismo de remobilização de nitrogênio foliar ligado a processos proteolíticos, determina uma degradação da capacidade fotossintética e uma diminuição das exportações de carbono para os nódulos. Com base nisto, Sinclair & De Witt (1975, 1976) propõem um modelo de « auto-destruição » da planta, uma vez que esta remobilização do nitrogênio do aparato vegetativo determina uma redução importante da fotossíntese e, por conseqüência, uma limitação ao enchimento dos grãos.

3. MATERIAL E MÉTODOS.

3.1. Local

O experimento foi conduzido em casa-de-vegetação no Departamento de Agronomia do Institut National Agronomique Paris-Grignon, Centro de Grignon, Thiverval-Grignon, França.

A escolha de trabalhar em casa de vegetação (Apêndice 1) e com plantas isoladas deveu-se à necessidade de controlar adequadamente as condições meteorológicas e hídricas, assegurando a ausência de qualquer fator capaz de limitar a expressão do crescimento potencial, além da maior facilidade de acesso às plantas para as medidas necessárias

A casa-de-vegetação contava com controle da temperatura máxima (< 24°C) e umidade relativa (60-75%), asseguradas através de circulação de ar forçado através de um sistema de colméia com circulação de água. Uma duração do dia em torno de 14 horas foi mantida através do uso de iluminação suplementar enquanto o fotoperíodo foi inferior a este limite, com lâmpadas de 400 W de vapor de sódio em alta pressão (Gaudillere & Chasles, 1986), colocadas a 1,0 m acima do dossel de plantas.

3.2. Material experimental e condução do experimento.

Utilizou-se, como material experimental, a cultivar Europe, do tipo flamengo, por ser a cultivar mais utilizada na Europa. A cultivar Cinna, do tipo Mediterrâneo (dormência indefinida), foi utilizada para validação dos modelos obtidos com a primeira cultivar.

Foram utilizados vasos plásticos de 3 litros de capacidade, preenchidos com uma mistura de vermiculita (40%), turfa (40%) e argila expandida (20%), mantida à capacidade de campo com uma solução nutritiva preparada com a água da rede hidráulica de Grignon (Tabela 2). Buscando eliminar uma possível variabilidade devida ao funcionamento do rizóbio, as plantas não foram inoculadas e a nutrição nitrogenada foi assegurada via solução nutritiva.

Tabela 2. Solução nutritiva utilizada, preparada com água da rede hidráulica de Grignon, França.

Elemento	Composição da água utilizada	d=1.33	Fertilizante*	Solução padrão de micro-elementos	Total
me/l.....				
N	0,80	4,15	9,64	-	14,60
P ₂ O ₅	-	-	1,52	-	1,52
K ₂ O	-	-	6,37	-	6,37
Ca	5,00	-	-	-	5,00
SO ₄	0,60	-	2,81	-	3,41
Na	0,35	-	-	-	0,35
Mg	0,60	-	1,12	-	1,72
Microelementos.**	traços	-	-	0,05	0,05

* Kanimajor H.

** Composição por litro : Molybdato de amonio (0,5g); ácido bórico (15,0g) ; sulfato de manganês (20,0g) ; sulfato de zinco (10,0g) ; sulfato de cobre (2,5g)

O nível de umidade pretendido foi mantido através da reposição diária da quantidade perdida, estimada por pesagem de cinco vasos, nos quais foi determinado o peso na capacidade de campo, no início do experimento.

Utilizaram-se sementes básicas das duas cultivares, fornecidas pela Estação Experimental de Melhoramento e Fisiologia de Plantas Forrageiras de Luzignan, INRA. Estas sementes foram submetidas a uma triagem por peso, através soprador de sementes tipo South Dakota, reservando-se para a semeadura apenas aquelas que apresentavam um peso médio de 1000 sementes superior a 2,2 g. A semeadura foi realizada em 28/03/1988, com dez sementes por vaso em 45 vasos por cultivar. As sementes foram dispostas igualmente espaçadas sobre o substrato e recobertas com 0,5 cm de terra finamente moída. Imediatamente após a semeadura, cada vaso foi recoberto com um filme plástico transparente para manter o nível de umidade. Este filme foi retirado três dias após, quando a maioria das plântulas havia iniciado a germinação. No início da abertura dos cotilédones, foram mantidas três plântulas por vaso, sendo as demais foram eliminadas. Estas três plântulas foram selecionadas por serem as que apresentavam o maior comprimento e os cotilédones visualmente mais desenvolvidos. Estas foram mantidas até o estágio de quatro folhas completamente expandidas. Neste momento as duas menos desenvolvidas foram eliminadas em 30 vasos. Nos 15 vasos restantes, somente uma planta foi eliminada, restando as duas mais espaçadas entre si. Este procedimento foi adotado com a finalidade de contar com um maior número de repetições para a primeira estimação de biomassa, considerando que não haveria competição entre elas até o momento desta primeira

amostragem. O esquema com o de número plantas amostradas em cada data e o seu estágio de desenvolvimento é apresentado na Tabela 3. Onze plantas foram destinadas ao acompanhamento do desenvolvimento, permitindo uma descrição do crescimento e a estimação do filocrono da haste principal e de cada ramificação primária desde a emergência.

Tabela 3. Esquema das amostragens e efetivos utilizados para a determinação da evolução da biomassa, nas cv. Europe e Cinna de alfafa. Grignon, França, 1988.

Amostragem	data	soma de temperaturas (graus-dia)	Estágio de desenvolvimento	Número de plantas amostradas
1	20/04	540	vegetativo	15
2	28/04	612	vegetativo	8
3	05/05	727	Veget/início botão	7
4	12/05	812	Botão floral	5
5	20/05	992	Início floração	5
6	03/06	1236	Floração	5
7	20/06	1550	Floração plena	5
8	03/08	2308	Primeiros legumes maduros	7

Tendo em vista que o acompanhamento do desenvolvimento deveria se prolongar por todo o período da floração, tomou-se a precaução de assegurar que a falta de polinização das flores nas inflorescências mais antigas não determinariam alguma modificação no desenvolvimento das inflorescências surgidas na seqüência. Considerando que a polinização da alfafa é essencialmente entomófila e alógama, esta foi feita manualmente duas vezes por dia em todas as flores apresentando o estandarte aberto. A técnica utilizada em melhoramento de plantas por Demarly (1963), consiste em provocar a abertura mecânica da flor com a ponta de um estilete, sobre o qual

havia se acumulado pólen de plantas vizinhas. No presente caso, utilizou-se a ponta do dedo pressionando ligeiramente o estandarte da flor pretendida, de modo que na liberação da coluna estaminal esta batia contra o dedo recoberto de pólen das plantas vizinhas, ao mesmo tempo em que espalhava o pólen da flor em questão.

3.2.1. Descrição do crescimento e determinação do filocrono

Nas onze plantas escolhidas ao acaso, realizaram-se contagens semanais do número de folhas da haste principal e de cada uma das ramificações primárias. Estas observações foram feitas desde a emergência até o final da floração (considerada quando as plantas atingiram o estágio primeiros legumes maduros na haste principal e nas ramificações mais desenvolvidas. Considerando que o desenvolvimento completo de uma folha poderia durar vários dias e que as observações seriam semanais, adotou-se uma escala decimal de desenvolvimento foliar, conforme a Figura 6.

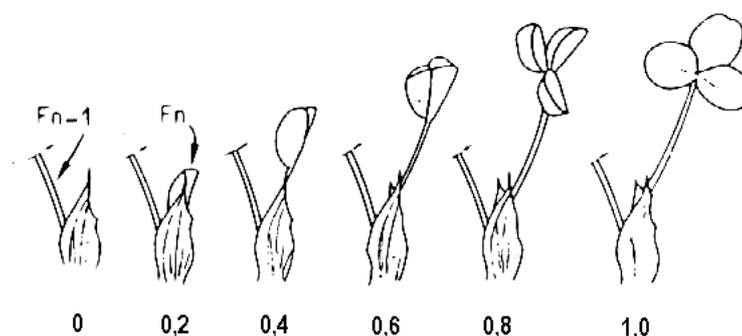


FIGURA 6. Estádios de desenvolvimento de uma folha e sua notação (adaptado de Maitre *et al.*, 1985)

Além do número de folhas, a cada data também era medido o comprimento dos entrenós e o número (ordem) do primeiro nó floral, quando este estava presente. Na última observação as mesmas onze plantas foram utilizadas para avaliar a repartição da biomassa e para a contagem do número de inflorescências e do número de flores de cada inflorescência. O número de flores foi obtido por contagem do número de legumes, do número de flores ainda presentes e mais o número de cicatrizes das flores que haviam caído. Destas onze plantas, sete foram utilizadas para construção do modelo e as outras quatro foram utilizadas para sua validação.

Tanto para a haste principal como para cada uma das ramificações primárias, a notação do número de folhas a cada semana permitiu estabelecer relações entre a soma de temperaturas e o número de folhas acumuladas, permitindo uma descrição do desenvolvimento de cada haste, com base na temperatura.

A velocidade de emissão de fitômeros foi calculada utilizando a noção de filocrono. Este foi calculado, para a haste principal e para cada ramificação, como sendo o inverso do coeficiente angular das regressões lineares obtidas entre a soma térmica acumulada a partir da emergência e o número de folhas surgidas. A soma térmica, que em base diária, também pode ser denominada graus-dia, foi calculada como o somatório da média entre a temperatura máxima e a temperatura mínima diárias (temperatura de base = 0°C).

Tendo em vista a modificação na velocidade de emissão de novos fitômeros, observada a partir do início do florescimento de cada haste (haste

principal ou ramificação), optou-se por calcular filocronos diferentes para as etapas vegetativa e reprodutiva de cada haste. Para a determinação do momento de passagem de uma etapa a outra utilizou-se o método “fitted discontinuous function” (Draper & Smith, 1966). Este método permite, ao mesmo tempo, determinar os coeficientes angulares antes e após a modificação de velocidade, assim como a determinação exata do ponto de ruptura de inclinação (modificação do coeficiente angular). Determina, igualmente, o ponto de intercepção da primeira reta sobre o eixo das ordenadas, estimando assim o momento de surgimento de cada ramificação, em termos de graus-dia. O modelo é definido pela equação:

$$Y = \beta_0 X_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \epsilon \quad (\text{Draper \& Smith, 1966})$$

Onde β_0 é o intercepto da primeira regressão sobre o eixo das ordenadas, β_1 é o ponto de intercepção das duas equações de regressão, expresso em valores de x, β_2 e β_3 são os coeficientes angulares da primeira e segunda regressão, respectivamente.

Para a maioria das hastes o ponto de ruptura de inclinação das regressões (β_1) foi significativo e coincidente com o fitômero correspondente à primeira inflorescência surgida. Tendo em vista que para algumas ramificações o valor de β_1 não foi significativo, o ponto de ruptura foi considerado como aquele em que se observou o primeiro fitômero reprodutivo, portanto, fixando “a priori” o ponto de ruptura. Os valores dos diferentes parâmetros das equações obtidas para a haste principal e cada ramificação primária são apresentados no Apêndice 2.

O filocrono foi calculado, para cada haste, como o inverso do coeficiente angular ($1/b$) da regressão obtida com cada haste das sete plantas, as quais são apresentadas nos Apêndices 3a e 3b.

3.2.2. Velocidade de surgimento das ramificações

O surgimento de cada ramificação foi determinado através de observações semanais mas, também estimado através do método estatístico acima descrito, que permite relacionar o surgimento de cada haste ao acúmulo de graus-dia. No entanto, para fins de modelagem, utilizou-se análise de regressão entre o número de fitômeros da haste principal (HP) e o número de ramificações surgidas. Deste modo, o modelo reflete o efeito da temperatura sobre a HP e os efeitos de coordenação entre a haste e o surgimento de suas ramificações (efeito ontogênico).

3.2.3. Velocidade de surgimento das inflorescências

Tendo em vista que, no caso da maioria das leguminosas de crescimento acropétalo, o surgimento de uma inflorescência ocorre concomitantemente com o desenvolvimento do fitômero que lhe deu origem, a velocidade de surgimento de inflorescências corresponde à velocidade de surgimento de fitômeros na etapa reprodutiva. Portanto, esta velocidade foi representada pelo filocrono da etapa reprodutiva, calculada conforme 3.2.1.

3.2.4. Delimitação do crescimento da haste

Por ocasião da última data de observação, verificou-se que todas as hastes HP e R1 a R3 de todas as plantas apresentavam o ápice meristemático abortado. Como o intervalo entre a penúltima e última observação foi relativamente longo, em termos de graus-dia, e que estes abortamentos não foram percebidos na penúltima avaliação, tornou-se impossível precisar o momento em que o fenômeno ocorreu. De qualquer forma, este fato revela um limite de crescimento de uma haste, cujas razões não foram passíveis de elucidação, mas do qual cabe precisar o comportamento. Por esta razão, optou-se por modelar a paralisação do crescimento daquelas hastes de maior idade, através de regressão entre o número total de fitômeros de cada uma na última observação e o número de ordem desta haste (ordem de surgimento). A variável de entrada é o número de ordem da haste e a variável de saída é o número total de fitômeros ou o número total de inflorescências.

3.2.5. Número de flores por inflorescência

Esta determinação somente foi realizada por ocasião da última data de observação, pois é um tipo de amostragem destrutiva e que necessita ser realizada sob lupa (para a contagem das cicatrizes das flores ausentes). Para cada haste individualmente e em cada uma das onze plantas de cada cultivar, contou-se o número de flores de todas as inflorescências, anotando-se a sua ordem na haste. Este número foi relacionado à ordem da inflorescência e submetido a um estudo de regressão. As regressões para as diferentes hastes que apresentavam o mesmo modelo, foram comparadas entre si quanto à

probabilidade de seus parâmetros serem significativamente diferentes e, em caso contrário, os valores eram agrupados, gerando uma equação única para distintas hastes.

3.2.6. Evolução e repartição da biomassa

Para verificar a coerência entre desenvolvimento e crescimento, amostragens de plantas inteiras foram realizadas, em diferentes ocasiões ao longo do ciclo da planta, de acordo com a Tabela 3.

A cada amostragem, cada planta foi separada em haste principal, ramificações e raízes. Em cada tipo de haste (HP e ramificações) foram separadas, individualmente por planta, as folhas, as hastes e os órgãos florais. Estes componentes foram colocados em estufa com circulação de ar forçada, a 80°C, até peso constante, para obtenção da matéria seca de cada constituinte. Nas quatro primeiras amostragens, as raízes não foram determinadas, uma vez que estas amostragens provinham de plantas crescendo juntamente com outras que deveriam continuar a serem observadas, buscando-se, deste modo, evitar qualquer dano ao sistema radicular das que permaneciam.

Em cada amostragem, o conjunto de folhas (sem o pecíolo) de cada tipo de haste (HP e ramificações) foi medido em planímetro ótico modelo Li-Cor 3100 B, de modo a obter-se a área foliar por haste. Na última amostragem a área de cada folha da haste principal de cada planta foi medida individualmente, com a finalidade de obter-se um perfil de tamanho da folha ao longo da haste. Devido ao pequeno tamanho das primeiras e das últimas folhas, cada folha foi colocada, logo após ser destacada do seu pecíolo, entre

duas transparências e sua medida no planímetro foi repetida cinco vezes, utilizando-se o dado médio, quando o desvio padrão era inferior a 10%, ou repetindo-se o procedimento quando a variação era superior.

O comprimento de cada entrenó medido foi com régua milimetrada, individualmente em cada haste de todas as plantas. Obteve-se, assim, o perfil de comprimento do entrenó para cada tipo de haste.

3.2.7. Tratamento estatístico

As principais variáveis referentes ao desenvolvimento da planta, tais como filocrono, área foliar, número e tamanho de órgãos, foram correlacionadas através de uma matriz de correlações (Apêndice 4) e aquelas mais pertinentes foram analisadas por regressão. Utilizou-se os procedimentos, Proc Cor, Proc Lin e Proc NLin do programa estatístico SAS (SAS Institute, 1988).

3.3. Montagem do modelo e simulações

A partir dos resultados referentes às diferentes hipóteses levantadas e dos submodelos matemáticos obtidos, lançou-se mão da planilha Microsoft Excel®, e suas funções lógicas (IF, OR, TRUE, etc.), tendo em vista tratar-se de um modelo simples com uma única variável de entrada. O modelo tem uma única coluna de entrada (para a variável temperatura média diária) e foi programado para calcular o acúmulo de graus-dia, o acúmulo de fitômeros vegetativos e reprodutivos (que representa, neste caso, o número de inflorescências), a ordem da primeira inflorescência de cada haste, o número

de flores por inflorescência e o acúmulo de flores por haste, assim como os totais de fitômeros, de inflorescências e de flores por planta. Um exemplo da planilha e seus procedimentos pode ser observado no Apêndice 5.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Concepção do modelo de elaboração do número de flores por haste e por planta

O número de flores produzidas por uma haste de alfafa (NF/H) é o resultado do somatório das flores produzidas pela haste principal (HP) e das flores produzidas pelas ramificações (R). Tanto para a HP como para uma R qualquer, o número de flores é o resultado do produto do número de inflorescências (NI) geradas (eixo vertical) pelo número de flores produzidas em cada inflorescência (NF/I) (eixo horizontal). Desta forma,

$$NF / H = \sum_{HP=1}^{R=n} \sum_1^n (NF / I \times NI)$$

Na ausência de limitações hídricas e minerais, é possível estabelecer um modelo simples de crescimento dos eixos verticais a partir da única variável temperatura.

a) para a haste principal:

Conforme a hipótese 1, considerando-se que a velocidade de surgimento dos fitômeros ou seja de entrenós (EN) é constante e, na ausência

de limitações, depende unicamente da temperatura, é possível estimar o número de entrenós de uma haste pela seguinte relação linear :

$$\text{NEN} = b \sum_{t-1}^t \theta \quad (1)$$

onde NEN é o número de fitômeros surgidos até um momento qualquer, o coeficiente b representa a velocidade de geração destes fitômeros e $\sum_{t-1}^t \theta$ representa a soma de temperaturas efetivas ocorridas entre os momentos $t-1$ e t , por exemplo, a partir da emergência até um momento dado.

Considerando a linearidade da relação, a velocidade de geração de entrenós pode então ser estimada pela utilização do conceito de filocrono (φ), calculado como o inverso do coeficiente angular b , ou seja :

$$\varphi = 1/b \quad (1)$$

e a relação (1) pode ser descrita como

$$\text{NEN} = \sum_{t-1}^t \theta / \varphi \quad (2)$$

Se o crescimento na etapa reprodutiva é reduzido, em relação ao crescimento vegetativo (hipótese 1), a relação (2) deve ser rescrita para cada etapa. Na etapa vegetativa:

$$\text{NEN}_v = \sum_{\text{emerg}}^{\text{IF}} \theta / \varphi_v \quad (3)$$

onde NEN_V é o número de fitômeros vegetativos, a soma de temperaturas $\sum \theta$ considerada é limitada entre a emergência a iniciação floral (IF) e φ_V representa o filocrono na etapa vegetativa. Na etapa reprodutiva a relação é descrita por:

$$NEN_R = \sum_{IF}^J \theta / \varphi_R \quad (4)$$

sendo NEN_R o número de fitômeros reprodutivos, a soma de temperaturas sendo considerada a um momento J compreendido entre a iniciação floral (IF) e o final do florescimento da haste principal, enquanto φ_R , representa o filocrono na etapa reprodutiva.

Portanto, deve ser possível, apenas utilizando o acúmulo de temperaturas efetivas ocorridas a partir da emergência, estimar o número total de entrenós (NEN_T) formados até um momento J qualquer, através das relações 3 e 4 pois,

$$\text{se } \sum_{emerg}^J \theta < \sum_{emerg}^{IF} \theta \text{ então, } NEN_T = \sum_{emerg}^{IF} \theta / \varphi_V \quad (5)$$

$$\text{e se } \sum_{emerg}^J \theta > \sum_{emerg}^{IF} \theta \text{ então, } NEN_T = \sum_{emerg}^{IF} \theta / \varphi_V + \sum_{IIF}^J \theta / \varphi_R \quad (6)$$

A questão que se coloca agora é de saber exatamente qual é o momento J de passagem do período vegetativo ao reprodutivo (IF). Conforme a hipótese 2 isto ocorre sempre a uma mesma soma de temperaturas, ou seja, no mesmo fitômero. Para a construção do modelo em questão ou se utiliza os valores da bibliografia (740 a 800 graus-dia) ou seu valor exato deve ser

determinado. No presente caso decidiu-se, num primeiro momento, utilizar o valor médio observado no experimento.

Da mesma forma, para a hipótese 3 (limitação do número total de fitômeros), optou-se pelo valor potencial encontrado no mesmo experimento, tendo em vista a ausência de qualquer referência sobre o tema.

Considerando que, a posição do primeiro fitômero reprodutivo ($1EN_R$) é constante (hipótese 2), assim como o número total de fitômeros - NEN_T (hipótese 3), pode-se então calcular o número potencial de inflorescências (NI) da haste principal num dado momento, a partir da soma de temperaturas após a emergência, tendo em vista que

$$NI = NEN_R$$

e

$$NEN_R = NEN_T - 1EN_R \quad (7)$$

Assim como demonstrado para outras espécies, como por exemplo a ervilha (Turc, 1988), o número de flores por inflorescência (NF/I) é dependente da ordem (OI), ou seja, da posição da mesma na haste principal (hipótese 4). Isto pode ser função de diferenças na taxa de fotossíntese e/ou na prioridade de repartição e remobilização de assimilados durante a determinação do número de flores de cada inflorescência. Considerou-se, então, que

$$NF/I = f OI \quad (8)$$

Sendo que o tipo de função necessita ser determinado.

Uma vez que o número de inflorescências depende da temperatura, via relação (4), pode-se, então expressar o número potencial de flores sobre a HP pela relação

$$NF_{HP} = \sum_1^n NF/l \quad (9)$$

Onde n é o número de ordem da última inflorescência sobre a HP, ou seja, o número potencial de inflorescências até o momento considerado, calculado pela relação (7).

b) para as ramificações

O número potencial de inflorescências nas ramificações depende, por um lado, do número de ramificações existentes e, por outro lado, do número de entrenós floríferos de cada ramificação.

Como o ritmo de surgimento das ramificações é relativamente constante ao longo do ciclo da vegetação, isto corresponde ao ritmo de surgimento dos fitômeros (entrenós) sobre a haste principal, mas defasado de um certo número de filocronos em relação à HP (Guy, 1964; Masle-Meynard & Sebillotte, 1981). Ele depende, então, da variável temperatura por intermédio de sua ação sobre o crescimento da HP (hipótese 5). O número de ramificações emitidas pela HP, a um dado momento, pode então ser estimado por uma relação do tipo

$$NR = -a + \beta NEN_{HP} \quad (10)$$

ou

$$NR = -a + \beta \sum_{emerg}^{IF} \theta \quad (10a)$$

onde, no primeiro caso (10), β representa a relação entre o número de entrenós da HP e o número de ramificações surgidas e, no segundo caso (10a), a relação entre a soma de temperaturas e o número de ramificações. O intercepto « a » é necessariamente negativo pois o surgimento da primeira ramificação somente ocorre após a existência de um certo número de entrenós da HP, ou seja, após um determinada soma de temperaturas depois da emergência.

Considerando a independência de cada ramificação sob o ponto de vista trófico, pode-se então assumir que cada uma delas terá um desenvolvimento similar ao da HP (hipótese 6). Da mesma forma que para a HP, poder-se-á expressar a velocidade de formação dos fitômeros de cada ramificação em função da temperatura (conforme equação 1). Entretanto, se a superfície de captação da energia luminosa é diferente (tamanho das folhas) isto poderá ter conseqüências sobre a velocidade de crescimento. Com efeito, para alfafa, Guy (1964) observou uma certa hierarquia entre a HP e suas ramificações quanto à velocidade de formação dos fitômeros. Assim, conforme o autor, $HP \geq R1 > R2 > R3$ e, ainda que a área dos folíolos não tenha sido medida em função da ordem da ramificação, observações preliminares permitem considerar a hipótese de que a velocidade de desenvolvimento de uma haste qualquer é dependente da superfície foliar formada e que o tamanho

dos folíolos decresce com a ordem da ramificação. Assim, para uma dada ramificação, o coeficiente b da equação (1) passa a ser função da ordem (n) da ramificação:

$$b_{\text{Ram}} = fRn \quad (11)$$

desta forma, cada ramificação deve ter um filocrono diferente, então:

$$\varphi_{\text{RAM}} = 1/b_{\text{RAM}} \quad (11a)$$

Da mesma forma que para a HP, o fenômeno da floração deve igualmente intervir sobre a velocidade de emissão dos fitômeros das ramificações. Assim, as mesmas relações que foram estabelecidas anteriormente para a modificação do filocrono da HP, devem igualmente ser aplicadas para cada ramificação. Por outro lado, se o florescimento se inicia praticamente ao mesmo momento na planta inteira, o primeiro fitômero reprodutivo das diferentes ramificações se situará progressivamente mais baixo, tendo em vista sua iniciação progressivamente mais tardia. Entretanto, se o ritmo de emissão de fitômeros é mais baixo que o ritmo da HP, pode-se esperar que o primeiro nó florífero não seja defasado no tempo, por múltiplo inteiro em relação a HP. Mas, considerando a constância do surgimento e o ritmo de crescimento de cada ramificação, o momento de indução do primeiro nó reprodutivo ($1EN_R$) deve ser passível de modelagem em função da ordem n da ramificação, de tal forma que

$$1EN_R = a - b(OR) \quad (12)$$

onde “a” representa o primeiro fitômero reprodutivo da HP e “OR” a ordem da ramificação.

Tem-se, assim, o primeiro fitômero reprodutivo de cada ramificação e, por meio da soma de temperaturas e do filocrono reprodutivo da ramificação, será possível estimar o seu número de inflorescências a um momento qualquer.

O número de flores por inflorescência de uma ramificação também depende da ordem desta inflorescência sobre a R e deve obedecer à mesma função (9) da HP.

O modelo de estimação do número potencial de flores sobre uma haste e suas ramificações depende então apenas da temperatura. Desta forma um modelo geral de estimação do número total de flores (HP + R) pode então ser construído a partir dos sub-modelos para estimação do número de entrenós reprodutivos (7), o qual depende do número total de entrenós, este dependente da soma de temperaturas (6) e do filocrono de cada haste (1a e 11a).

$$NF = \sum_{HP}^{Rn} \left[\left(\sum_{IF}^J \theta / \varphi_R \right) \times NF/I \right]$$

Conforme descrito em Material e Métodos, os parâmetros dos sub-modelos acima propostos foram obtidos a partir do experimento 1, cujos resultados são a seguir descritos e discutidos.

4.2. Desenvolvimento da planta a partir da semente e obtenção dos parâmetros do modelo

Para esta parte do estudo foram considerados os resultados originados no experimento 1, no qual a condição de planta isolada e ausência de qualquer limitação hídrica ou mineral permitiu considerar o desenvolvimento das plantas como estando no potencial determinado pelas condições de radiação e temperatura.

A fim de melhor compreender os diferentes parâmetros dos submodelos enunciados nas hipóteses intermediárias, serão apresentados separadamente aqueles que determinam o ritmo da morfogênese (filocrono vegetativo e reprodutivo da haste principal e de cada ramificação, e o ritmo de aparecimento das ramificações) e aqueles que resultam nas características arquiteturais ao final do florescimento: comprimento dos entrenós, tamanho e duração da folha, número de fitômeros vegetativos e reprodutivos (inflorescências) por haste – haste principal e ramificações - , número de ramificações primárias por haste principal, ordem do primeiro nó floral, número de flores por inflorescência e número de flores por haste. As relações alométricas que resultam da morfogênese e do acúmulo de biomassa serão analisadas para explicar os parâmetros gerados e, finalmente, com os parâmetros acima descritos, será construído o modelo de elaboração da produção de flores por planta, testado e validado para a condição potencial da planta, isto é, modulado em função da única variável temperatura.

4.2.1. Dinâmica do desenvolvimento

4.2.1.1. Desenvolvimento da haste principal e das ramificações

Na emergência, observou-se a formação de uma haste principal, constituída de uma sucessão de fitômeros, caracterizados por folhas com número e tamanho de folíolos diferentes. A primeira folha é unifoliolada e as seguintes são trifolioladas, com tamanho crescente até o último fitômero vegetativo e reduzindo-se progressivamente nos fitômeros reprodutivos seguintes, até que as últimas apresentem uma área extremamente reduzida e, freqüentemente, com ausência de um ou dois folíolos. A Figura 6 ilustra esta variabilidade. Reproduziu-se, assim, as observações de Guy (1964), Arnault (1969) e Durand (1987), os quais encontraram a mesma estrutura geral para plantas de alfafa originárias da semente.

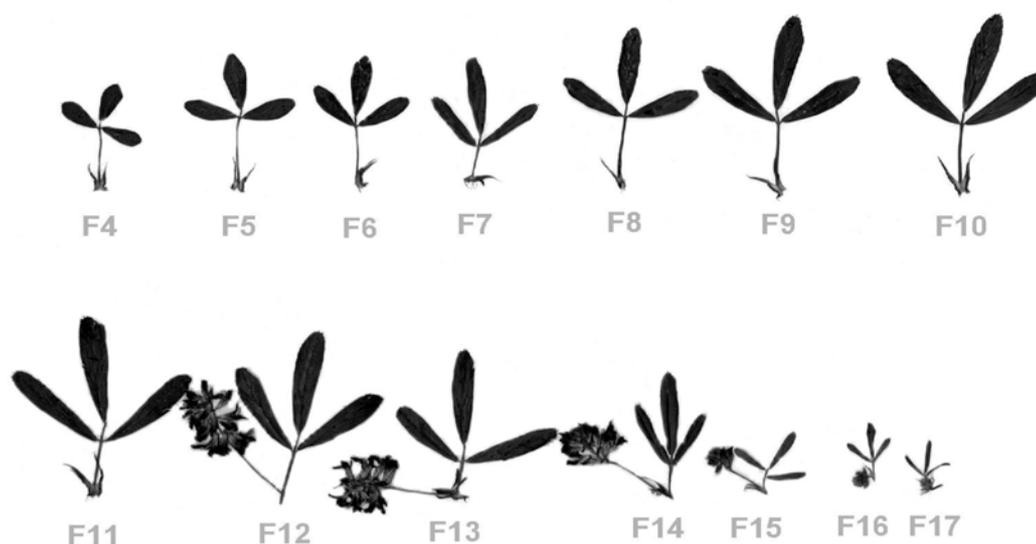


FIGURA 6. Variação no tamanho dos folíolos da alfafa em função da ordem de surgimento sobre uma haste. Ilustração tomada de uma haste principal de alfafa cv. Crioula, florescendo no 12^o fitômero.

A evolução do número de fitômeros formados, estimada através do número de folhas acumuladas sobre a haste principal e/ou sobre cada ramificação primária, relacionada à soma de graus-dia é apresentada na Figura 7.

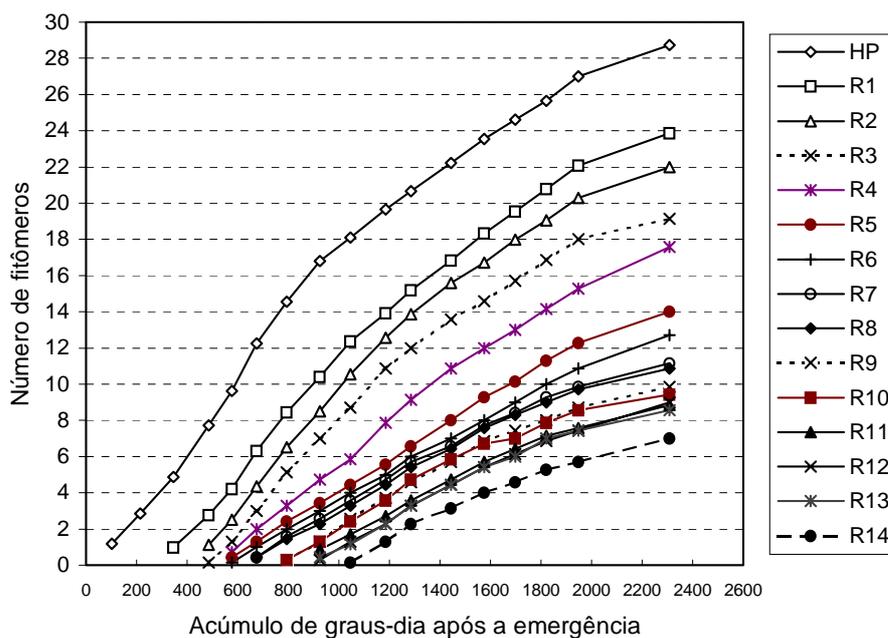


FIGURA 7. Evolução do número de folhas da haste principal e de cada ramificação primária de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Nota-se que para a haste principal e as ramificações da base (R1 a R3), as curvas são relativamente paralelas, o que indica velocidades de crescimento similares. A ramificação 4 encontra-se em situação intermediária e as ramificações de ordem mais elevada apresentam uma velocidade bem mais reduzida. Além do mais, vê-se claramente que, para a haste principal e as ramificações mais baixas (R1 a R4), ocorre uma mudança de velocidade, que é menos clara para as ramificações de ordem mais elevada. Conforme se verá

mais adiante, esta mudança de velocidade é coincidente com a passagem de cada haste à etapa reprodutiva.

Uma análise da coordenação entre o crescimento da haste principal e suas ramificações pode ser visualizada na Figura 8, onde se pode observar a diferença entre o desenvolvimento da haste principal e de suas ramificações primárias. Pode-se notar que a diferença média entre o número de fitômeros da haste principal e de cada ramificação pode ser dividida em dois períodos: o primeiro, até cerca de 900 graus-dia (que corresponde ao surgimento da primeira inflorescência da haste principal) e o segundo, a partir deste momento até o final do período observado.

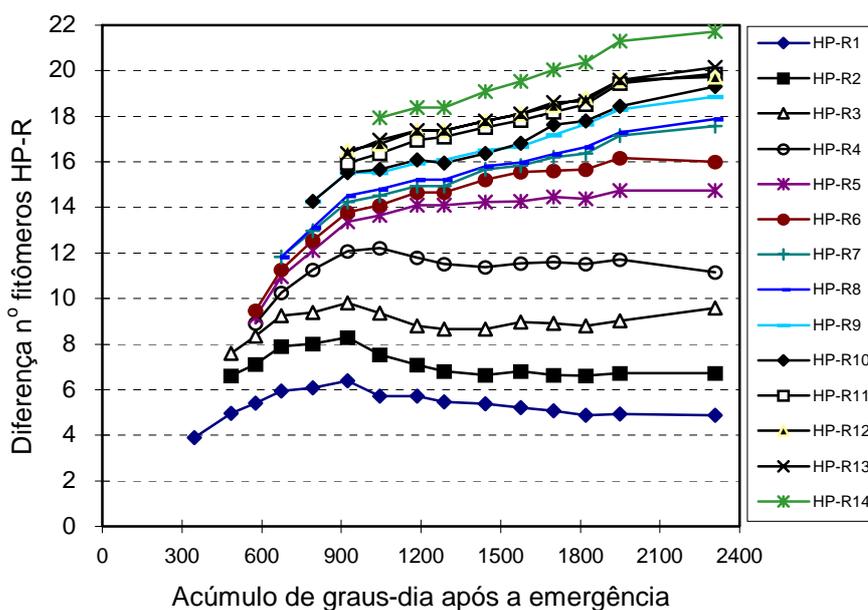


FIGURA 8. Diferença média entre o número de fitômeros da haste principal (HP) e cada ramificação primária (R1 a Rn) de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Para a etapa vegetativa, a diferença se acentua com o tempo tanto mais quanto mais elevada é a ordem da ramificação. Isto é devido à diferença na taxa de formação de fitômeros entre a haste principal e cada ramificação.

Para as ramificações R1 a R3 as curvas podem facilmente se superpor, pois suas velocidades de desenvolvimento são similares. Para as ramificações R5 a R14, a velocidade de aumento da diferença é quase o dobro, enquanto que a ramificação R4 fica em posição intermediária.

Na segunda etapa (após o início do florescimento da HP) é possível distinguir dois grupos e ramificações: as ramificações R1 a R5, para as quais a diferença com a HP permanece relativamente constante (distância filocrônica constante) e o grupo de ramificações de ordem mais elevada, para as quais continua a haver um aumento mais ou menos constante, da diferença ao longo do tempo, embora menos importante do que durante a etapa vegetativa.

A simples análise das Figuras 7 e 8 já permite algumas deduções a respeito do desenvolvimento das diferentes hastes de uma planta em primeiro crescimento a partir da semente. Mas ainda é necessário um exame mais detalhado de cada haste para permitir conclusões. O exame do determinismo do surgimento das ramificações, o momento da passagem à etapa reprodutiva e seus efeitos sobre a velocidade de desenvolvimento de cada haste deve permitir conclusões mais precisas de seus efeitos sobre o desenvolvimento da planta como um todo.

O modelo de desenvolvimento aqui verificado contraria, de certa forma, o modelo proposto por Masle-Meynard & Sebillotte (1981) para trigo e considerado por Simon *et al.* (1989) e por Allirand (1998) como válido tanto para gramíneas como para leguminosas. O modelo de Masle-Meynard & Sebillotte (1981) propõe uma diferença constante de três filocronos entre o surgimento de uma folha e o surgimento do perfilho originário da sua gema

axilar. Allirand (1998) também assumiu este modelo para alfafa, mas os seus dados mostram que esta coordenação é válida somente para temperaturas relativamente baixas (14,7°C), enquanto que em temperaturas elevadas (22,7°C), a coordenação entre o desenvolvimento da HP e o surgimento de suas ramificações primárias somente ocorre com as ramificações de ordem superior a 3. Nesta temperatura mais elevada a primeira ramificação apareceu quando a HP apresentava 4,5 fitômeros e a 2^a e 3^a apareceram conjuntamente quando a HP possuía cinco fitômeros. Os resultados do presente estudo confirmam este determinismo, conforme será visto adiante, ao se analisar o ritmo de surgimento das hastes e suas respectivas velocidades de desenvolvimento.

4.2.1.2. Análise da velocidade de desenvolvimento das diferentes hastes e estimação do filocrono.

O desenvolvimento e crescimento dos vegetais é o resultado da sucessiva formação, expansão e senescência das unidades morfológicas básicas que são os fitômeros (Gray, 1879, citado por Wilhelm & MacMaster, 1995). O fitômero é constituído por um nó e os órgãos que lhe são derivados: folha, gemas axilares, entre-nó (Briske, 1991) e, às vezes, de raízes adventícias (Nemoto *et al.*, 1995)

A primeira estrutura visível do fitômero é a folha. O somatório de folhas surgidas pode, então, ser utilizado para estimar a velocidade de formação dos fitômeros, ainda que com um certo atraso em relação à sua iniciação (plastocrono). Assim, o ritmo de aparecimento de folhas caracteriza a

velocidade de desenvolvimento de uma haste (acúmulo de sucessivos fitômeros), a qual pode ser definida pelo filocrono, ou seja, “o intervalo entre estádios similares de duas folhas sucessivas” (Wilhelm & McMaster, 1995). Este intervalo, medido em graus-dia, permite integrar os efeitos das variações de temperatura sobre a velocidade da morfogênese, a qual é a responsável pelas variações do filocrono quando medido em base ao calendário juliano. O desenvolvimento da folha se estende num tempo que pode representar mais de um filocrono. A caracterização precisa dos estádios de desenvolvimento da folha torna-se, então, absolutamente necessária para a correta medida deste intervalo.

O ritmo relativamente constante de emissão de novas folhas em termos de graus-dia, permitiu estimar a taxa de surgimento de folhas de cada haste, isto é o filocrono, através de equações de regressão linear (Apêndices 3a e 3b). Em vista da ruptura de inclinação, coincidente, aproximadamente, com o início do florescimento de cada haste, consideramos, para cada uma delas dois períodos para o cálculo do filocrono: um período vegetativo e um período reprodutivo.

A utilização do método de ajuste de retas descontínuas “fitted discontinuous function”, com ponto de ruptura fixado “a priori” como sendo a soma de graus-dia correspondente ao surgimento do primeiro fitômero reprodutivo de cada haste, foi escolhido porque esta ruptura era visualmente muito clara para a HP e a maioria das ramificações. Os parâmetros das equações assim determinadas são apresentados no Apêndice 2.

A Figura 9 mostra os filocronos para cada tipo de haste, durante os dois períodos considerados. A comparação estatística das regressões, em cada período, distinguiu cinco grupos homogêneos para o período vegetativo e três grupos para o período reprodutivo (Tabela 4).

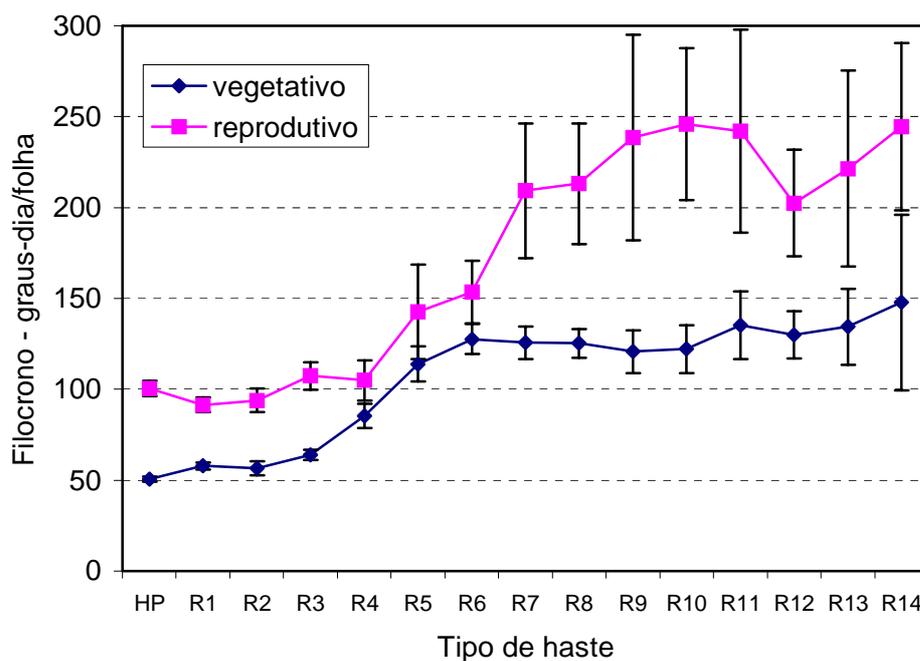


FIGURA 9. Filocrono médio para cada tipo de haste, durante as etapas vegetativa e reprodutiva de alfafa cv. Europe. As barras verticais representam o desvio-padrão. Grignon, França, 1988.

TABELA 4. Filocrono médio para cada grupo homogêneo de hastes nas fases vegetativa e reprodutiva de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Fase vegetativa		Fase reprodutiva	
Tipo de haste	Filocrono (graus-dia)	Tipo de haste	Filocrono (graus-dia)
HP	51	HP a R4	100
R1 e R2	57	R5 e R6	148
R3	64	R7 a R14	230
R4	85		
R5 a R14	128		

Durante o período vegetativo a HP se caracterizou por uma velocidade de desenvolvimento importante (51 GD/folha), as duas primeiras ramificações a partir da base (R1 e R2) apresentaram uma velocidade ligeiramente inferior (57 GD/folha), a R3 necessitou cerca de 64 GD/folha, a R4 se situou em posição intermediária (85 GD/folha) e as ramificações restantes apresentaram um filocrono com o dobro do valor da HP e as três primeiras ramificações (128 GD/folha).

Para o período reprodutivo observou-se um claro aumento do filocrono e um agrupamento diferente da etapa vegetativa. Assim, a HP e as ramificações 1 a 4 emitiram seus fitômeros a uma velocidade média de 100 GD/folha, as ramificações 5 e 6 necessitaram 148 GD e as ramificações restantes 230 GD.

Vê-se, portanto, que as ramificações R1 a R4, que na etapa vegetativa apresentavam um filocrono diferente da HP, passam a apresentar a mesma velocidade de emissão dos fitômeros reprodutivos, enquanto as R5 e R6 se situam, agora, em posição intermediária. Da mesma forma que R4, elas não apresentaram grandes mudanças de velocidade em função da passagem do estágio vegetativo ao reprodutivo.

Para efeito de modelagem não há interesse em tomar as velocidades individuais de desenvolvimento dos diferentes tipos de haste. Desta forma, para cada etapa, serão considerados os valores estabelecidos conforme a Tabela 4.

Em condições similares ao presente experimento e com a mesma cultivar, Allirand, (1998) verificou um filocrono da HP em crescimento

vegetativo de 34,8 graus-dia. Este valor muito mais baixo pode ser explicado pelo fato desse autor utilizar uma temperatura de base mínima de 2,2 °C e porque o período analisado foi muito mais curto. De fato, Duru & Langlet (1988) relataram variações no filocrono entre 18 a 161 graus-dia para expressar o filocrono da alfafa em fase vegetativa, sendo os valores mais baixos obtidos até 100 graus-dia de acúmulo térmico e os mais altos calculados entre 100 e 500 graus-dia. Portanto, os baixos valores devem referir-se às primeiras 4 a 5 folhas formadas, enquanto os valores mais altos referem-se às folhas formadas posteriormente, incluindo hastes de ordem mais elevada. Por esta razão, estes últimos autores sugerem um filocrono médio para alfafa de 83 graus-dia, mas provavelmente isto corresponda a uma média de todos os tipos de haste presentes. Já para Medeiros *et al.* (1997) o valor de filocrono para a HP está mais próximos aos aqui verificados e é igualmente alterado no período reprodutivo: 45 e 135 graus-dia para as fases vegetativa e reprodutiva, respectivamente. É importante, no entanto, salientar que, assim como Allirand (1988) aqueles autores utilizaram as temperaturas base (mínima e máxima), no cálculo do acúmulo de graus-dia, enquanto, no presente caso, isto não foi considerado ($T_b = 0$ °C), o que pode alterar valor do filocrono. Considerou-se que o uso de temperaturas de base baseadas na literatura e obtidas para outras variedades pode induzir erros mais importantes do que a utilização da base 0. No caso de Allirand (1998) não houve um experimento especificamente planejado para obter esta informação e a temperatura utilizada pelo autor baseou-se em dados obtidos com apenas duas temperaturas, portanto, sem utilizar uma gama suficientemente ampla para, realmente, determinar este

parâmetro e não somente inferi-lo por cálculo. Trata-se, no entanto, de um parâmetro que pode ter alta importância na modelagem dos efeitos da temperatura sobre o crescimento e que necessita ser corretamente determinado para cada cultivar.

A caracterização de duas etapas com diferentes velocidades de desenvolvimento para uma mesma haste também é registrado para outras espécies como, por exemplo, em colza (Netzer *et al.*, 1989; Leterme, 1985; Maillet, 1992) e somente pode ser explicada por uma modificação na prioridade de alocação de assimilados entre parte aérea e partes subterrâneas e/ou por uma diminuição do fluxo líquido de carbono por fitômero, como consequência da diminuição da superfície foliar por fitômero. De fato, a indução floral determina, no caso da alfafa, a formação simultânea da folha e da inflorescência, mais o alongamento do entrenó que ocorre em seguida (Dobrenz *et al.*, 1965; Wolf & Blaser, 1971b). Em consequência, as folhas são sucessivamente menores nos fitômeros subseqüentes, até que nos últimos estas não passam de simples esboços (Guy, 1964; Arnault, 1969; Sato, 1971; 1974). Da mesma forma, os entrenós também diminuem, conforme será discutido mais adiante.

Por outro lado, a existência de grupos de hastes com taxa de crescimento distintas, tanto para a etapa vegetativa como para a reprodutiva, é mais difícil de explicar. Allirand (1998) propôs um modelo de desenvolvimento que assume ritmos idênticos para qualquer tipo de haste, baseado no modelo de Masle-Meynard & Sebillotte (1981). No entanto o autor também verificou ritmos defasados entre ramificações e a HP, mas, diferentemente do que foi

observado no presente trabalho, a redução em relação à HP foi de apenas 20% para R1 a R4 e de 10% para as demais. Ressalte-se, no entanto, que o autor estudou apenas o período vegetativo, portanto, num tempo muito mais curto do que no presente caso.

O exame da Figura 8 permite verificar que a maioria destas ramificações surgiram muito próximo ou logo após a indução ao florescimento da haste principal e das primeiras ramificações. Isto, implica em que, no momento do surgimento e durante o início do crescimento (etapa heterotrófica) daquelas ramificações de ordem mais elevada, o “pool” de assimilados está sendo direcionado, prioritariamente, para as hastes cujos meristemas apicais apresentam uma demanda mais forte. Esta demanda mais forte é devida ao fato de que a “carga” meristemática é representada pela demanda concomitante para o crescimento da folha, do entrenó e da inflorescência, os quais prosseguem por um tempo correspondente a vários fitômeros. Por outro lado, após o final da etapa heterotrófica (quando as primeiras folhas formadas passam a representar fonte de assimilados) a área foliar formada é mais reduzida do que nas hastes de ordem mais baixa, em função do tamanho decrescente das folhas das ramificações mais tardias, conforme será visto adiante. Finalmente, um último fator que também pode estar implicado nesta menor taxa de desenvolvimento refere-se à própria arquitetura da planta, que pode estar determinando competição por luz para estas hastes.

4.2.1.3. Ritmo de surgimento das ramificações primárias

Em média, após a emissão de um mínimo de quatro folhas na haste principal, observa-se a iniciação da primeira ramificação (R1). Na maioria das plantas em observação, esta primeira ramificação originou-se da gema axilar da primeira folha da haste principal (unifoliolada), e raramente das gemas do nó cotiledonar, o que está de acordo com as observações de Guy (1964), embora para Allirand (1998) a frequência de desenvolvimento deste tipo de haste possa atingir quase 50% na temperatura mais alta e cerca de 65% em temperaturas mais baixas. Este fenômeno também foi registrado em trevo branco (Beinhart, 1963) em que a diminuição na frequência de ocorrência de hastes cotiledonares decresceu ainda mais quando alta temperatura foi associada com baixa intensidade luminosa.

No caso presente, as frequências de ocorrência foram mais baixas e, na continuação do trabalho, somente foram consideradas as plantas cuja primeira ramificação era originária da folha unifoliolada. O ritmo de aparecimento das ramificações seguintes foi relativamente constante, conforme será discutido adiante, e seguiu o ritmo de emissão de folhas da haste principal.

Ainda que existam várias gemas por nó (3 a 4 segundo a ordem do fitômero), conforme Arnault (1969), num primeiro momento somente uma gema se desenvolve em ramificação. Uma segunda gema pode se desenvolver mas bem mais tarde. Isto somente foi observado sobre a haste principal e nas ramificações de ordem mais baixa (R1 a R4). Estas ramificações originárias de uma segunda gema apresentam um desenvolvimento muito reduzido e pouco

contribuem para produção floral. Estes não foram considerados na análise da morfogênese, uma vez que somente iniciaram a floração pouco antes do final das observações e sua participação no número de flores produzidas por haste foi muito baixa.

As ramificações de segunda ordem sobre R1 a R4 apresentaram a mesma estrutura relativa das ramificações de primeira ordem: as mais basais tem o mesmo ritmo que as suas hastes mães, enquanto que as seguintes apresentam um ritmo mais lento. Embora possam contribuir de forma importante no número de flores produzidas pela planta, em ausência de competição por luz, elas também não foram consideradas na análise da morfogênese, devido à dificuldade de manuseio e à possibilidade de que este manuseio excessivo afetasse o desenvolvimento.

A estimação do momento de aparecimento de cada ramificação primária, ou seja, o ritmo ou velocidade com a qual as sucessivas ramificações se instalam sobre a haste primária, pode ser obtida seja verificando a estabilidade da relação entre o número de fitômeros já fabricados pela haste primária e o número de ramificações emitidas, seja determinando o momento de aparecimento em função da soma de graus-dia. Esta última possibilidade implica na determinação precisa deste momento, através de observações muito freqüentes ou então por estimação através do prolongamento das retas de regressão utilizadas para o cálculo do filocrono de cada ramificação.

O momento de surgimento de uma ramificação primária, estimado em função do número de folhas emitidas pela haste principal ou em função da soma térmica decorrida até então, pode ser observado nas Figuras 10 e 11.

A primeira ramificação aparece quando a HP emitiu, em média, 4,5 folhas. O ritmo com que as sucessivas ramificações apareceram foi igual ao ritmo de desenvolvimento da HP e a relação entre seu número de fitômeros (NF_{HP}) e o número de ramificações (Nram) surgidas até um momento dado, pode ser expresso pelo seguinte modelo linear, conforme a Figura 10:

$$Nram = 1,006NF_{HP} - 4,3887 \quad (R^2 = 0,87)$$

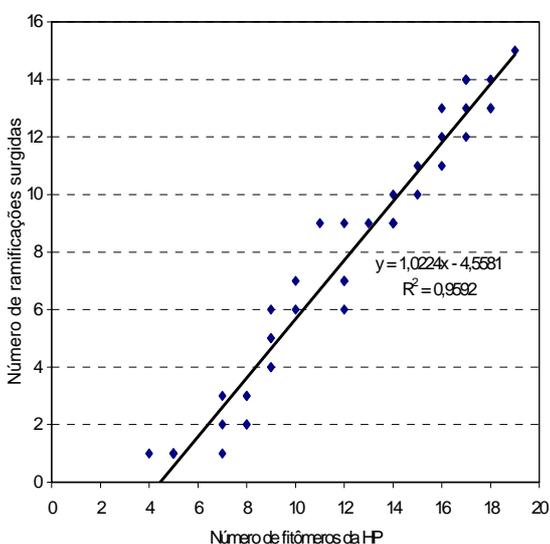


FIGURA 10. Surgimento das ramificações primárias da alfafa cv. Europe, em função do número de fitômeros da haste principal no momento do surgimento de cada ramificação. Grignon, França, 1988.

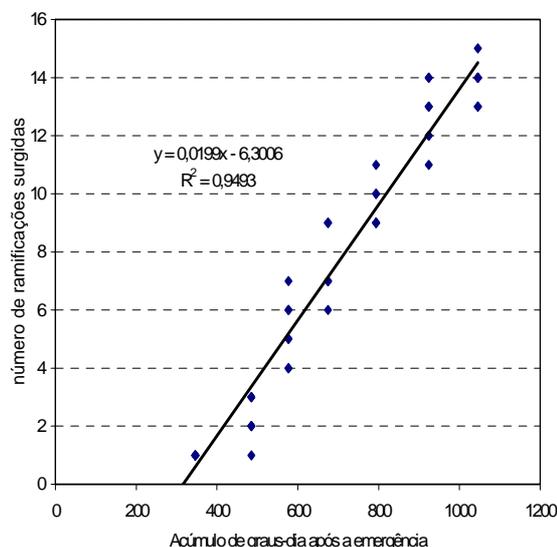


FIGURA 11. Surgimento das ramificações primárias da alfafa cv. Europe, em função do acúmulo de graus-dia decorrido após a emergência. Grignon, França, 1988.

Mas, se a relação do Nram for feita com a soma de graus-dia ($\sum\theta$) decorridos entre a emergência da plântula e o momento (j) de surgimento de cada ramificação (Figura 11), é possível expressar esta relação pela seguinte equação:

$$Nram = 0,0199 \sum_{emergência}^j \theta - 6,3006 \quad (R^2=0,95)$$

Portanto, com um “tempo térmico” de aparecimento de ramificações de $(1/0,0199=50 \text{ GD/ramificação})$, similar ao filocrono da HP (51 GD), significando que a distância filocrônica existente entre a haste principal e cada ramificação, no momento do seu aparecimento, mantém-se relativamente constante, ao menos durante o crescimento vegetativo da HP. Isto significa que o surgimento de ramificações é sincronizado com o desenvolvimento da HP, o que permite derivar o número de ramificações existentes num momento dado, do número de fitômeros da haste que lhes deu origem, ou seja da HP, conforme a Figura 10.

Assim, revela-se a coordenação entre o desenvolvimento da HP e o surgimento de suas ramificações, concordando com Allirand (1998), apesar de que, para esse autor, a diferença inicial seja de três fitômeros enquanto no presente caso esta diferença é de 4,5 fitômeros. No entanto, conforme já discutido, em temperaturas mais similares à temperatura média ocorrente no presente experimento, aquele autor também registra este mesmo valor.

4.2.1.4 Duração de vida da folha

Não foi observado um padrão regular de senescência durante o período observado, o que dificulta a estimação precisa da duração de vida da folha. A falta de notação sobre a condição da folha (totalmente verde, ou em diferentes graus de amarelecimento, por exemplo) dificulta a estimação desta variável. Se, no entanto, for considerada a abscisão da folha como o seu limite de duração, pode-se ter então, ao menos um indicativo do valor desta variável. A primeira queda de folhas ocorreu na HP quando esta apresentava entre 14 e

17 fitômeros aparentes e correspondeu à queda da folha unifoliolada. No entanto, observou-se que estas folhas estavam completamente amareladas, indicando que, em condições de campo, elas certamente já não estariam presentes nesta ocasião.

Pode-se verificar, na Tabela 5, que o número médio de folhas ausentes em cada tipo de haste ao final do período experimental foi muito baixo e que as ramificações de ordem superior a seis apresentavam praticamente todas as suas folhas.

TABELA 5. Número total de folhas produzidas, número de folhas verdes presentes em cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe, ao final do período experimental, e respectivos desvios padrão. Grignon, França, 1988.

	HP	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14
TF	28,6	23,6	22,0	19,1	17,6	14,0	12,7	11,3	10,7	9,9	9,4	8,9	9	8,6	7,5
FV	22,4	20,0	18,1	16,6	15,4	13,4	11,7	11,1	10,7	9,7	9,4	8,7	8,9	8,3	7,5
Difer.	6,1	3,6	3,9	2,6	2,1	0,6	1,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,1	0,3	0,0
dpTF	0,8	1,1	1,3	1,1	1,3	1,6	1,1	0,8	0,8	0,9	0,8	1,2	0,8	0,8	0,8
dpFA	2,4	1,6	0,7	2,1	2,1	1,7	1,4	0,9	0,8	1,0	0,8	1,5	0,9	1,0	1,0

TF = número total de folhas produzidas; FV = número de folhas verdes presentes; dp = desvio padrão

Tendo em vista que as ramificações de ordem 7 ou superior ainda mantinham todas as suas folhas completamente verdes e que este número máximo era de cerca de 11 folhas, seria possível concluir que a duração média de vida da folha da alfafa cv. Europe equivale a 11 fitômeros. Considerando o número de folhas verdes presentes em cada tipo de haste e o filocrono dos diferentes grupos de haste (conforme a Tabela 4), verifica-se que a duração

média da folha para HP é de cerca 1122 GD, para R1 e R2 é de 1083 GD, para R3 é de 1088 GD e para R4 é de 1275 GD. Considerando a imprecisão do método baseado na abscisão da folha e as pequenas diferenças observadas, pode-se inferir que a duração média da folha, numa condição potencial, é de cerca de 1140 GD. Pode-se considerar que este valor é bastante elevado em relação a valores potenciais encontrados na bibliografia para outras espécies, haja vista a falta de referências em relação à alfafa . De qualquer forma, este número elevado é uma referência importante como indicador da condição nutricional da planta, sobretudo nitrogênio, cuja deficiência afeta sabidamente esta variável (Duru & Ducrocq, 2000).

4.2.2. Arquitetura da planta ao final do florescimento

Com base nas medições e observações realizadas, procurou-se esquematizar, na Figura 12, uma planta originada da semente ao final da floração (primeiros legumes maduros = 2300 GD após a emergência).

Trata-se de um esquema simplificado, uma vez que não estão representadas as ramificações secundárias e terciárias, e tampouco, as ramificações originadas de uma segunda gema axilar. Conforme já adiantado, estas não foram consideradas no presente estudo pois raramente alcançaram o florescimento, não contribuindo na produção total de flores. Elas podem, no entanto, desempenhar papel importante na demanda de C e N podendo, portanto, afetar o desenvolvimento das diferentes hastes sobre as quais se originam, sobretudo na etapa heterotrófica. No entanto, admitindo que o seu determinismo de surgimento e de desenvolvimento, em plantas isoladas, segue

as mesmas regras ou relações entre a HP e suas ramificações primárias, é possível considerar estes efeitos como inerentes a cada haste e os modelos aqui discutidos têm embutidos estes efeitos. Seria, no entanto, importante uma melhor caracterização destes efeitos de ordem trófica, para explicar eventuais desvios dos modelos obtidos, sobretudo, em condições de concorrência por luz, onde a manifestação daquele tipo de haste (secundárias, terciárias ou originárias de uma segunda gema) pode não ocorrer.

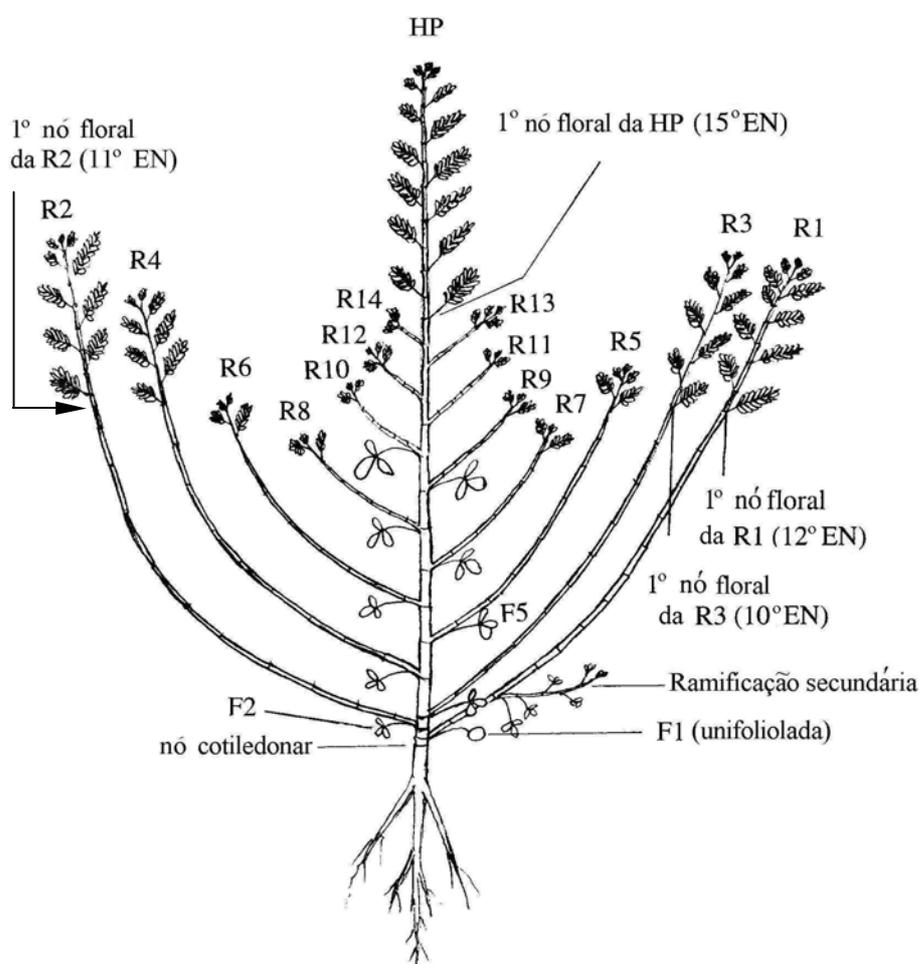


FIGURA 12. Representação esquemática de uma planta isolada de alfafa na floração plena e originada do primeiro crescimento a partir da semente. HP = haste principal ; R1 a Rn = ramificações primárias originárias das gemas axilares dos fitômeros 1 a n ; EN = entrenó. As ramificações cotiledonares e secundárias ou terciárias não estão representadas.

4.2.2.1. Comprimento dos entrenós

O comprimento médio dos entrenós de cada tipo de haste pode ser observado na Figura 13.

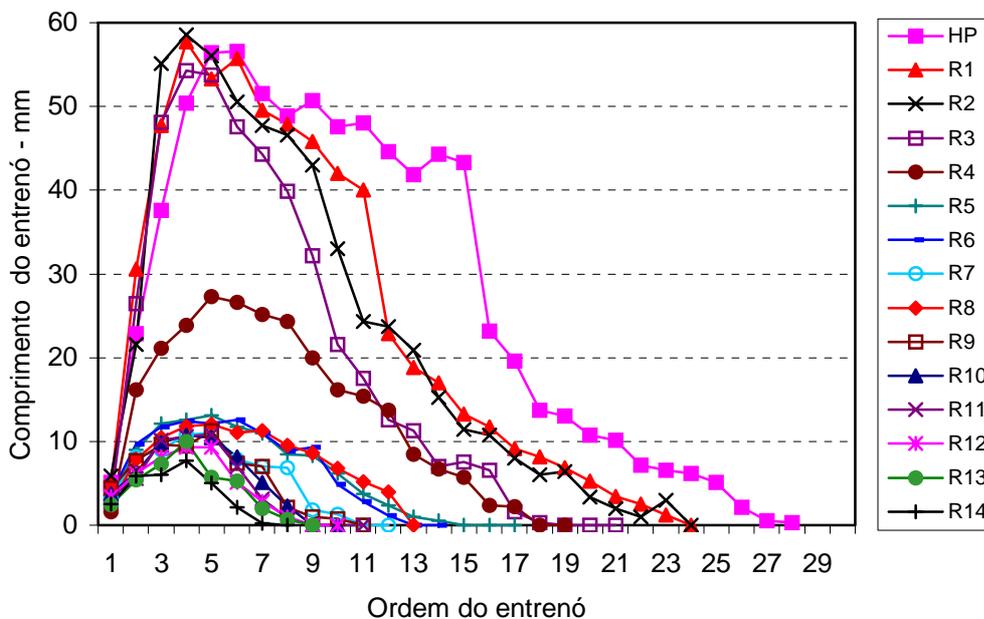


FIGURA 13. Comprimento médio de cada entrenó em cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe (1=primeiro entrenó, da base para o ápice). Grignon, França, 1988.

Verifica-se que os primeiros entrenós são extremamente curtos e que, no caso da HP as maiores dimensões (>40 mm) foram atingidas entre o 5º e o 14º fitômeros, decrescendo a partir do primeiro fitômero reprodutivo. O primeiro fitômero reprodutivo apresenta, sistematicamente, uma grande redução no comprimento do entrenó, que diminui progressivamente nos fitômeros sucessivos, concordando com Christian (1977). Para Durand (1987), trabalhando com a cultivar Du Puits, o tamanho final também dependeu de sua “ordem”, com o máximo comprimento dos entrenós da HP ocorrendo do 6º ao 12º (32 a 35 mm), sendo o primeiro fitômero reprodutivo o 13º. O menor

tamanho dos primeiros entrenós e a grande variabilidade normalmente verificada no comprimento do primeiro entrenó da haste seminal, é explicada pela influência das reservas da semente nos estádios iniciais de desenvolvimento (Blondon *et al.*, 1967). Para as demais hastes, este menor comprimento dos primeiros entrenós pode ser explicado pela dependência dos assimilados provenientes da haste-mãe ou dos órgãos de reserva, enquanto não houver suficiente área foliar para tornar a haste autotrófica do ponto de vista do carbono.

Para Allirand (1998), na etapa vegetativa, e para um mesmo nível de temperatura constante, o comprimento dos entrenós pode ser considerado semelhante entre si, à exceção dos fitômeros basais. Esse autor assumiu que as relações observadas apenas para a haste principal são válidas para as ramificações, incluindo o comprimento. No entanto, no presente caso, é possível verificar que a HP e as R1 a R3 apresentam desenvolvimento semelhante, enquanto a R4 se situa em posição intermediária e todas as demais têm um desenvolvimento reduzido e similar entre elas.

Embora se admita que, numa planta isolada não haja limitação na oferta de carbono para as diferentes hastes, há que se considerar que, ao menos no início do seu desenvolvimento as mesmas ainda não são autotróficas. Além do mais, com uma distância filocrônica constante de apenas 4,5 filocronos entre a HP e as primeiras ramificações, o desenvolvimento das ramificações mais tardias já ocorre sob certo nível de concorrência por luz determinada pela HP e suas primeiras ramificações (R1 a R3). Não foram, no entanto, realizadas medições de irradiância ao nível das ramificações em

causa, para comprovar esta hipótese de concorrência intra-planta pela luz. Ainda assim, isto não seria suficiente para explicar toda a redução observada. Resta, portanto, uma outra hipótese, ainda de ordem trófica e relacionada à oferta de carbono e sobretudo de nitrogênio, mas derivada do número de meristemas a atender num momento dado, que aumenta de forma exponencial. Levando-se em conta a já discutida coordenação entre o funcionamento dos diferentes ápices, que resulta nos diferentes graus de ramificação das diferentes hastes é de se esperar que o número de meristemas apicais aumente de forma exponencial. Assim, acompanhando a evolução de uma planta a partir da emergência da plântula, verifica-se que, até o quarto fitômero da HP, existirá apenas o seu próprio meristema apical. A partir daí, durante o desenvolvimento do 5^o fitômero, já estará em funcionamento também o meristema apical da R1; no 9^o fitômero da HP estarão funcionando, concomitantemente, além do seu próprio meristema apical, os meristemas apicais da R1, R2, R3, R4, R5, R1.1 e R2.1. Desta forma, quando a HP houver formado 15 fitômeros (início do florescimento no caso presente) haverá 31 meristemas apicais em processo de demanda por C e N. Além destes, também é necessário considerar a demanda dos meristemas intercalares (alongamento e aumento em diâmetro dos entrenós) mais os meristemas radicais. Para Brown & Tanner (1983) e Christian (1977) até três ou quatro entrenós estão em crescimento concomitante. Segundo Durand (1987), a cada instante dois entrenós estão em fase linear de crescimento (o penúltimo e o antepenúltimo), mas cada um destes somente começa a fase linear de alongamento quando a folha correspondente já efetuou a maior parte de sua expansão (Brown &

Tanner, 1983). Ou seja, o período de demanda mais importante para o crescimento em comprimento somente se inicia quando a folha correspondente completou mais de 2/3 do seu tamanho final (Allirand, 1998), o que corresponde ao início da função da folha como fonte. Isto concorda com o verificado por Cralle e Heichel (1985), de que o essencial dos assimilados das folhas superiores permanecem na “parte alta das hastes”, o que pode ser entendido como os entrenós mais recentes e, portanto, em expansão. Se a folha correspondente for limitada pela oferta de carbono e/ou nitrogênio o desenvolvimento do seu entrenó será, conseqüentemente, penalizado. Em resumo, cada meristema apical, na verdade significa dois meristemas intercalares em crescimento mais um meristema foliar, acrescido de um meristema floral após a indução ao florescimento. Além do mais também é importante considerar o crescimento dos entrenós em diâmetro (crescimento cambial), que se inicia logo após a finalização do alongamento (Allirand, 1998) e que representa um dreno importante por carbono.

Passada a etapa heterotrófica, e na ausência de concorrência por luz, cada haste pode atender sua própria demanda em carbono. Tudo se passa como se o alongamento do entrenó estivesse em estreita relação com a folha superior. Volenec (1985) estabeleceu uma alta correlação entre a velocidade de alongamento da haste e a velocidade de expansão da folha. Neste sentido, Allirand (1998) demonstrou que o tamanho final do entrenó é dependente da duração do período de crescimento e da sua velocidade.

4.2.2.2. Tamanho da folha e área foliar por haste

As medidas da área da folha de cada fitômero (total dos três folíolos) na haste principal são apresentadas na Figura 14. O resultado é relativamente clássico, com as folhas apresentando tamanho crescente até o nível do primeiro fitômero reprodutivo e decrescendo posteriormente.

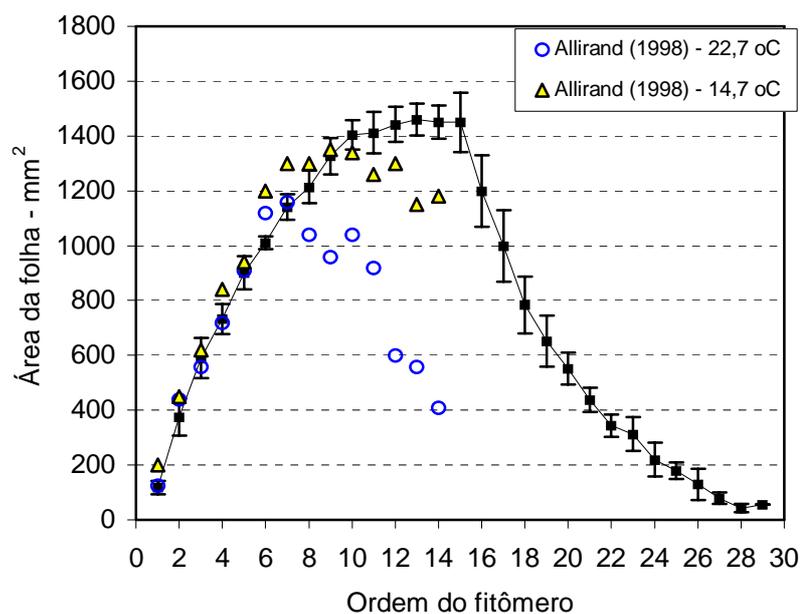


FIGURA 14. Tamanho médio da folha da alfafa cv. Europe, conforme a ordem do fitômero sobre a haste principal (símbolos negros cheios), desvio padrão (barras verticais) (média de 11 plantas para os 10 primeiros fitômeros e de 7 plantas para os demais). Os resultados são comparados aos dados de Allirand (1998), obtidos em dois regimes térmicos até o início do florescimento.

Resultados similares foram relatados por Guy (1964), Arnault (1969), Durand (1987) e por Allirand (1998). Os resultados deste último autor, obtidos com a mesma cultivar e sob dois regimes térmicos, são comparados, na Figura 14, aos resultados obtidos no presente experimento. Observa-se que o tamanho máximo obtido por Allirand (1998) se situa um fitômero antes do primeiro fitômero reprodutivo, que foi o 10^o e o 8^o a 14,7°C e 22,7°C,

respectivamente. Da mesma forma, os resultados do presente trabalho indicam o 15º fitômero como o de maior área da folha, portanto um fitômero antes da primeira inflorescência. Verifica-se, portanto, que o tamanho final da folha da alfafa é variável com a ordem do fitômero, independentemente da temperatura e, portanto, sua variação é essencialmente ontogênica. Além disso, observa-se que o único fator a modificar o perfil de distribuição da área da folha é a posição do primeiro fitômero reprodutivo, este sim, termo e fotoperiodicamente dependente.

Para as ramificações as medições foram feitas sobre o total das folhas. Deste modo, tomou-se por base a área total de folhas dividida pelo número de folhas medidas o que, de certa forma, expressa o tamanho médio da folha, permitindo comparações relativas entre os diferentes tipos de haste, conforme a Figura 15.

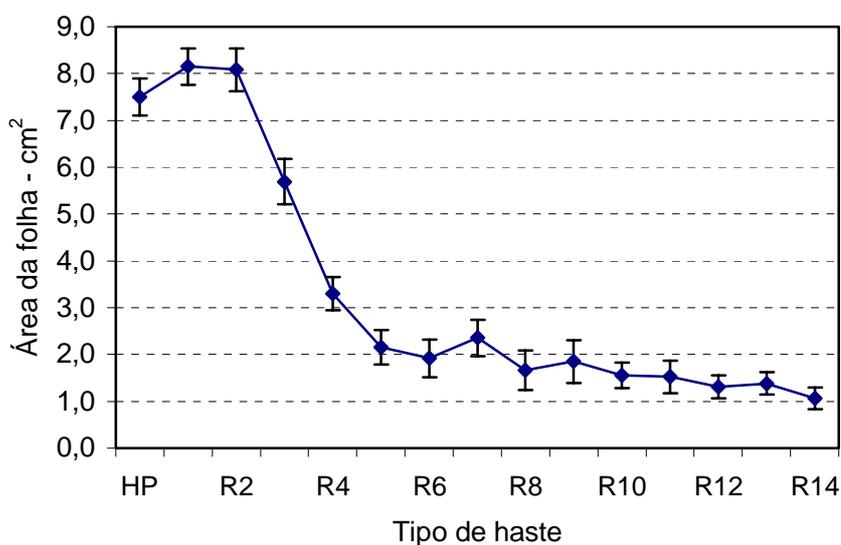


FIGURA 15. Médias dos tamanhos das folhas por tipo de haste primária da alfafa cv. Europe. As barras verticais representam o desvio-padrão. Grignon, França, 1988.

Mais uma vez, ressalta-se o caráter ontogênico do comportamento das diferentes hastes, desta vez em relação à variável tamanho médio da folha por haste. Pode-se pensar, conforme Edelin *et al.* (1995), numa arquitetura hierarquizada que se caracteriza por categorias de hastes diferentes, onde algumas são as responsáveis pela maior parte da produção e as demais cumprem outras funções ou são responsáveis pela resiliência da planta frente a eventuais traumatismos das hastes produtoras, como seria o caso de um corte. A existência de pelo menos dois tipos de haste em alfafa é bem descrita por Gosse *et al.*, (1988). Hastes do tipo 1 são as que surgem logo após o corte e são responsáveis pela interceptação da luz logo após o início do rebrote, tem duração relativamente curta, e são dominadas mais tarde pelas hastes do tipo 2, que passam a interceptar a maior parte da radiação incidente, e são responsáveis pela maior parte da produção de biomassa aérea.

No caso presente, é possível que as hastes HP, R1, R2 e R3 representem hastes do tipo 2, enquanto as demais se comportam como hastes do tipo 1, menos vigorosas e cuja importância na produção de biomassa adviria de sua capacidade de retomar o crescimento no caso de eliminação de hastes do tipo 2. Neste sentido, conforme será visto adiante, as ramificações de ordem superior a 4 pouco devem contribuir na produção de sementes, a menos que eventualmente passem a substituir a haste mãe, por exemplo no caso de quebra ou corte da mesma. Neste contexto, é importante esta definição de seu papel no conjunto da planta e caracterizar adequadamente suas respostas próprias ao ambiente. Citando Edelin *et al.* (1997) “o indivíduo não é mais um organismo homogêneo que apresenta um modo de resposta

global ao seu ambiente, mas sim respostas locais a influências locais”. O sistema ramificado de um indivíduo pode ser constituído de vários tipos de eixos (hastes), que apresentam respostas diferentes ao ambiente; seu funcionamento é coordenado com o funcionamento do eixo principal (HP) e, por esta razão, dependente dos mesmos fatores ambientais. Mas, sua resposta é também regulada pela disponibilidade de carbono, o que explicaria a diferença de comportamento verificada entre os dois tipos básico de hastes primárias aqui discutidos.

Como conseqüência das diferenças no tamanho médio da folha, na taxa de emissão das mesmas, mais as diferenças no momento de iniciação de cada haste, a área foliar formada por haste apresenta diferenças marcantes, como pode ser visualizado na Figura 16.

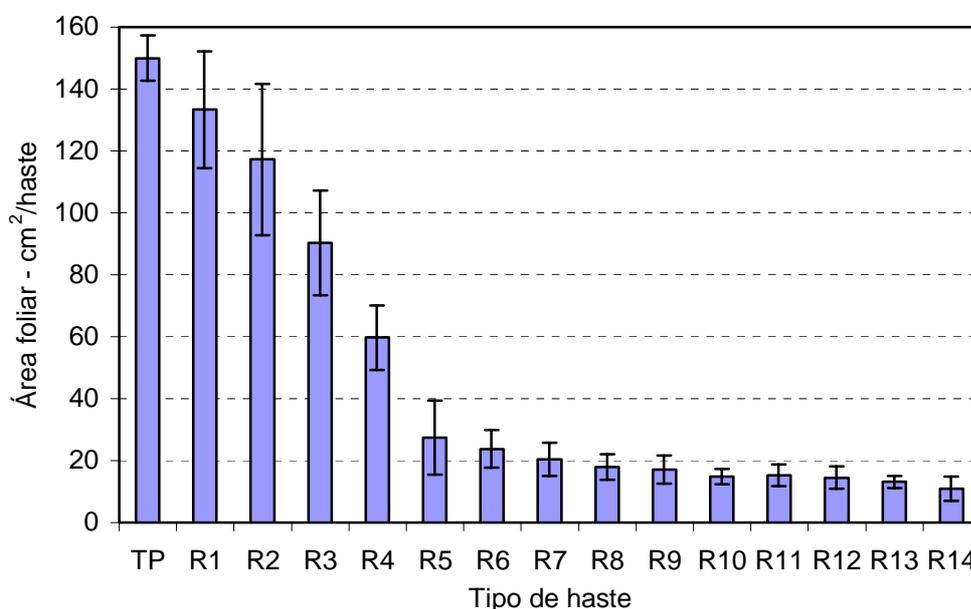


FIGURA 16. Área foliar produzida por cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe. Barras verticais representam o desvio padrão para cada tipo de haste. Grignon, França, 1988.

Novamente identificam-se os mesmos grupos de hastes (HP e R1 a R3) como as dominantes em termos de captação da energia incidente e absorção e assimilação de carbono. Isto reveste-se de importância capital quando se considera a produção de sementes, pois a área foliar por haste formada até o início do período reprodutivo deverá regular o fluxo de carbono destinado ao atendimento da demanda para formação das inflorescências, num primeiro momento, e os legumes e o enchimento dos grãos, num segundo momento.

4.2.2.3. Ordem do primeiro fitômero reprodutivo

Conforme a Tabela 6, a primeira inflorescência foi observada entre o 14^o e o 16^o nó da haste principal, mas a maioria das plantas floresceu no 16^o nó. Isto correspondeu a um acúmulo entre 793 e 924 graus-dia após a emergência. Estes valores estão dentro dos limites observados por Guy *et al* (1971), Greenfield & Smith (1973), Jeney (1972) citado por Fick *et al.* (1988), bem como por Genter (1995). Este último, trabalhando também com a cultivar Europe verificou que o início do surgimento das primeiras gemas florais, tanto no estabelecimento como no rebrote, ocorreu a 900 GD.

A ordem do primeiro nó floral também está de acordo com Medler *et al.* (1955), para plantas de alfafa submetidas a dias longos, mas muito superior ao encontrado por Dobrenz *et al.* (1965), os quais observaram que o primeiro nó floral se situava em média no 10^o nó para um rebrote após um corte em abril e no 7^o nó para um rebrote após um corte em agosto. Entretanto, é necessário relativizar estas comparações, tendo em vista as diferenças entre os genótipos,

o comprimento do dia e as metodologias empregadas – não é possível saber, se os autores consideraram somente as hastes principais ou se as ramificações faziam parte da amostra.

Tabela 6. Ordem média (nó de localização), amplitude de variação e desvio padrão do primeiro nó florífero de cada haste primária e diferença de localização com a haste precedente, na alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Haste	Ordem média do 1º nó florífero	amplitude	Desvio-padrão	Distância com a haste anterior	amplitude da distância
TP	15,6	14 a 16	0,79		
R1	12,3	11 a 13	0,76	3,28	3 a 4
R2	11,4	10 a 13	1,13	0,90	0 a 2
R3	10,4	10 a 12	0,79	1,00	0 a 2
R4	9,9	9 a 11	0,90	0,57	0 a 1
R5	9,0	8 a 10	0,82	0,86	0 a 2
R6	8,7	8 a 10	0,76	0,29	0 a 1
R7	8,0	7 a 9	0,82	0,71	0 a 1
R8	7,3	6 a 8	0,76	0,71	0 a 1
R9	6,7	6 a 8	0,76	0,58	0 a 1
R10	6,6	6 a 8	0,79	0,14	0 a 1
R11	5,7	5 a 6	0,49	0,86	0 a 1
R12	5,3	5 a 6	0,49	0,42	0 a 1
R13	4,7	4 a 6	0,76	0,58	0 a 1
R14	3,8	3 a 4	0,41	0,88	0 a 1

Para Allirand (1998) o florescimento em alfafa é um fenômeno termo-dependente e o autor propôs uma logística baseada na temperatura média do período entre o início da atividade meristemática apical da haste (germinação ou rebrote após um corte) e o início do florescimento. Este modelo considera uma temperatura base de 2,2 °C e também estabelece um limite mínimo de 7,6 °C para que o florescimento ocorra, o que seria uma temperatura base para o florescimento. Os dados do presente experimento, no entanto, não se ajustam ao modelo proposto, mesmo utilizando uma temperatura média de 14,7 °C, calculada com a utilização da $T_b=2,2$ °C para o período entre a emergência e a iniciação floral. Naquela temperatura média, o

modelo prevê o 11º fitômero como o primeiro nó floral e não o 16º, como foi o caso. Cabe ressaltar que os parâmetros do modelo proposto pelo autor foram obtidos com o uso de apenas duas temperaturas (14,7 e 22,7 °C) e sem variação no fotoperíodo (16 h).

Trata-se, portanto, de um evento que necessita maiores estudos com relação a sua modelagem, não apenas em resposta à temperatura mas incluindo também variações no fotoperíodo.

A primeira inflorescência sobre a R1 se situou entre o 11º e o 13º nó, o que, na média, representa uma diferença de três nós com a haste principal. Esta diferença é ligeiramente inferior ao número de entrenós da haste principal no momento do surgimento da ramificação em causa. Para as ramificações seguintes, não se observou uma diferença regular entre elas e, freqüentemente, se verificou que ramificações contíguas apresentavam a primeira inflorescência no nó de mesma ordem. Desta forma, considerando os valores médios das sete plantas, observou-se que o primeiro nó floral das sucessivas ramificações não se distanciam por múltiplos inteiros, mas por frações entre 0,14 e 1,0 (Tabela 6)

De fato, uma tendência esperada de distância filocrônica constante somente pode existir se as seguintes condições forem atendidas: a) todas as hastes sejam induzidas ao mesmo tempo; b) o surgimento das ramificações seja sincronizado com o desenvolvimento da haste principal (distância filocrônica constante); c) o ritmo de desenvolvimento das ramificações seja idêntico ao da haste principal; d) não exista um teto mínimo de desenvolvimento para que uma haste seja induzida a florescer (por exemplo,

um número mínimo de entrenós formados, uma superfície mínima de área foliar, etc.). Assim, se todas estas condições existissem, a ordem do primeiro nó florífero das ramificações R1 a R15, para uma planta cujo primeiro nó florífero da haste principal fosse o 16^o, seria 13, 12, 11, 10, 9, 8, 7, 6, 5, 4, 3, 2, 1 e 0, respectivamente. Mas, o que se observa na Tabela 10 é que, à medida que a ordem da ramificação é mais elevada sobre a haste principal, a diferença com o esperado aumenta. É possível propor três hipóteses sobre a questão: primeiramente, o surgimento das ramificações é ligeiramente retardado em relação ao desenvolvimento da haste principal, o que será discutido adiante; em segundo lugar, o ritmo de desenvolvimento das ramificações não é idêntico entre elas e, por conseqüência, diferente daquele da haste principal, conforme já discutido; finalmente, a manifestação do florescimento sobre as ramificações não ocorre ao mesmo tempo que sobre a haste principal, ou seja a planta não é induzida toda ao mesmo tempo, ainda que a estrutura seja formada de apenas uma haste primária (HP).

Em relação a este último ponto, observou-se que o início do florescimento das diferentes hastes se estende aproximadamente entre 900 e 1600 graus-dia. Esta amplitude corresponde à diferença entre o início do florescimento da haste principal e o início do florescimento das ramificações de ordem mais baixa (R1 a R5), uma vez que as demais floresceram quase simultaneamente, em termos de tempo térmico. Pode-se verificar, na Figura 17, que o surgimento da primeira inflorescência ocorreu progressivamente mais tarde para as ramificações R1 a R5 e que todas as outras floresceram mais ou menos ao mesmo tempo (ao redor de 1600 graus-dia)

Se não há sincronismo entre as diferentes hastes de uma planta, é de se esperar que elas sejam induzidas independentemente e que, por conseqüência, o primeiro nó florífero esteja diferenciado em função da idade da haste no momento da indução. Mas, se as hastes são independentes do ponto de vista hormonal e se a planta obedece ao modelo de hélices foliares proposto por Frankin (1970) para espécies com folhas alternas, o florescimento de duas hastes sucessivas deve ser diferenciada no tempo por múltiplos inteiros e a diferença no início do florescimento será conseqüência de suas velocidades de desenvolvimento até o momento da indução. No entanto, o que se observa na Tabela 10, é que a diferença morfológica não é regular e que a diferença temporal é relativamente constante apenas para as ramificações 1 a 5, enquanto todas as outras florescem mais ou menos no mesmo momento (Figura 17)

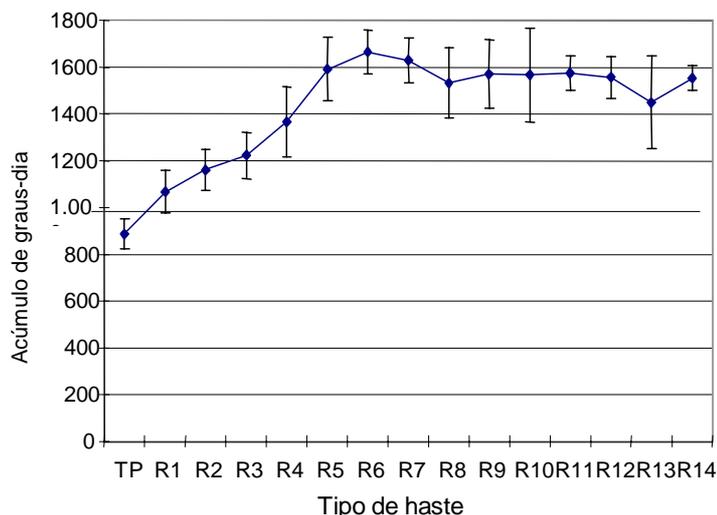


FIGURA 17. Acúmulo de graus-dia no momento do surgimento da primeira inflorescência sobre cada haste primária da alfafa cv. Europe. As barras verticais representam o desvio-padrão. Grignon, França, 1988.

De qualquer maneira, o interesse deste estudo é a modelagem da ordem do primeiro nó florífero, uma vez que isto é fundamental para o cálculo do número de inflorescências por haste, assim como a determinação do momento de passagem da etapa vegetativa à reprodutiva é necessário para o cálculo do filocrono, conforme colocado nas hipóteses intermediárias. Embora sem propor ainda um modelo para o surgimento do primeiro fitômero reprodutivo sobre a haste principal, considerou-se que o fenômeno de florescimento das ramificações é de origem ontogênica e dependente da haste principal. Esta hipótese pode ser verificada na Figura 18, que relaciona a diferença entre o número de ordem do primeiro fitômero reprodutivo de cada haste e o da haste principal com a hierarquia da ramificação, ou seja, com a ordem do fitômero que deu origem a cada ramificação.

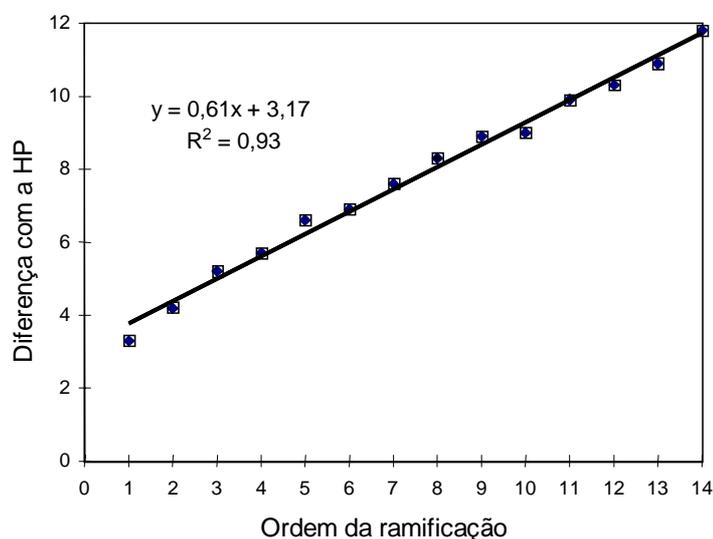


Figura 18. Relação da diferença entre o número de ordem do primeiro nó florífero da HP e o número de ordem do primeiro nó florífero de cada ramificação primária da alfafa cv. Europe, com a ordem de cada ramificação. Grignon, França, 1988.

Considerando, conforme a Figura 18, que a diferença entre ordem do primeiro nó florífero da haste principal e o primeiro de cada ramificação é aumenta linearmente com a ordem da ramificação ($R1 = 1$; $R2 = 2$; $R3 = 3.....$), pode-se utilizar esta relação para a estimação do primeiro nó floral de cada ramificação através da equação:

$$1ENF_{RAM} = 1ENF_{HP} - (3,17 + (0,61 \times ORD_{RAM}))$$

Assim, por exemplo, se o primeiro entrenó florífero da haste principal ($1ENF_{HP}$) é o 15º, o primeiro entrenó florífero da R5 será

$$1ENF_{R5} = 15,57 - (3,17 + (0,61 \times 5)) = 9,3 \text{ ou seja, a partir do } 9^\circ \text{ fitômero.}$$

Assume-se, assim, a existência de uma coordenação entre o desenvolvimento da HP e as ramificações, em termos de surgimento das inflorescências sobre as ramificações, tal como proposto por Genter (1995) e Allirand (1998).

4.2.2.4. Número total de fitômeros e de inflorescências por haste.

Pela Figura 19, observa-se que o número total de fitômeros produzidos pela haste principal e as quatro primeiras ramificações (R1 a R5) parece ter um limite, uma vez que os ápices destas hastes apresentavam-se amarelados e sem indícios de funcionamento por ocasião da última data de observação. Em função da falta de observações entre 2000 e 2400 graus-dia, não é possível precisar o momento exato em que o fenômeno de abortamento

iniciou. Para as demais ramificações, não se verificou paralisação do crescimento até o final do período de observações.

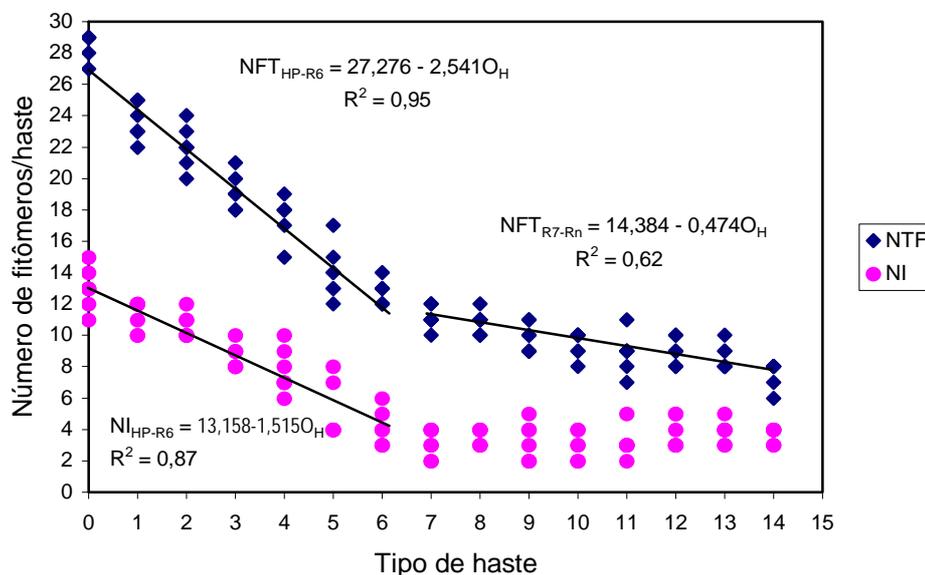


FIGURA 19. Número total de fitômeros (NTF) e de inflorescências (NI) presentes em cada tipo de haste de alfafa cv. Europe, ao final do período experimental e respectivas regressões com a ordem hierárquica de surgimento de cada uma (TP=0; R1=1, R2=2;R14=14). Grignon, França, 1988.

O número total de fitômeros (NTF) presentes em cada tipo de haste mostra uma regressão linear decrescente a partir da HP, mas com um coeficiente angular menos importante para as ramificações de ordem mais elevada. Assim, conforme a Figura 19, foi possível formular os seguintes modelos para cada conjunto de ramificações:

$$\text{HP a R6} \rightarrow \text{NTF}_{\text{HP-R6}} = 27,276 - 2,541 \times O_H \quad (R^2 = 0,95)$$

$$\text{R7 a R14} \rightarrow \text{NTF}_{\text{R7-R14}} = 14,384 - 0,474 \times O_H \quad (R^2 = 0,62)$$

Onde OH representa o número de ordem da haste, sendo HP = 0 e as ramificações R1 a R14 valoradas conforme sua posição sobre a HP, ou seja, o número do fitômero que lhes deu origem.

Embora subestimando ligeiramente o número total de fitômeros da HP, optou-se por incluí-la na regressão a fim de simplificar o modelo e também por que o valor estimado pelo modelo está dentro do desvio padrão observado.

Da mesma forma, o número de inflorescências formadas em cada haste se mostrou decrescente a partir da HP até a R6 (Figura 19), permanecendo similar para as ramificações de ordem mais elevada. Assim, o número de inflorescências por haste depende da ordem desta haste ou seja de sua posição hierárquica, da mesma forma que o número total de fitômeros, mas apenas para a HP e as ramificações 1 a 6. O modelo de estimação proposto para as seis primeiras ramificações é:

$$NI_{HP-R6} = 13,158 - 1,515 \times O_H \quad (R^2 = 0,872)$$

E, para as demais ramificações o valor a ser conservado pode ser o valor médio, ou seja ,

$$NI_{R7-R14} = 3,4 \pm 0,9$$

Uma vez que a ordem do primeiro fitômero reprodutivo é também decrescente e que, provavelmente, os ritmos de desenvolvimento da HP e das seis primeiras ramificações não são muito diferentes, isto pode explicar uma parte da regressão verificada entre a HP e as ramificações R1 a R6. Para as ramificações seguintes, o número de inflorescências não varia significativamente, provavelmente em consequência das diferenças nas taxas

de emissão de fitômeros, como será visto mais adiante, e também pelo fato de terem sido induzidas aproximadamente na mesma época, como já demonstrado anteriormente.

4.2.2.5. Número de flores por inflorescência

O último componente do rendimento de sementes observado no presente estudo é o número de flores por inflorescência (NF/I). As variáveis capazes de afetar este componente são a posição da inflorescência na haste, ou seja, a ordem do fitômero que a originou ou então a ordem da própria ramificação, ou seja, o tipo de haste. A ordenação em termos da ordem do fitômero que originou a inflorescência ou da ordem da inflorescência, implica em modelos de resposta diferentes. As Figuras 20 e 21 representam, respectivamente, estas duas possibilidades de expressar estas relações.

Observa-se, na Figura 20, que a ordenação em termos de ordem do fitômero que porta a inflorescência agrupa-as todas num mesmo modelo, mas a HP, R5 e R6 mostram comportamento distinto dos demais e entre si. No segundo caso, ou seja, o agrupamento em termos de ordem da inflorescência (Figura 21), vê-se claramente a existência de dois grupos de hastes com comportamentos distintos e bem definidos: para o grupo formado pela HP, R1, R2, R3 e R4 o número de flores aumentou até a quinta inflorescência e diminuiu em seguida, enquanto que no grupo formado para as ramificações de ordem mais elevada o número de flores por inflorescência aumentou constantemente, embora seu número inicial tenha mais baixo que nas demais.

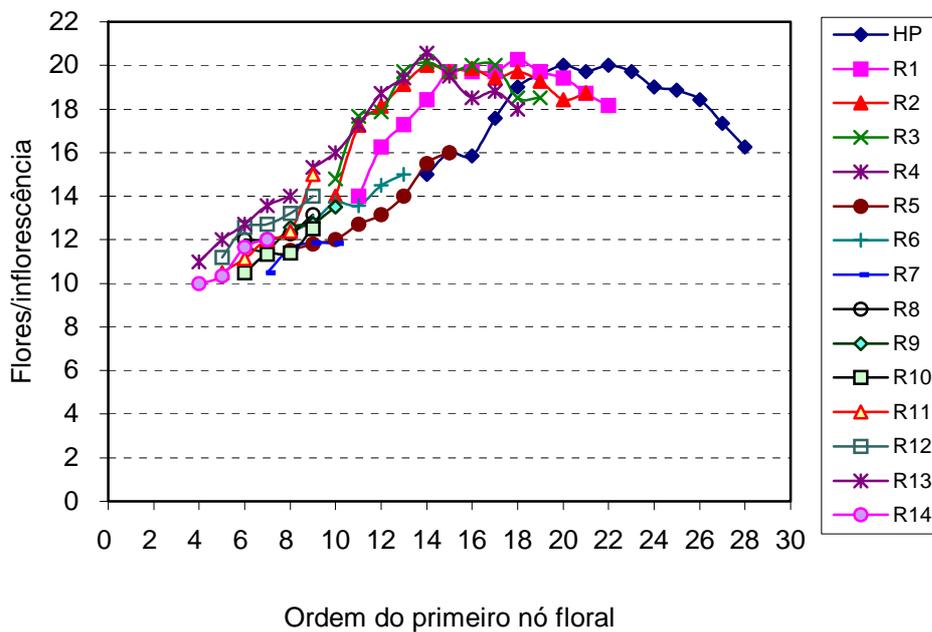


FIGURA 20. Número de flores por inflorescência em função da ordem do primeiro nó reprodutivo, em cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

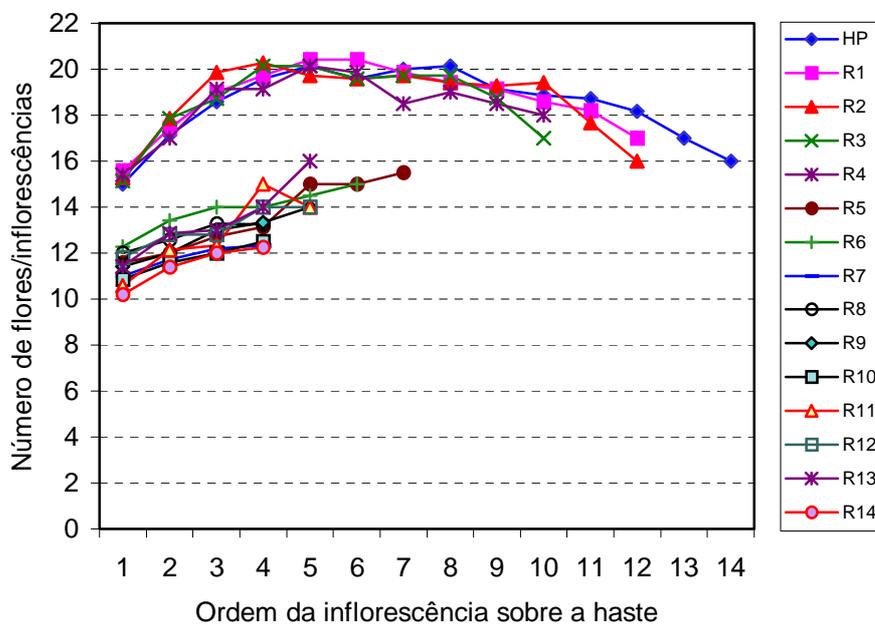


FIGURA 21. Número de flores por inflorescência, em função da ordem da inflorescência, em cada tipo de haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Para efeitos da modelagem pretendida, optou-se pela última possibilidade, ou seja, a divisão em dois grupos de hastes, com as inflorescências agrupadas em função de sua ordem sobre a haste. Desta forma, as hastes HP a R4 agrupam-se num mesmo modelo cúbico de evolução do número de flores por inflorescência, conforme a Figura 22, enquanto para as demais ramificações (de ordem mais elevada) esta variável obedece a um modelo linear (Figura 23).

Deste modo, os modelos propostos para o número de flores por inflorescência são os seguintes:

$$NF/I_{HPaR4} = 0,0116 OI^3 - 0,3444 OI^2 + 2,8366 OI + 13,009 \quad (R^2 = 0,66)$$

e $NF/I_{R5aRn} = 0.6976 OI + 10,695 \quad (R^2 = 0,49)$

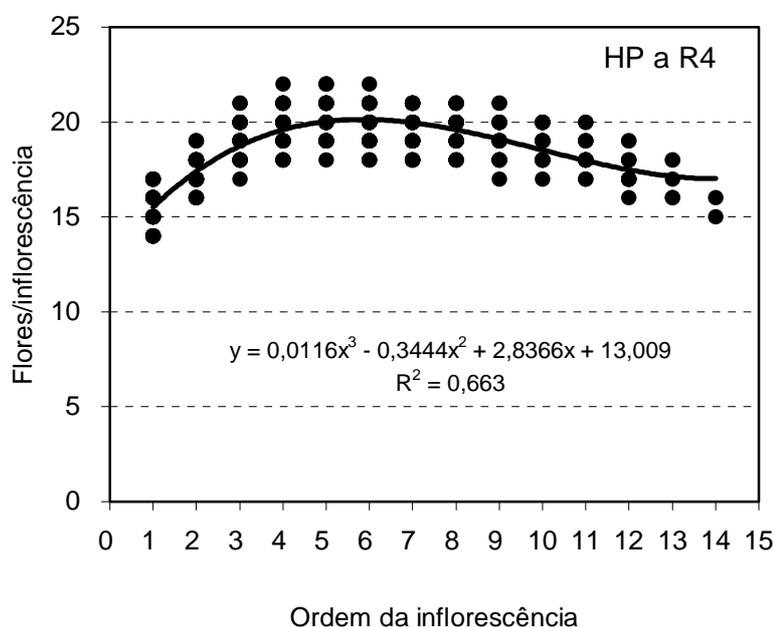


FIGURA 22. Variação no número de flores por inflorescência na haste principal (HP) e nas ramificações R1 a R4, em função da ordem da inflorescência na haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

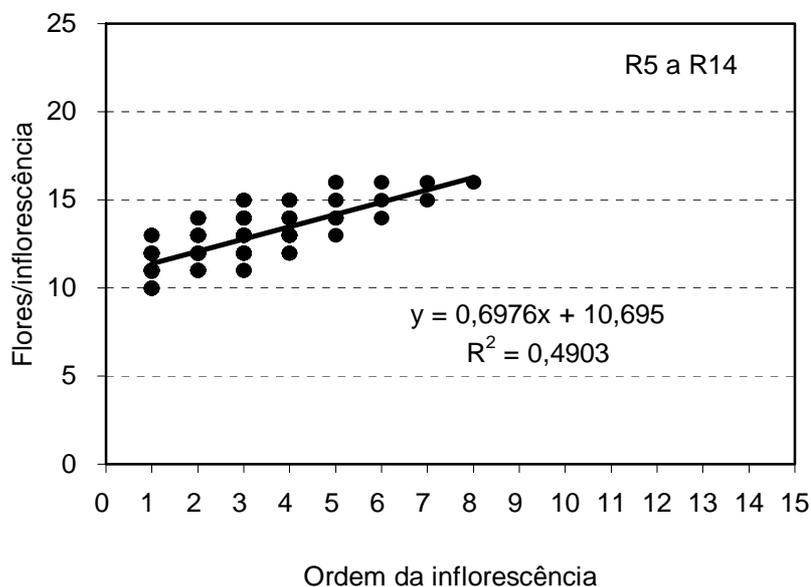


FIGURA 23. Variação no número de flores por inflorescência nas hastes R5 a R14, em função da ordem da inflorescência na haste inflorescência na haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Este tipo de comportamento da variável número de flores por inflorescência também foi observada por vários autores, com diferentes espécies como a soja (Pigeaire, 1984), colza (Leterme, 1985), ervilha (Turc, 1988 e Jeuffroy, 1991). Estes autores relatam comportamento similar ao expressado nas Figura 21 e 22 para a HP e as ramificações 1 a 4. Turc (1988) relacionou este comportamento à radiação interceptada a cada nível, enquanto Jeuffroy (1991) coloca em evidência, sobretudo, a disponibilidade de nutrientes como o fator mais determinante. Segundo este último autor, o número final de flores emitidas por cada fitômero sucessivo foi dependente da nutrição nitrogenada desta haste durante o período estritamente vegetativo, a qual regula a alocação do carbono. Ainda segundo este autor, o carbono é essencial

ao crescimento mas a atividade morfogênica é regulada pelo nitrogênio. O menor número de flores nas primeiras inflorescências formadas pode ser o resultado da competição exercida pelo grande número de pontos de demanda devido ao surgimento concomitante de novas hastes. A grande concentração de surgimento de ramificações primárias sobre a haste principal e de ramificações secundárias sobre as primeiras ramificações secundárias (R1 a R4) ocorreu entre 600 e 1000 graus-dia. Considerando que, pelo menos até a primeira folha atingir seu tamanho final, estas hastes são heterotróficas do ponto de vista do carbono e nitrogênio, isto poderia significar uma demanda relativamente importante, num momento em que as inflorescências ainda não representam uma força de demanda suficientemente importante para serem atendidas prioritariamente. Da mesma forma, as ramificações 1 a 4 também apresentam o mesmo padrão de surgimento de ramificações secundárias que a haste principal e, por esta razão, também sofrem a mesma conseqüência. A posterior diminuição do número de flores nas inflorescências de ordem mais elevada (5^a em diante) também deve ser explicada por competição de assimilados, uma vez que seu surgimento coincide com o início do desenvolvimento dos legumes nas inflorescências formadas mais cedo (1 a 4). Quanto ao comportamento das inflorescências das ramificações de ordem mais elevada (R5 em diante), deve-se considerar que estas corresponderiam, em termos de comportamento, às primeiras inflorescências da HP e das R1 a R4. Portanto, embora o comportamento seja linear, pode-se inferir que, na verdade, esta é apenas a primeira parte da regressão cúbica apresentada na Figura 12. Ainda assim, o seu número é mais baixo (em torno de 10 flores por

inflorescência na ordem 1), enquanto que para a HP e R1 a R4 este número é de cerca de 13 flores). Isto pode ser, em parte, devido ao fato de que estas ramificações iniciaram seu florescimento em fitômeros progressivamente mais jovens, o que implica num número de folhas formadas até o surgimento da primeira inflorescência, progressivamente menor. Isto implica numa baixa área foliar da haste devido ao pequeno número de folhas formadas, acrescido do fato de que as folhas destas ramificações também são progressivamente menores, conforme visto anteriormente. Trata-se, portanto, mais uma vez, de um fenômeno de ordem trófica devido à redução na oferta de carbono.

4.2.2.6. Número de flores por haste

O número de flores por haste reflete simplesmente o número de inflorescências formadas em cada haste e o número de flores formadas em cada inflorescência, uma vez que resulta do produto destas duas variáveis, ou seja: $NF/H = \sum(NI/H \times NF/I)$

Na Figura 24 pode-se observar número de flores formadas em cada tipo de haste. A HP e as ramificações R1 e R2 são as mais produtivas, não diferindo significativamente entre si ($P=0,0001$), enquanto as ramificações R3 e R4 situam-se em posição intermediária e são superiores a todas as demais ramificações (R5 a R14), as quais não diferem entre si.

É importante salientar que 68% das flores formadas foram originadas na haste principal e nas ramificações R1 a R4. Isto significa que cada ramificação de ordem superior (R5 a R14), em média, foi responsável por pouco mais de 3% do número total de flores por planta. Portanto,

individualmente, foram pouco importantes no rendimento total da planta, na condição estudada.

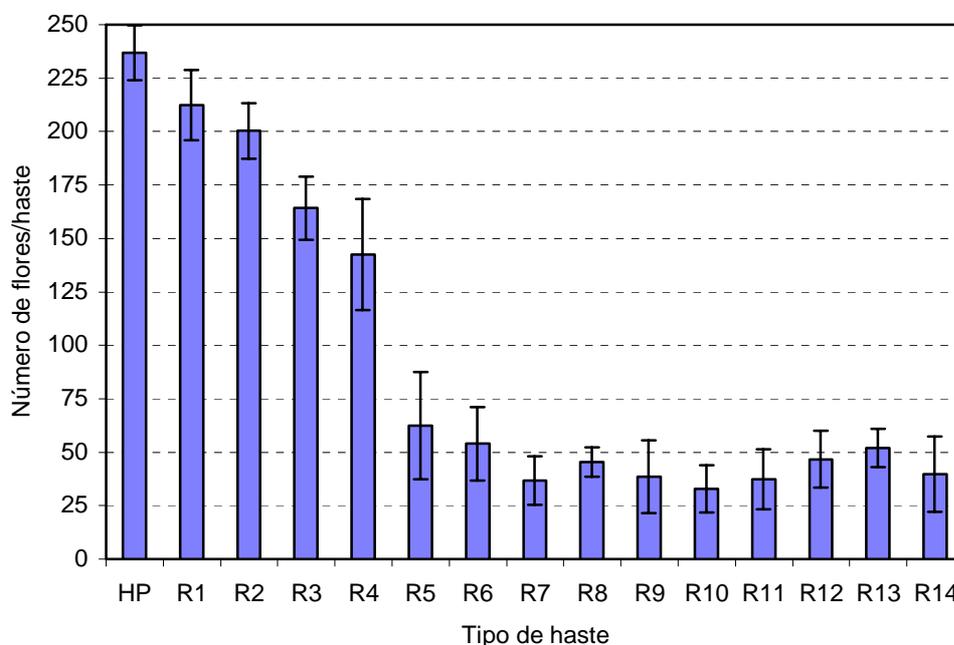


FIGURA 24. Número total de flores formadas em cada tipo de haste, no primeiro crescimento de uma planta isolada de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

4.2.3. Relações entre desenvolvimento da planta e crescimento

O desenvolvimento da planta, que resulta da morfogênese, pode ser considerado como o resultado de uma demanda que, uma vez atendida, resulta no crescimento ou aumento em volume e massa através da aquisição de carbono. Em condições não limitantes (água, nutrientes, sanidade) o único fator determinante do ritmo de morfogênese é a temperatura, através de seu efeito sobre a velocidade das reações metabólicas ao nível da folha e do meristema, e do tamanho e número de órgãos a serem atendidos que, por sua vez, determinam o tamanho (ou força) de demanda. Assim, a correta interpretação

do processo de morfogênese necessita que se compreendam os mecanismos de equilíbrio funcional entre os diferentes pontos de demanda da planta, a disponibilidade em recursos do meio e os processos de reciclagem destes recursos no interior da planta. Em outras palavras, os estudos de morfogênese não podem jamais ser dissociados do entendimento de como os efeitos do meio afetam o processo de demanda e de oferta dos recursos necessários.

4.2.3.1 Evolução da biomassa total e sua repartição.

A evolução da biomassa total da planta e sua decomposição nos diferentes compartimentos seguiu o padrão clássico de plantas isoladas e na ausência de limitações hídricas ou minerais (Figura 25).

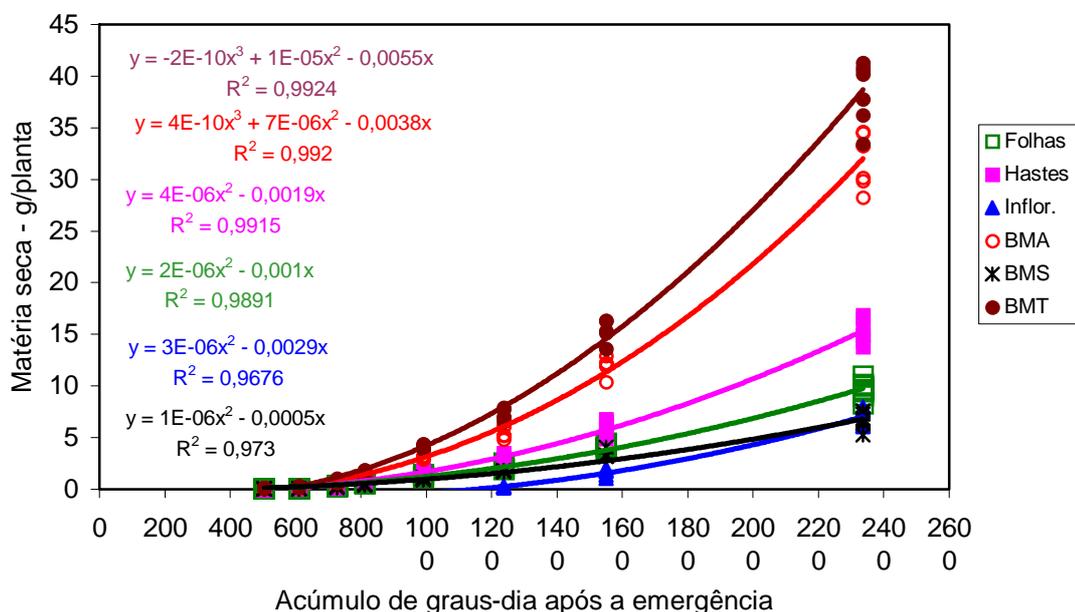


Figura 25. Evolução da biomassa total e sua repartição nos diferentes compartimentos da planta de alfafa cv. Europe. BMA = biomassa aérea; BMS = biomassa subterrânea; BMT = biomassa total. Grignon, França, 1988.

As evoluções observadas nos distintos compartimentos (folhas, hastes, inflorescências, raízes) mostraram-se similares, tanto em valores absolutos como relativos, aos observados por Genter (1995) em alta disponibilidade de nitrogênio. Esta constatação é importante pois permite assegurar que a condição de crescimento foi realmente não limitante e que a expressão da morfogênese que resulta na produção de flores (interesse final do presente estudo), resulta realmente do crescimento potencial da planta.

Os tipos de resposta observados nos diferentes compartimentos aéreos (cúbicas e quadráticas) representam, na verdade, os períodos exponencial e linear da curva sigmóide que classicamente descreve o acúmulo de biomassa vegetal em plantas forrageiras. O fato de que a senescência era pouco importante nas hastes de ordem inferior (HP a R4), e que as demais hastes primárias e secundárias ainda apresentavam todas as suas folhas, explica bem o porquê do acúmulo de biomassa não tenha começado a estabilizar, apesar da paralisação do crescimento das hastes acima mencionadas. Isto demonstra, mais uma vez, a condição de crescimento não limitante que permite à planta expressar seu potencial.

4.2.3.2. Evolução do número de fitômeros por planta e acúmulo de biomassa aérea

O acúmulo de biomassa aérea reflete, de certa forma, o acúmulo de fitômeros em cada haste e, sobretudo, o aumento no número de hastes por planta em função do processo de ramificação. Na Figura 26 é possível visualizar o incremento no número total de fitômeros por planta, o qual tem,

igualmente, um comportamento exponencial em função do tempo decorrido. O rápido aumento no número total de fitômeros por planta após 1500 graus-dia reflete o processo de surgimento de ramificações secundárias, assim como o desenvolvimento de ramificações originárias da segunda gema axilar dos fitômeros das hastes hierarquicamente mais antigas.

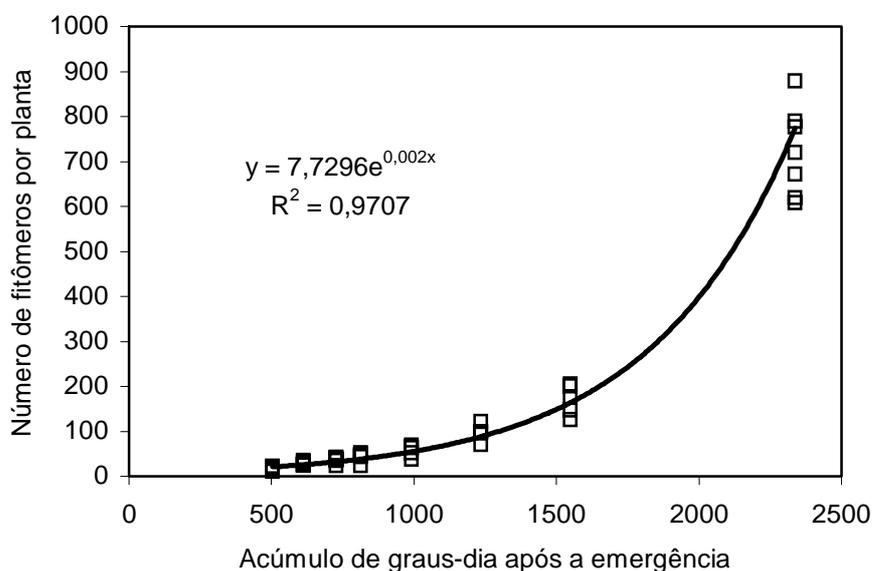


FIGURA 26. Evolução do número total de fitômeros por planta em função do acúmulo de graus-dia, na alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

No entanto, a Figura 27 demonstra que a relação entre a biomassa aérea e o número de fitômeros produzidos pelo conjunto da planta no período compreendido entre a emergência e o surgimento dos primeiros legumes maduros, não é exponencial e segue um modelo quadrático.

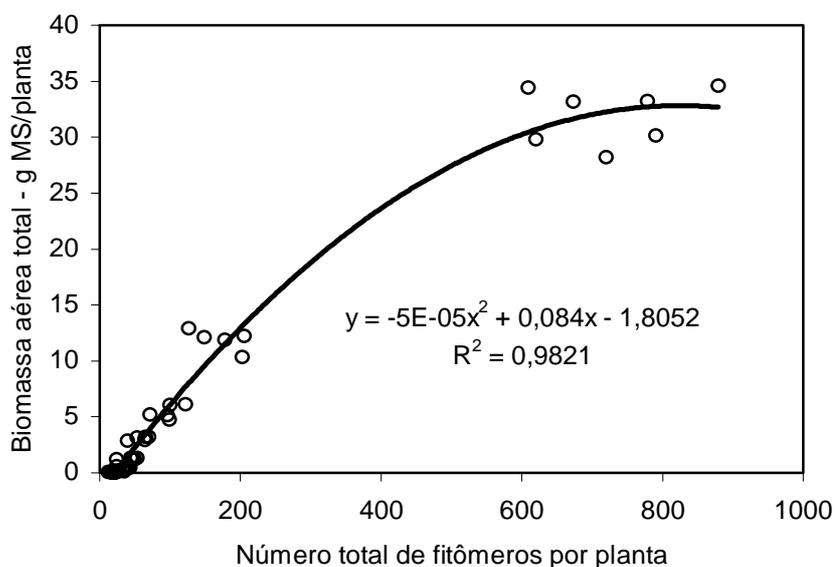


FIGURA 27. Relação entre o número de fitômeros formados desde a emergência até o surgimento dos primeiros legumes maduros, e a biomassa aérea total por planta de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Inicialmente, até a existência de cerca de 200 fitômeros por planta, a relação é linear, mas o posterior aumento no número de fitômeros não corresponde ao mesmo aumento em biomassa aérea. Verifica-se que a diminuição na relação biomassa aérea/nº de fitômeros, a partir da existência de 200 fitômeros, corresponde também ao forte incremento em número devido ao processo de ramificação secundária, já comentado. Estas ramificações seguiram o mesmo padrão das ramificações primárias, onde o tamanho do fitômero (tamanho da folha e comprimento do entrenó – Figuras 13 e 15 respectivamente) diminuiu com a ordem, ou seja, com a posição hierárquica da ramificação. Desta forma, embora o aumento do número de fitômeros seja exponencial, a biomassa aérea acumulada tendeu a se estabilizar, quando considerada como uma função deste número de fitômeros. Também concorre

para isto a paralisação do crescimento das hastes mais antigas, além do fato de que a partir do primeiro nó floral, os fitômeros apresentaram entrenós progressivamente mais curtos (Figura 13), de menor diâmetro (Allirand, 1998), e com folhas menores (Figura 14).

A Figura 28 detalha mais esta análise, relacionando a biomassa de uma haste com o número de fitômeros existentes no final do período experimental (primeiros legumes maduros). Esta biomassa representa, fundamentalmente, material estrutural uma vez que representa apenas o peso do nó e entrenó, ou seja, não é considerado o peso dos pecíolos, folíolos e ramificações.

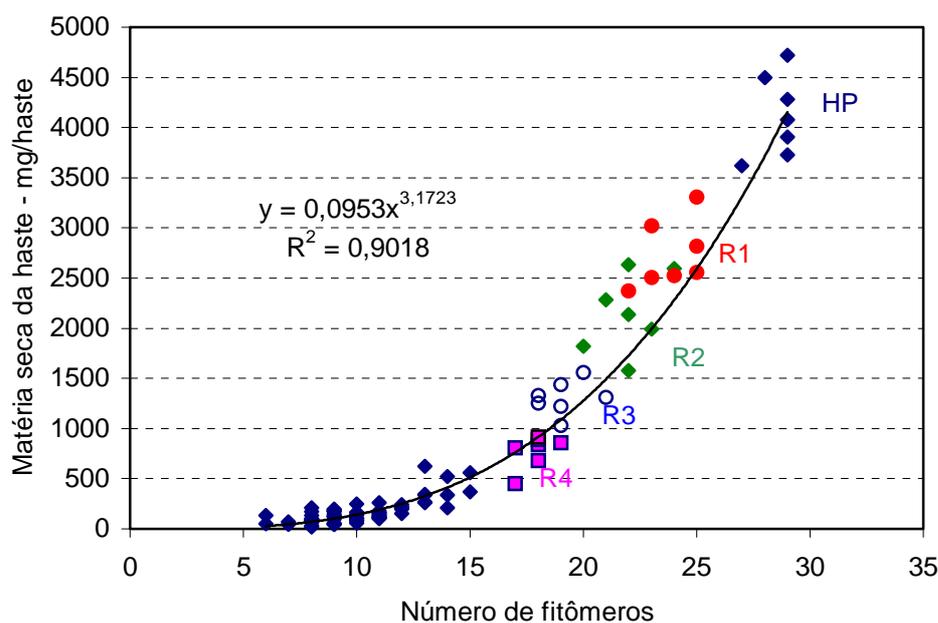


FIGURA 28. Relação entre o número de fitômeros formados até os primeiros legumes maduros e a biomassa da haste (sem as folhas e inflorescências), na alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Verifica-se que a relação é do tipo potencial e que esta natureza de resposta é determinada pelo fato de que as hastes formada mais cedo apresentam um maior número de fitômeros e que estes são mais pesados, em função dos entrenós mais longos, de maior diâmetro e do seu maior peso volumétrico (g/cm^3) (Allirand, 1998). O peso médio do entrenó (média de todos os fitômeros) de cada haste decresceu linearmente de 144 mg na HP até 23 mg na R6, estabilizando-se em cerca de 13 mg para as demais ramificações (Apêndice 6). Esta maior quantidade de material estrutural está, sem dúvida, na origem de uma maior produção de estruturas reprodutivas nestas hastes de ordem inferior, como será a seguir discutido.

A evolução em volume de um entrenó possui dois compartimentos: um deles é o crescimento em volume que resulta do alongamento e o outro é resultante estritamente do crescimento cambial, os quais Allirand (1998) define como volumes “primário” e volume “secundário” respectivamente. Ao nível da haste ou mesmo de um fitômero, a proporção relativa destes tecidos “primários” e “secundários” determina características diferentes em termos de massa volumétrica e composição bioquímica. Esta “massa volumétrica” de um órgão depende de sua composição histológica e bioquímica por unidade de volume. Ao nível histológico o compartimento caule, resultante da atividade meristemática primária é constituído de uma epiderme, de tecidos condutores (xilema e floema), de tecidos de sustentação (colênquima) e, sobretudo, de parênquimas (medular e cortical) (Apêndice 7), que representam o essencial da superfície de uma secção de entrenó. É a atividade mais tardia do meristema

cambial que produz o floema secundário e, sobretudo o xilema secundário (Vallet, 1997).

É durante a fase de diferenciação celular que se produz a maior modificação na composição bioquímica de um órgão. Esta modificação resulta no espessamento das paredes das células de certos tecidos, derivado, de uma parte, da deposição de paredes secundárias celulósicas sobre a face interna das células adultas e, de outra parte, da impregnação das paredes de alguns tecidos (esclerênquima e tecidos condutores) por polímeros fenólicos hidrófugos como a lignina. É, sobretudo a este processo que se deve o aumento da massa volumétrica. A lignificação das paredes de certos tecidos especializados confere à haste as propriedades de resistência mecânica crescentes e uma diminuição de sua elasticidade (Vallet, 1997).

Durante a etapa de alongamento dos entrenós como resultado da atividade meristemática primária, apenas o xilema primário é lignificado; o teor em paredes celulares é, então, da ordem de 40% da matéria seca, dos quais 10% correspondem a lignina (Vallet, 1997). Somente bem após o final do alongamento do entrenó é que o parênquima medular e as fibras do esclerênquima primário se lignificam, mas de maneira diferente das fibras secundárias (Vallet *et al.*, 1996). Neste contexto, o espessamento das paredes pode ser considerado ainda pouco importante no compartimento primário.

No compartimento proveniente do crescimento cambial, o câmbio gera, de modo contínuo, anéis de floema e de xilema. O anel xilêmico secundário é muito mais espesso do que o anel floêmico. As paredes do xilema se lignificam progressivamente, de tal modo que, ao nível do entrenó, o teor em

paredes celulares atinge 72% da matéria seca, dos quais 22% é lignina (Vallet, 1997).

Conforme Allirand (1998), a massa volumétrica é maior em altas temperaturas e aumenta continuamente na etapa vegetativa e o teor de lignina cresce de 5 a 18% durante o desenvolvimento do entrenó. Segundo o autor, 80% da massa volumétrica de um entrenó com uma idade de 12 filocronos, é constituída de tecidos secundários, o que representa $0,20 \text{ g.cm}^{-3}$ nesta idade, contra $0,04 \text{ g.cm}^{-3}$ ao final da fase de alongamento, ou seja, antes do início da fase de crescimento em diâmetro.

As estruturas secundárias são metabolicamente inativas durante o crescimento, enquanto o compartimento metabólico é ativo e proporcional à velocidade de crescimento. O compartimento secundário (ou estrutural) tem, como papel essencial, o aumento da rigidez na estrutura da haste e, embora não seja diretamente implicado no processo de crescimento, permite um fluxo de seiva mais importante, podendo então garantir um suprimento de assimilados mais adequado ao atendimento da demanda futura dos órgãos reprodutores.

4.2.3.3. Relação entre as partes subterrânea e aérea

Uma outra relação extremamente importante para caracterizar a condição de crescimento de uma planta é a relação entre a biomassa produzida na parte aérea e a biomassa acumulada nas partes radicais (Allirand et al., 1992; Genter, 1995; Allirand, 1998; Lemaire & Millard, 1999). A Figura 29 mostra a evolução desta relação ao longo do desenvolvimento da planta. Esta

cinética da relação BMS/BMA também é relatada por Genter (1995) cujos valores, obtidos em condições não limitantes, foram similares aos aqui relatados. O autor também verificou um rápido decréscimo até o início do florescimento e uma diminuição menos acentuada, posteriormente. Os valores finais encontrados pelo autor são um pouco mais baixos do que os determinados no presente trabalho, o que pode ser atribuído ao estágio de desenvolvimento mais adiantado por ocasião da última amostragem daquele autor (sementes maduras).

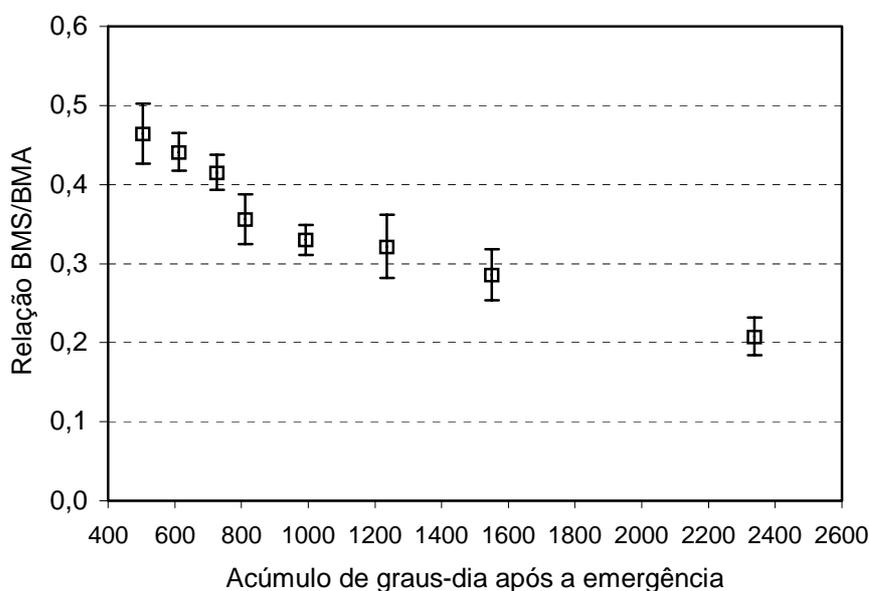


FIGURA 29. Evolução da relação entre a biomassa subterrânea (BMS) e a biomassa da parte aérea (BMA) da alfafa cv. Europe, durante o período experimental. As barras verticais representam o desvio padrão. Grignon, França, 1988.

O efeito de qualquer alteração no suprimento de C e/ou N necessita sempre ser analisado em termos de requerimento para ambos os recursos (Lemaire & Millard, 1999). No caso de plantas em fase de estabelecimento, o

suprimento de carbono é limitado pela pequena área foliar. A principal consequência deste baixo suprimento de C é a modificação na partição do mesmo entre a parte aérea e a parte radical, sendo que a alocação passa a ser feita em maior proporção para esta última. O inverso ocorre com aumentos na oferta de C (Ryle & Powell, 1972; Gastal & Saugier, 1986) seja qual for a causa (aumento na concentração de CO₂, aumento na temperatura ou maior interceptação da radiação solar por aumento da área foliar).

Além do que foi discutido, também é necessário considerar que a demanda da parte aérea no início do desenvolvimento da planta ainda é relativamente baixa, por força do pequeno número de meristemas aéreos existentes. À medida que o planta se desenvolve e tem seqüência o processo de ramificação, o número de meristemas em atividade aumenta de forma exponencial, conforme discutido anteriormente, assim como a área foliar. Isto determina um forte aumento na demanda aérea e um concomitante aumento na oferta de C via aumento na interceptação da luz. A partir deste momento, a repartição tende a se estabilizar em patamares em torno de 0,20 para a relação BMS/BMA (Genter, 1995) ou, expresso de outra forma, em cerca de 0,80 da relação entre a biomassa aérea e a biomassa total conforme Allirand (1998).

De acordo com o modelo de transporte de assimilados de Minchin *et al.* (1993), a resistência total para transporte desde a fonte até o dreno é menor entre a folha fonte e os drenos aéreos que entre esta mesma fonte e os drenos radicais. Assim, qualquer redução na concentração de substratos carbônicos nas folhas (sacarose) fonte deverá induzir uma maior fluxo de assimilados na direção da menor resistência. O inverso ocorre com aumentos na concentração

de substratos nas folhas fonte devido a limitações na demanda da parte aérea como, por exemplo, aquela determinada por baixas temperaturas ou limitações no suprimento de água e nutrientes, sobretudo N. Neste caso, haverá maior fluxo de C na direção da via de maior resistência, isto é raízes. Conforme Lemaire & Millard (1999), a maior resistência para transporte no floema para os meristemas radicais quando comparados aos meristemas da parte aérea, pode ser consequência de um maior número de conexões anatômicas entre os vasos do floema. Assim, a arquitetura anatômica do floema impõe uma espécie de prioridade para alocação do C aos meristemas aéreos, em situação não limitante à oferta de C.

A coordenação entre o crescimento da parte aérea e o crescimento radical tem sido reportada por muitos autores como consequência de um “equilíbrio funcional” (Brouwer, 1962; Davidson, 1969). Este conceito considera a planta como composta de apenas dois compartimentos funcionais: as raízes e a parte aérea, as quais estão envolvidas, respectivamente, na aquisição de N e de C. Já Lemaire & Millard (1999) identificam quatro compartimentos: folhas e raízes, que são diretamente envolvidos na aquisição de C e de N; os tecidos de sustentação (ex., caules) e os tecidos de estocagem. No caso de plantas em estágio reprodutivo os órgãos reprodutores podem, juntamente com o pivô, ser considerados como parte do compartimento de estocagem. Conforme Genter (1995), estes dois modos de estocagem correspondem aos dois modos de “reprodução” da planta (vegetativo e sexuado) e, segundo esse autor, são complementares, isto é, o total de biomassa relativa que lhes é alocada é aproximadamente constante, em torno de 30%. No caso presente, esta

proporção, medida ao final do período experimental, foi de cerca de 35%, sendo 18% correspondente à massa de inflorescências e 17% correspondente à massa de raízes. Esta diferença é devida, conforme já adiantado, ao fato de que a última amostragem daquele autor correspondeu a um estágio de desenvolvimento de sementes mais adiantado do que no presente caso, o que evidentemente altera a proporção relativa destes dois componentes devido à maior massa das inflorescências por efeito do maior número de grãos que já completaram o acúmulo de matéria seca.

4.2.3.4. Repartição da biomassa aérea acumulada

A representação gráfica da distribuição da biomassa aérea da planta por ocasião da última observação pode ser observada na Figura 30, enquanto que a distribuição dos totais por planta, dos diferentes compartimentos, pode ser analisada na Tabela 7.

Obviamente, a maior participação na biomassa aérea da planta coube às hastes de maior idade, as quais também tiveram maior oportunidade temporal de produzir ramificações secundárias. No entanto, o maior determinante deste maior rendimento são os aspectos anteriormente discutidos, quais sejam, a velocidade de emissão de novos fitômeros (filocrono) e o tamanho destes fitômeros (comprimento do entrenó, tamanho da folha), e não a participação da biomassa das ramificações. Na verdade, as hastes primárias foram as responsáveis pela maior parte da biomassa acumulada, conforme se verifica pelo exame da Tabela 7, ou seja, 73% da massa de folhas, 83% da massa de hastes e 71% da massa de inflorescências.

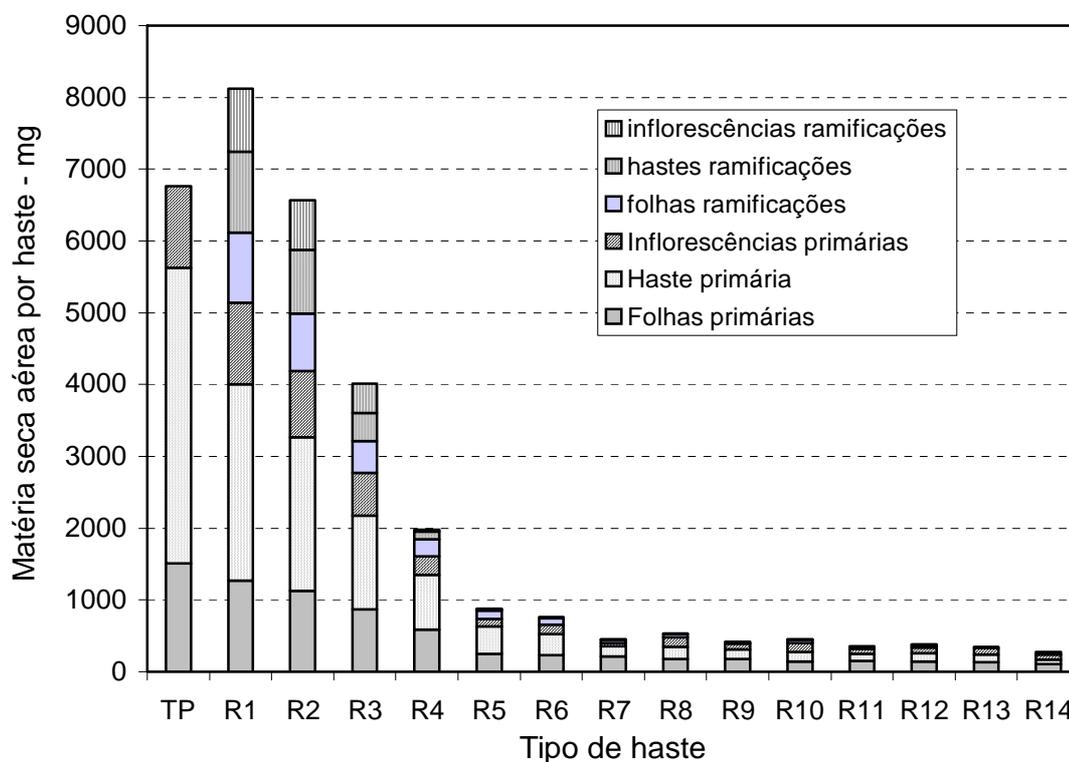


FIGURA 30. Repartição da matéria seca aérea da alfafa cv. Europe, entre as diferentes hastes da planta e no interior de cada haste primária e de suas ramificações (secundárias ou de outra ordem). Grignon, França, 1988.

TABELA 7. Repartição da matéria seca nos diversos compartimentos da planta de alfafa cv. Europe, e participação das hastes primárias na matéria seca da parte, no estágio de primeiras vagens maduras. Grignon, França, 1988.

	Folhas	Hastes	Infloresc.	Total da parte aérea	Raízes e pivô	Total da planta
MS/planta - g	9,7± 0,9	15,3± 1,1	7,0 ± 0,9	32,0	6,6 ± 0,8	38,6 ± 2,9
%MS total	25,0	39,6	18,2	82,8	17,2	100
% MS aérea	30,2	47,8	22,0	100		
Matéria seca das hastes primárias (HP e ramificações primárias)						
MS/planta - g	7,1± 0,2	12,7± 1,2	5,0 ± 0,7	24,8		
%MS do compartimento	73,2	83,4	70,8	77,5		

Embora a participação das ramificações possa ser relativamente importante na massa de inflorescências (cerca de 30%), esta participação certamente não terá reflexos importantes no rendimento de sementes. O simples fato de sua formação ocorrer mais tarde determinará que as sementes eventualmente produzidas nestas inflorescências não estejam, em sua maioria, adequadamente formadas por ocasião da colheita (efeito temporal), além de sofrerem efeitos de ordem trófica (repartição de C e N), conforme amplamente ilustrado na literatura. Para efeitos de simplificação do processo de modelagem, para evitar excessiva manipulação durante o acompanhamento do desenvolvimento da planta e, pelas razões acima aludidas, estas não foram consideradas no estudo de morfogênese. No entanto, assim como para o restante da biomassa de ramificações secundárias, elas devem ser consideradas na análise da repartição, pois constituem drenos importantes, que podem ter implicações no desenvolvimento da haste-mãe, ao menos no início do desenvolvimento de cada uma delas, ou seja, no seu período heterotrófico em termos de aquisição de carbono.

A discussão que segue estabelece relações entre a condição de crescimento (velocidade, área de intercepção da luz, etc.) e biomassa ou número de órgãos ao nível de cada haste primária, verificadas na última avaliação das plantas destinadas ao estudo da morfogênese.

Uma primeira relação alométrica determinante do acúmulo de biomassa é a velocidade com que o processo de desenvolvimento de um determinado órgão ocorre. Assim, o filocrono pode ser uma variável pertinente

para explicar o acúmulo de massa, decorrente da aquisição de carbono de uma haste, conforme se observa na Figura 31.

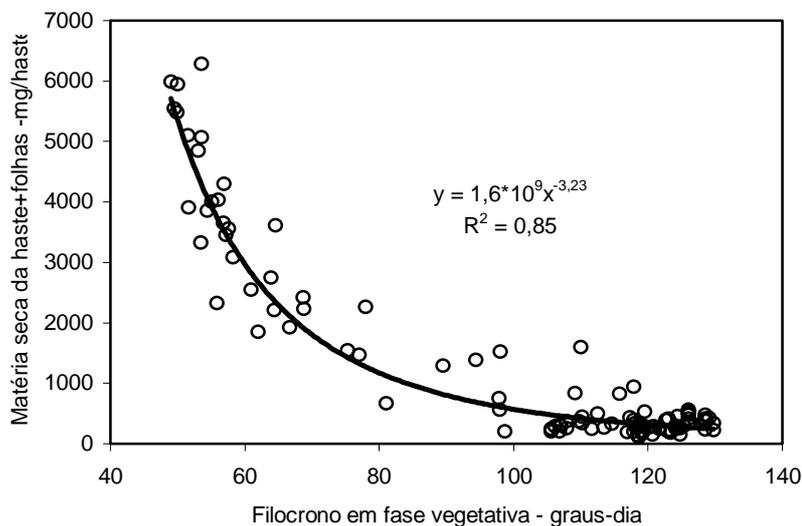


FIGURA 31. Relação entre o filocrono de cada haste primária da alfafa cv. Europe, na etapa vegetativa, e a biomassa total (nós, entrenós e folhas) formada até os primeiros legumes maduros. Grignon, França, 1988.

No entanto, esta relação traz embutido um erro devido ao fato de que as ramificações de filocrono maior (mais tardias e mais lentas) também emitiram um menor número de fitômeros por haste, uma vez que a iniciação das mesmas é progressivamente mais tardia, conforme sua ordem hierárquica na HP. Uma forma de eliminar este confundimento é o estabelecimento da relação entre velocidade e peso médio dos fitômeros que compõem esta haste, conforme a Figura 32. O peso médio do entrenó não foi medido diretamente, mas estimado pela divisão da massa da haste pelo número de fitômeros, conforme apresentado no Apêndice 6.

Verifica-se, na Figura 32, que o peso médio do entre nó obedece a uma relação alométrica com a velocidade de emissão de fitômeros. Por outro

lado, a própria aquisição do carbono necessário à formação de novos fitômeros em cada haste, uma vez terminada sua etapa heterotrófica, depende da área de captação de energia luminosa, ou seja, da área foliar formada. Conforme já demonstrado anteriormente (Figuras 15 e 16) a área foliar formada por haste até o estágio primeiros legumes maduros, foi decrescente a partir da HP. Desta forma, é de se esperar que o fornecimento de carbono, resultante da área foliar própria de cada haste, determine também a biomassa incorporada a cada fitômero.

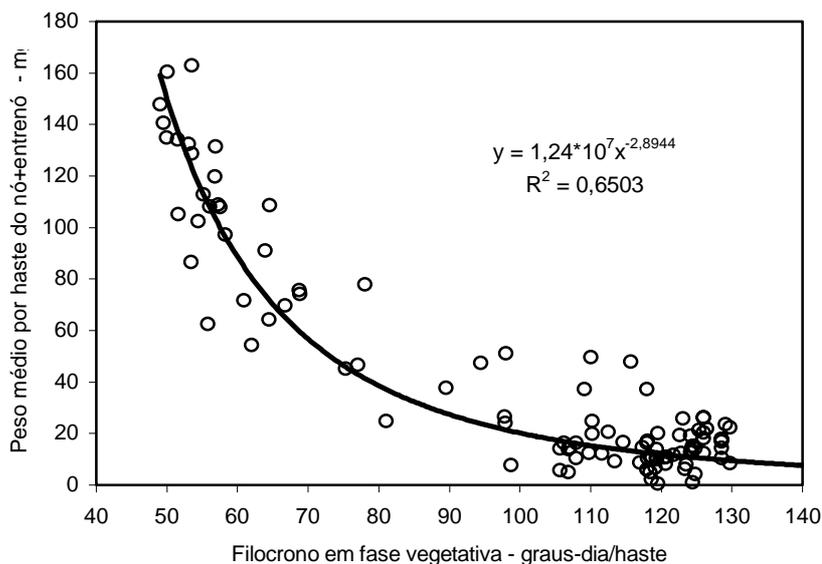


FIGURA 32. Relação entre o peso médio do fitômero por haste primária da alfafa cv. Europe (apenas o peso do nó e entrenó, sem a folha correspondente) e o filocrono de cada haste na etapa vegetativa. Grignon, França, 1988

Esta relação pode ser visualizada na Figura 33 e expressa um aumento linear do peso médio do compartimento estrutural do fitômero (nó+entrenó) na medida em que a área foliar total por haste for maior.

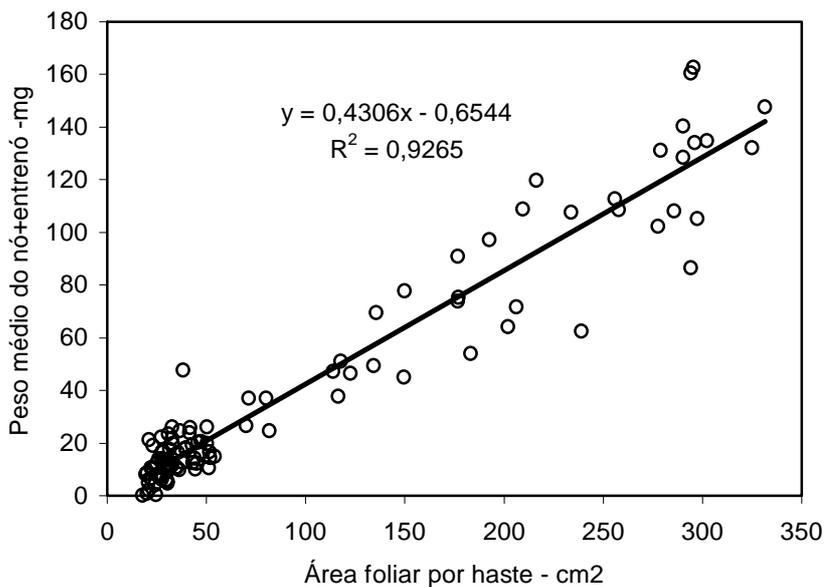


FIGURA 33. Relação entre o peso médio do nó + entrenó de cada haste e a área foliar formada por haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

Conforme discutido anteriormente, o maior peso do compartimento estrutural de cada fitômero, decorrente tanto do aumento em comprimento como, e principalmente, do aumento em diâmetro (Allirand, 1998) deverá proporcionar uma maior circulação de seiva e, por conseqüência, maior facilidade e maior aporte de carboidratos para o desenvolvimento da inflorescência associada a cada fitômero, o que justificaria o maior número médio de flores por inflorescência nas hastes de ordem inferior (HP a R4). Junte-se a isto o maior tamanho das folhas e a conseqüente maior área foliar destas hastes e tem-se justificada a sua produção mais importante de flores, ou seja, maior captação e melhor redistribuição do carbono para sua formação.

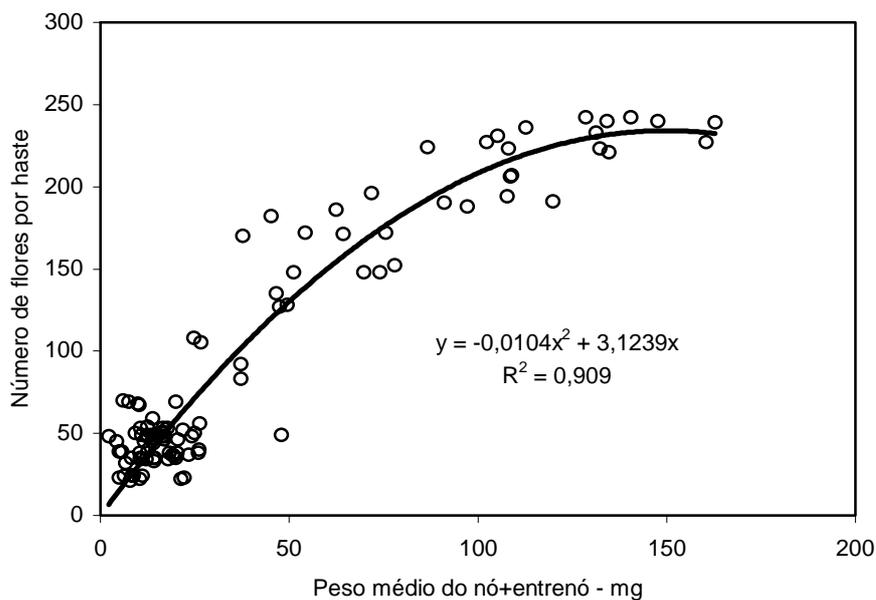


FIGURA 34. Relação entre o peso médio do nó + entrenó e o número de flores formadas por haste primária de alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

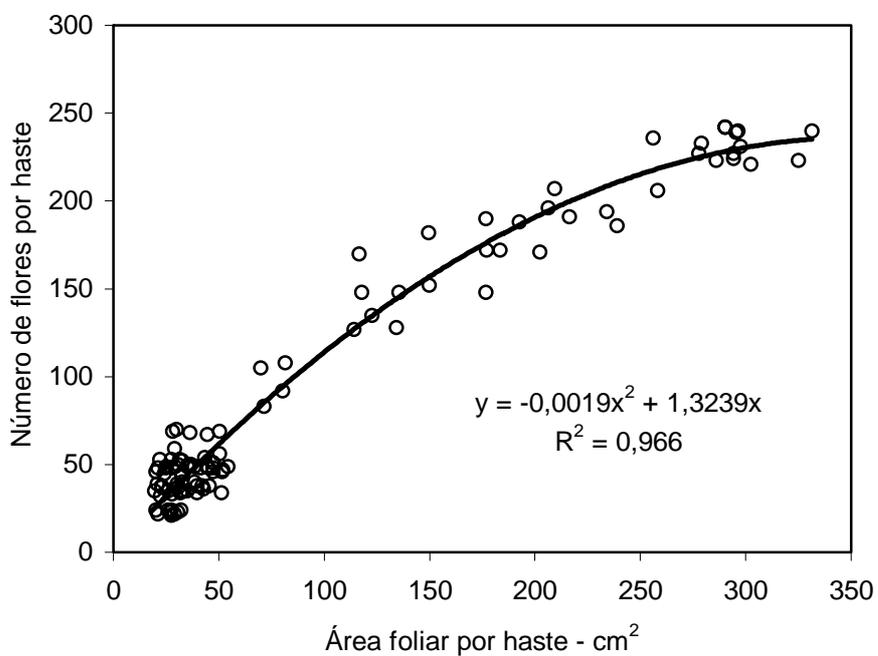


FIGURA 35. Relação entre a área foliar formada em cada haste e o número de flores produzidas por haste primária em alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.

O aumento no número de flores formadas por haste obedece a relações quadráticas (forçadas pela origem) com o peso médio do compartimento estrutural (nó + entrenó) e com a área foliar formada por haste.

A estabilização do número de flores com pesos médios de entrenós acima de 100 mg pode significar que o número potencial de flores do genótipo foi atingido e que posteriores aumentos nesta variável não se refletem em aumento no número de flores produzidas. No entanto, o número de flores por haste é, naturalmente, altamente dependente do número de inflorescências formadas. Esta dependência seguiu um modelo sigmoidal, conforme se pode observar no Apêndice 8. Este comportamento foi devido ao fato de que as primeiras inflorescências formadas em qualquer tipo de haste, apresentam um menor número de flores, e que estas primeiras inflorescências tinham um número ainda mais baixo nas hastes de ordem mais elevada. Já a estabilização no número de flores acima de um determinado número de inflorescências ocorre nas hastes HP a R4, como consequência da diminuição no número de flores por inflorescência nas inflorescências mais próximas do ápice.

As hastes com peso médio do fitômero acima de 100 mg foram apenas a HP, R1 e R2 (Apêndice 6), as quais haviam paralisado seu crescimento. Por esta razão, é de se esperar que, com o aumento do número de inflorescências além de certo limite, ocorra um aumento cada vez mais reduzido no número total de flores formadas por haste.

Desta forma, a Figura 34, demonstra apenas que a relação entre o peso médio do entrenó e o número de flores formadas poderia ser válida somente na fase linear, situada entre aproximadamente 30 e 100 mg. Valores inferiores não mostram claramente esta relação e valores superiores tendem a uma estabilização, devido aos aspectos acima discutidos. No entanto, este intervalo se situa na fase também linear da relação entre o número de flores por inflorescências e o número de inflorescências por haste, ou seja, é função direta do número de inflorescências, que é maior nas hastes de maior peso médio dos entrenós. Portanto, o peso médio do entrenó não é uma variável pertinente para explicar o número de flores produzidas por uma haste, constituindo-se apenas numa variável intermediária.

Por outro lado, a área foliar por haste parece ser mais pertinente como variável explicativa do número de flores formadas, pois está diretamente envolvida na absorção do carbono necessário ao atendimento da demanda para formação dos órgãos florais. A análise da Figura 35 permite identificar limites mínimo e máximo de área foliar. Uma área foliar de 20 cm² parece ser o limite mínimo para a emissão de flores e corresponde, aproximadamente, a uma a quatro inflorescências emitidas (Apêndice 9). A partir de 250 a 300 cm² de área foliar, praticamente não mais se observou aumentos no número de flores por haste. Isto decorreu da paralisação da emissão de novos fitômeros nas hastes de ordem inferior (HP e R1 a R3). O aumento entre os limites mínimo e máximo pode ser imputado, fundamentalmente, ao número de inflorescências por haste, uma vez que o tamanho de folha não guardou relação com o número de flores por inflorescência. O Apêndice 10 permite

distinguir apenas dois grupos de inflorescências: aquelas cujas hastes apresentavam um tamanho médio da folha superior a 6 cm² e aquelas com área inferior a este limite. Desta forma, assim como para o peso médio do fitômero, também é difícil imputar à área foliar formada por haste um efeito direto sobre o número de folhas formadas. Disto decorre que, embora esteja embutido o efeito trófico devido à maior área foliar por haste, esta variável é também apenas uma variável intermediária, decorrente, fundamentalmente, do efeito ontogênico do tipo de haste.

Portanto, o que realmente deve explicar de forma mais pertinente os efeitos hierárquicos da ontogenia da planta e da haste sobre o seu número potencial de flores é a variável determinante desta ontogenia, qual seja a temperatura, normalizada através da expressão do filocrono. Seu efeito sobre o número de inflorescências por haste e sobre o número total de flores por haste pode ser observado nas Figuras 36 e 37.

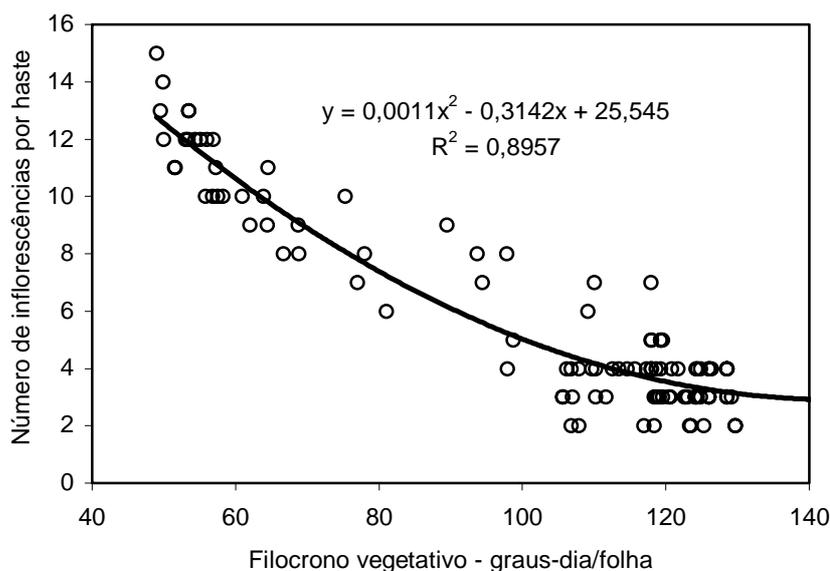


FIGURA 36. Relação entre o filocrono e o número de inflorescências por haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1998.

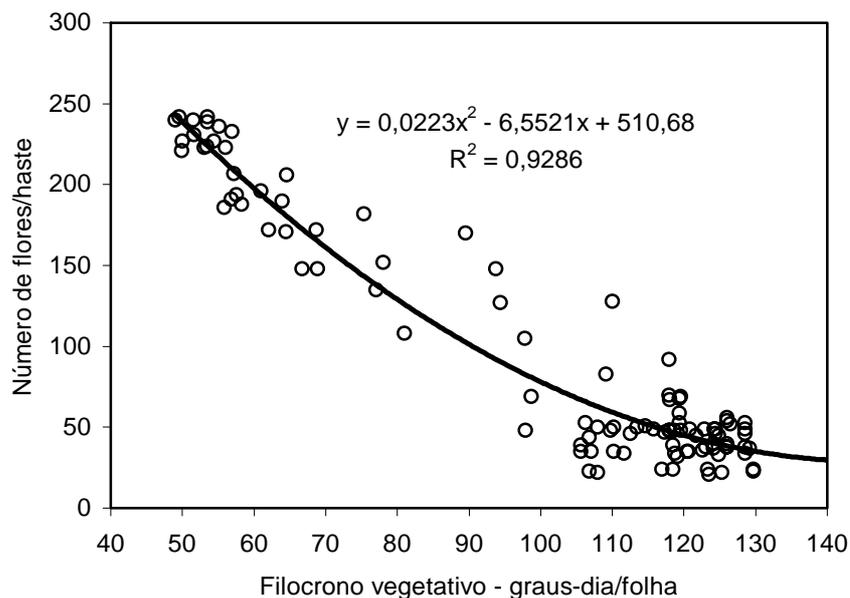


FIGURA 37. Relação entre o filocrono e o número de flores formadas por haste primária da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1998.

Embora haja uma certa dispersão nos valores das hastes intermediárias e de ordem superior, que podem ser devidas à baixa freqüência das observações (semanais), mas também ao baixo número de plantas utilizadas, a tendência do efeito da velocidade de desenvolvimento é clara. Embora o filocrono traga embutido um efeito trófico devido ao tamanho da folha que lhe é inversamente associada, é a variável mais pertinente para explicar o número final de flores formadas por haste, devido ao seu efeito sobre o número total de fitômeros emitidos no período considerado. Quanto mais rápido for o crescimento de uma haste, maior será o número de fitômeros e o número de inflorescências. Se esta maior velocidade também for acompanhada de uma área de folha maior em cada fitômero formado, juntar-se-á também um efeito de ordem trófica difícil de dissociar da velocidade em si. Todas estas razões

reforçam a escolha da variável temperatura e a ontogenia da planta como padrões da modelagem proposta para expressar o potencial de produção de flores para uma planta isolada, na ausência de competição por luz e sem limitação por água ou nutrientes.

4.3. Síntese do modelo de desenvolvimento e produção de flores

Com base na análise até aqui realizada, é possível descrever o desenvolvimento do número de flores de uma planta a partir dos seguintes elementos:

- A velocidade de formação dos fitômeros da HP é superior àquela das suas ramificações primárias;
- Com base na velocidade de emissão de fitômeros, é possível classificar as hastes em dois grupos: o primeiro é representado pela HP e as ramificações R1 a R4, com velocidade superior, e o segundo pelas demais ramificações, embora as hastes R5 e R6 possam apresentar comportamento intermediário;
- O surgimento destas ramificações é sincronizado com o desenvolvimento da HP;
- A indução floral determina uma mudança na velocidade de emissão de fitômeros, independentemente do tipo de haste;
- A indução floral inicia na HP após a decorrência de cerca 860 graus-dia após a emergência e o florescimento das demais hastes é uma

função ontogênica do desenvolvimento da HP, iniciando-se em fitômeros de ordem progressivamente mais baixa conforme a ordem da ramificação;

- Em termos de velocidade de desenvolvimento, as hastes do grupo 1 (HP a R4) produzem maior número de inflorescências e um número médio de flores por inflorescência mais elevado do que as hastes do grupo 2;

- O número de flores por inflorescência segue um padrão de evolução que depende da posição hierárquica da mesma sobre a haste, e este padrão é diferente para as hastes do grupo 1 em relação às hastes do grupo 2;

- A maior parte do rendimento de flores por haste é devida à contribuição das hastes do grupo 1. O papel das demais hastes pode ser o de constituir “hastes de reserva” que assumiriam o crescimento da haste de ordem imediatamente inferior no caso de sua supressão acidental;

- O comportamento das ramificações secundárias pode afetar o desenvolvimento das ramificações primárias e sua contribuição no total de flores pode ser importante, mas ainda necessita estudos mais aprofundados.

As leis de resposta à temperatura, que caracterizam o funcionamento dos diferentes meristemas, assim como as coordenações hierárquicas constatadas, permitiram estabelecer um modelo de desenvolvimento e de produção de flores da haste seminal e de suas ramificações, cujas características são sintetizadas na Tabela 7.

TABELA 7. Descrição sintética da modelagem do desenvolvimento potencial da alfafa e da produção de flores.

Processo	Formalização	Parâmetros	Hipóteses
Surgimento de fitômeros	$NEN = b \sum_{t=1}^t \theta$ <p>Filocrono (φ) = 1/b</p>	<p>Tb=0</p> <p><u>Se etapa vegetativa:</u> $\varphi_{HP} = 51$ GD $\varphi_{R1 \text{ a } R2} = 57$ GD $\varphi_{R3} = 64$ GD $\varphi_{R4} = 85$ GD $\varphi_{R5 \text{ a } Rn} = 128$ GD</p> <p><u>Se etapa reprodutiva:</u> $\varphi_{HPaR4} = 100$ GD $\varphi_{R5 \text{ a } R6} = 148$ GD $\varphi_{R7 \text{ a } Rn} = 230$ GD</p>	<p>A velocidade de surgimento de fitômeros é função linear da temperatura, expressa em acúmulo de graus-dia.</p> <p>A velocidade de surgimento de fitômeros, após a indução floral, é diferente da velocidade no estágio vegetativo</p>
Passagem da etapa vegetativa à reprodutiva (localização da 1ª inflorescência – 1EN _R)	<p><u>Para HP:</u> Se $\sum_{emerg}^j \theta < \theta_L = \varphi_V$ Se $\sum_{emerg}^j \theta > \theta_L = \varphi_R$</p> <p><u>Para ramificações:</u> 1EN_R = 1EN_{RHP} - (a + bOR) a = defasagem 1EN_{RHP}/1EN_R b = constante de defasagem</p>	<p><u>Para HP:</u> $\theta_L = 860$ °C</p> <p><u>Para ramificações:</u> a = 3,17 b = 0,61</p>	<p>A passagem da etapa vegetativa à reprodutiva na HP, depende de um acúmulo mínimo de temperaturas após a emergência.</p> <p>A indução ao florescimento não ocorre ao mesmo tempo para toda a planta, mas o surgimento do primeiro fitômero reprodutivo é sincronizado com o desenvolvimento da HP.</p>
Surgimento das ramificações	$NR = -a + b(NEN_{HP})$	a = - 4,3887 b = 1	O ritmo de surgimento das ramificações é constante e igual ao ritmo de desenvolvimento da HP, mas defasado de um certo número de fitômeros.
Surgimento de inflorescências	$NI = NENR$ $\frac{j}{NI} = NER / \varphi_R$ IF	$\varphi_{R(HP;aR4)} = 100$ GD $\varphi_{R(R5aR6)} = 148$ GD $\varphi_{R(R7aRn)} = 230$ GD	O ritmo de surgimento das inflorescências é igual ao ritmo de surgimento dos fitômeros reprodutivos
Número de flores produzidas em cada inflorescência	$NF/I = f(OI)$ (ordem da infl.) <u>Para HP a R4:</u> $NF/I = a + bOI + cOI^2$ <u>Para R5 a Rn:</u> $NF/I = a + bOI$	<u>Para HP a R4:</u> a = 13,009; b = 2,8366; c = 0,0166 <u>Para R5 a Rn:</u> a = 10,695 ; b = 0,6976	O número de flores por inflorescência depende do tipo de haste (posição hierárquica na planta) e da ordem da inflorescência (posição hierárquica na haste)
Limitação do número de infloresc. por haste	$NI_{HP-R6} = a + bOH$ OH = ordem da haste	a = 13,158 b = -1,515	O desenvolvimento de uma haste é determinado, possivelmente, por razões de ordem trófica.
Número total de flores por haste e número total de flores por planta.	$NF / H = \sum_{HP=1}^{R-n} \sum_1^n NF / I \times NI$ $NF = \sum_{HP}^{Rn} \left[\left(\sum_{IF}^j \theta / \varphi_R \right) \times NF/I \right]$	Conjunto dos parâmetros apresentados para os processos de base.	<p>Numa condição de crescimento potencial, o número de flores produzidos por uma haste e o número de ramificações surgidas é função exclusiva da temperatura.</p> <p>O número de flores produzidas por uma planta, no crescimento a partir da semente, é função do somatório das flores produzidas por haste.</p>

4.4. Montagem, funcionamento e teste do modelo.

Neste tipo de trabalho, provavelmente, teria sido mais adequada a utilização de uma planilha de ajuda interativa à programação tal como “Model Maker”, que permitiria uma representação sob a forma de diagrama de compartimentos, de variáveis e de fluxos, das diferentes equações que constituem um modelo, permitindo a obtenção imediata das variáveis de saída sob forma de gráficos ou de arquivos do tipo ASCII. No entanto, em se tratando de um modelo relativamente simples com apenas uma variável de entrada, a utilização da planilha eletrônica Microsoft Excel revelou-se adequada, apesar da dificuldade em estabelecer simulações e da impossibilidade de se utilizar um passo de tempo inferior a um dia por períodos longos devido à limitação em tamanho.

Um exemplo da programação da planilha para o desenvolvimento da HP e R1 é apresentado no Apêndice 5. As variáveis de saída foram programadas para serem apresentadas em forma gráfica, como será demonstrado na seqüência.

A Figura 38 simula o desenvolvimento de todas as hastes, utilizando as mesmas temperaturas ocorridas no experimento 1 até um acúmulo de 2300 graus-dia, enquanto que a Figura 39 simula esta evolução utilizando uma temperatura média diária fixa de 12 °C, no mesmo número de dias.

As Figuras 40 a 43 demonstram a validação do modelo com dados independentes das cultivares Europe e Cinna, respectivamente, e que foram submetidas às mesmas condições de crescimento (mesma casa de vegetação, mesmas data de emergência, de solo, de nutrição e disponibilidade hídrica).

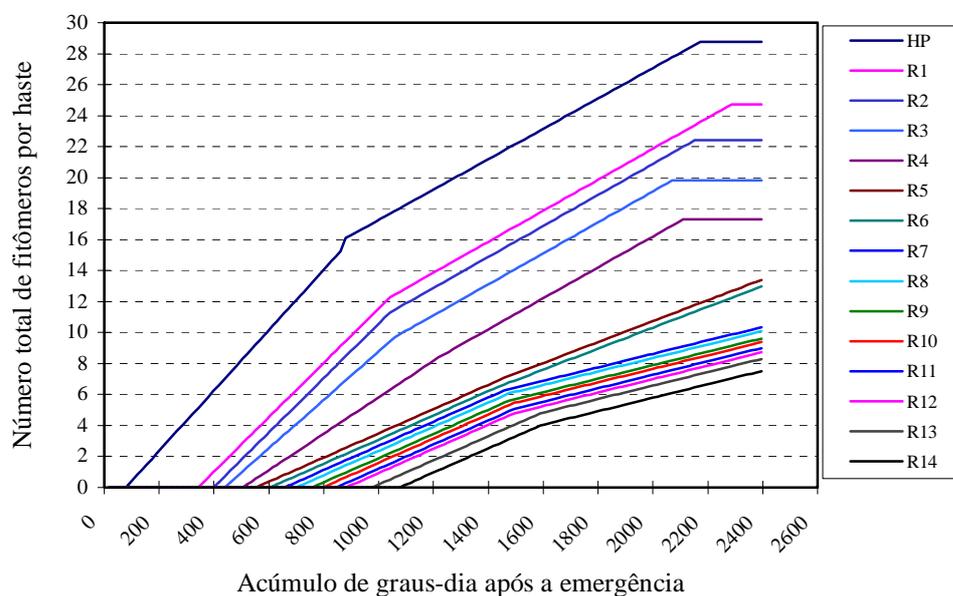


FIGURA 38. Simulação da evolução do número de fitômeros em cada haste primária da alfafa cv. Europe, durante 135 dias após a emergência, com temperatura média de 18 °C.

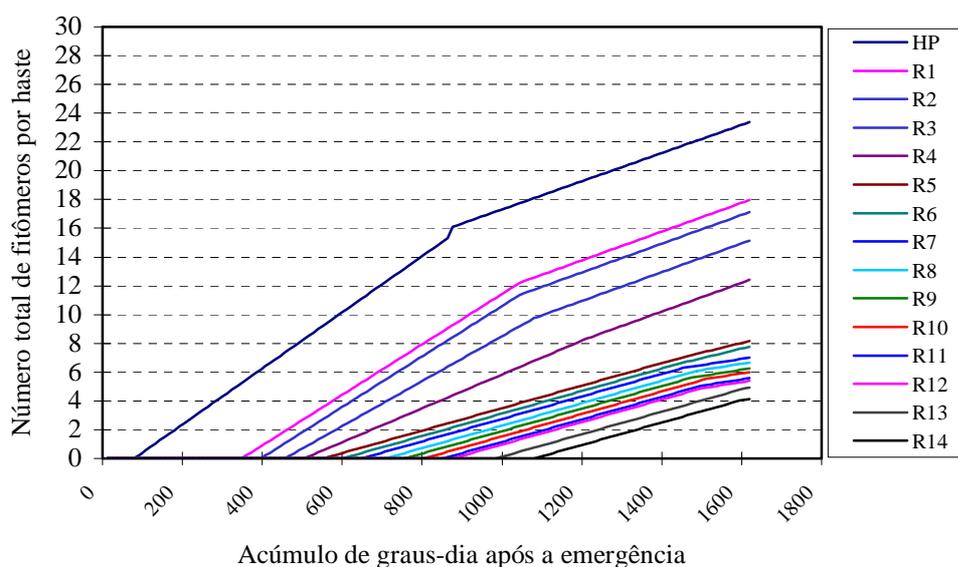


FIGURA 39. Simulação da evolução do número de fitômeros em cada haste primária da alfafa cv. Europe, durante 135 dias após a emergência, com temperatura média de 12 °C.

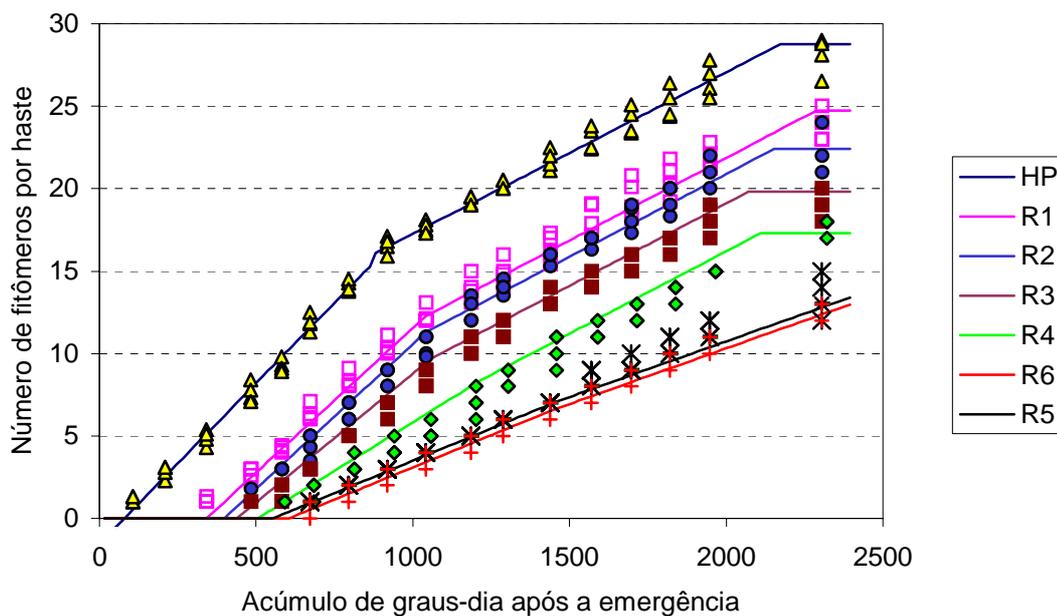


FIGURA 40. Validação do modelo de evolução do número de fitômeros das hastas HP a R6 com quatro plantas da variedade Europe, independentes das que originaram o modelo.

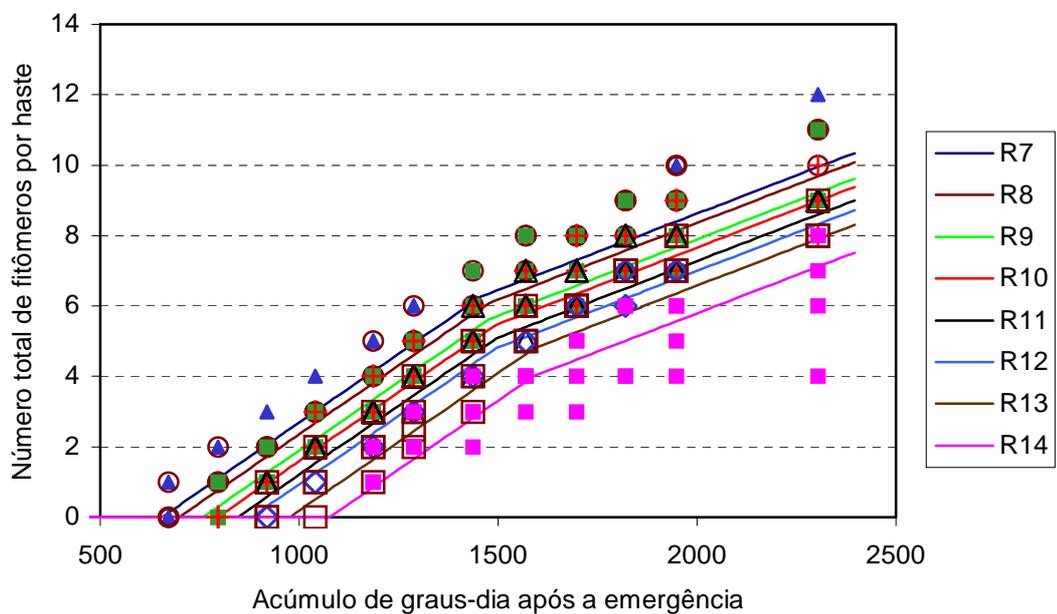


FIGURA 41. Validação do modelo de evolução do número de fitômeros das hastas R7 a R14 com quatro plantas da variedade Europe, independentes das que originaram o modelo.

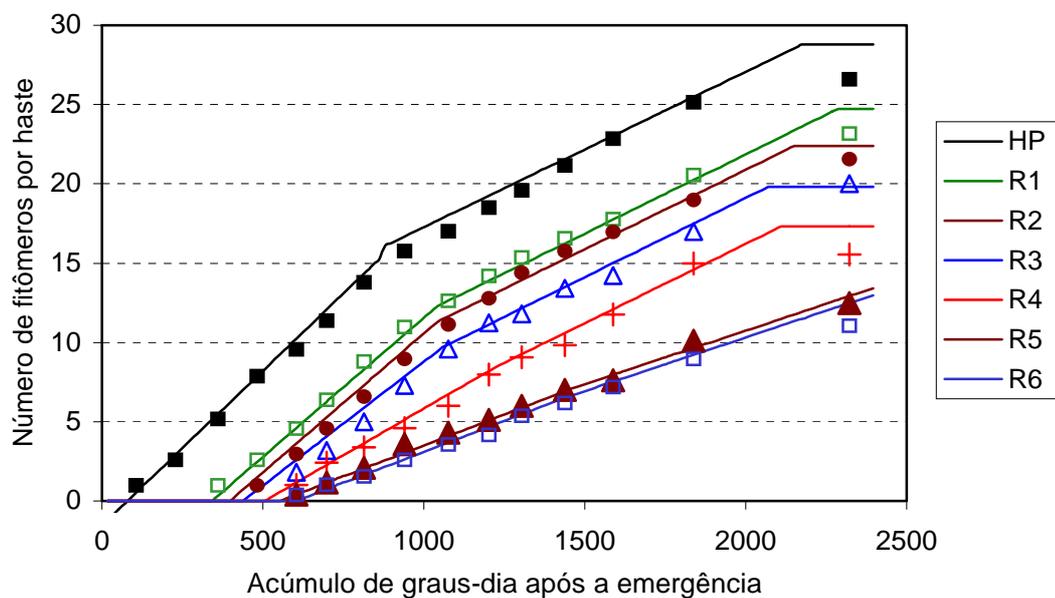


FIGURA 42. Validação do modelo de evolução do número de fitômeros das hastas HP a R6, com a média de 10 plantas da variedade Cinna

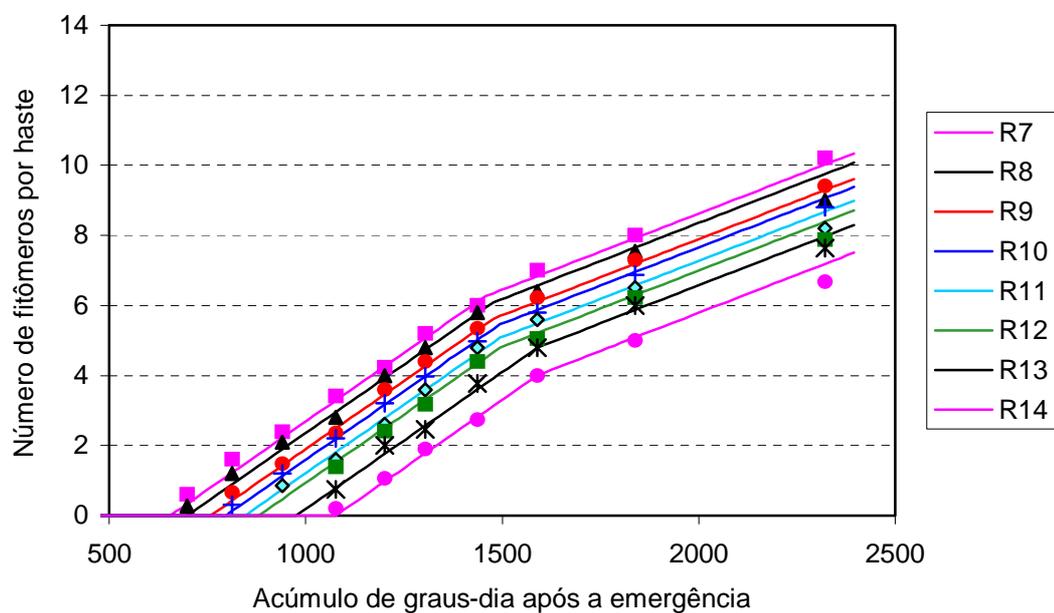


FIGURA 43. Validação do modelo de evolução do número de fitômeros das hastas R7 a R14, com a média de 10 plantas da variedade Cinna

A simulação efetuada com temperatura mais baixa demonstra que o número de fitômeros formados no mesmo período é mais baixo e que, ao final deste tempo, algumas hastes ainda não haviam florescido, enquanto com temperatura mais alta todas alcançaram a etapa reprodutiva. No entanto, conforme o modelo, a ordem do primeiro fitômero reprodutivo não se altera uma vez que este fixa um somatório de graus-dia para que comece a ocorrer a indução floral. Muitos autores citam um efeito importante da temperatura sobre a ordem do primeiro fitômero reprodutivo, que é tão mais baixo quanto mais elevada for a mesma (Medler *et al.*, 1955); Dobrenz *et al.*, 1965; Sato, 1971, Lee & Smith, 1972; Pearson & Hunt, 1972a; Faix (1974) citado por Fick *et al.*, 1988, entre outros). Allirand (1998) propôs um modelo de resposta da ordem do primeiro fitômero reprodutivo à temperatura, para um fotoperíodo constante (Apêndice 12). No entanto, os resultados do presente experimento não concordam com aquele modelo, apesar de obtido com a mesma cultivar. Além do mais, é necessário que se considere, também, o indissociável efeito da duração do dia e do genótipo, para que se tenha um modelo que possa prever adequadamente a posição do primeiro fitômero reprodutivo.

O teste do modelo de evolução do número total de fitômeros formados em cada haste em função do tempo térmico decorrido, efetuado com a plantas da mesma cultivar Europe e na mesma condição de crescimento (Figuras 40 e 41), demonstra um ajuste adequado para as hastes HP a R4, uma ligeira dispersão para R6 e R5 e uma dispersão relativamente importante para as demais ramificações. No entanto, a tendência geral segue bem o modelo proposto, apesar do baixo número de plantas (o que de certo modo

pode inviabilizar o teste, tendo em vista que a variabilidade dentro do material em estudo é normalmente elevada²). Por outro lado, o teste com a cultivar Cinna, embora nos tenha sido fornecida, por representar um material contrastante com a cultivar Europe, apresentou um ajuste ao modelo bem mais pertinente que o ajuste verificado com plantas da própria cultivar que gerou os modelos propostos (Figuras 42 e 43), embora trate-se da média de todas as plantas, o que mascara a variabilidade interplantas. Por casualidade, a cultivar Cinna, apresenta o mesmo tipo de resposta no que tange ao momento de transição da etapa vegetativa para a reprodutiva, que a cultivar Europe. Desta forma, conforme se observa nas Figuras 42 e 43, não apenas este momento de transição foi adequadamente previsto pelo modelo como também o desenvolvimento de cada haste da planta.

Uma outra validação do modelo de desenvolvimento da HP foi estabelecida utilizando dados de Medeiros (1995) com a cultivar Crioula, mas com o acúmulo de graus-dia recalculado para temperatura base de 0 °C (Figura 42), uma vez que o autor utilizou as temperaturas base propostas por Ostand & Fick (1983) e Went (1956), respectivamente para a T_b mínima e máxima. Verifica-se que o modelo, mais uma vez, reproduz adequadamente a velocidade de acúmulo de novos fitômeros, embora o momento exato de passagem à etapa reprodutiva tenha sido ligeiramente antecipado pelo modelo, evidenciando, mais uma vez, a necessidade de que este parâmetro seja modulado em função do genótipo.

² No entanto, o processo de seleção de plântulas de mesma data de germinação e a posterior eliminação das plantas que se afastavam da média, ao longo das amostragens para determinação da evolução da biomassa, permitiram uma diminuição considerável desta variabilidade.

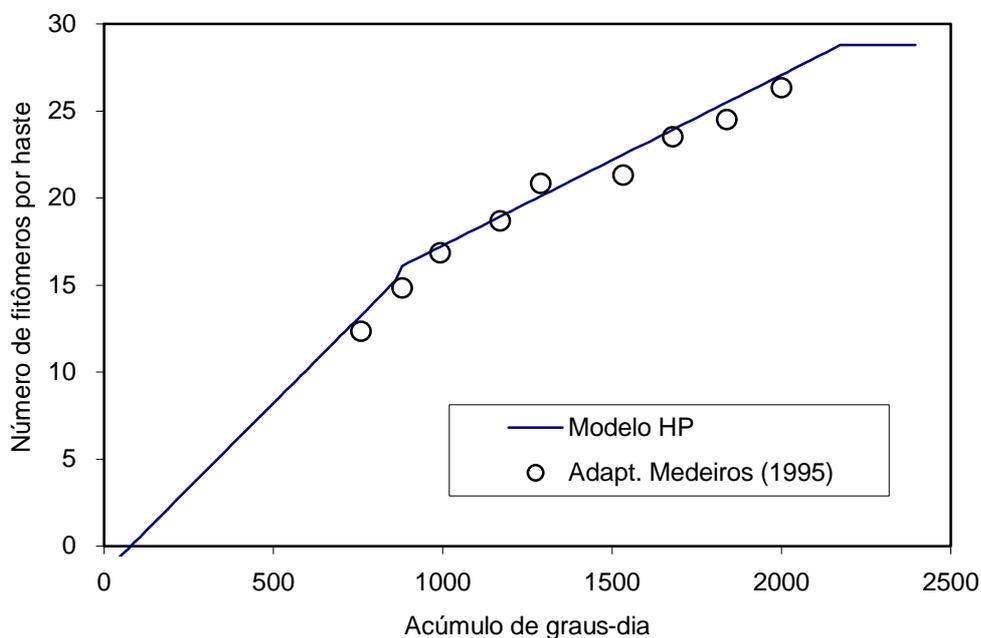


FIGURA 44. Comparação dos resultados de Medeiros (1995), obtidos com a cv. Crioula, de alfafa, ao modelo de evolução do número de fitômeros da HP.

Assim, ao menos no que diz respeito aos modelos filocrônicos de dada tipo de haste, é possível considerar que o efeito genotípico pode não ser importante. No entanto, o momento de passagem à etapa reprodutiva é uma variável que deverá ser objeto de estudos mais detalhados, em condições controladas de temperatura e fotoperíodo e com um grande número de genótipos.

A validação do número total de fitômeros formados por planta, assim como do número de inflorescências, que representam o somatório da evolução de cada haste, foi efetuado com as mesmas quatro plantas independentes da cultivar Europe e a média das dez plantas da cultivar Cinna.

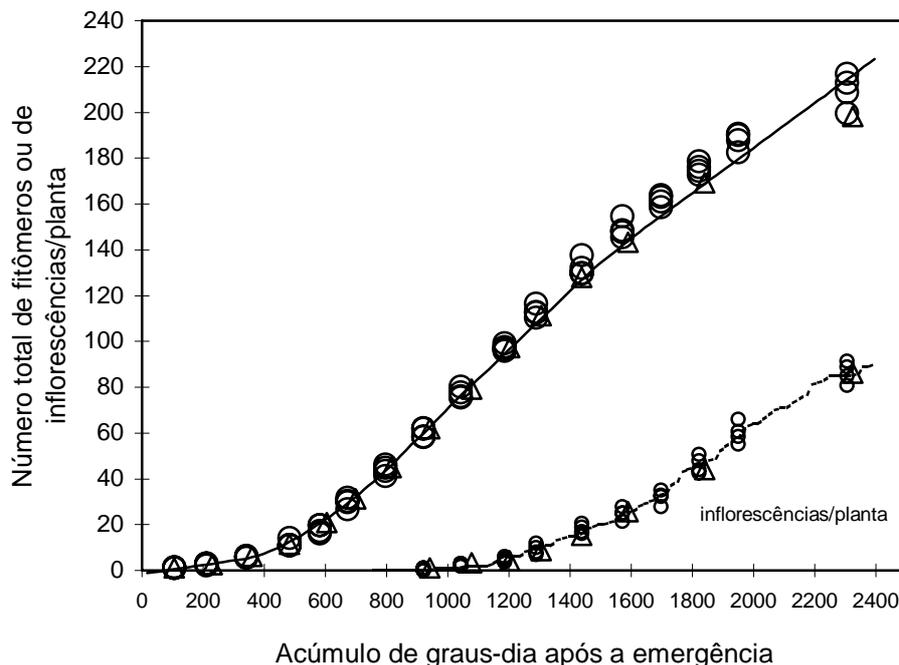


FIGURA 45. Evolução do número total de fitômeros e de inflorescências por planta previstas pelo modelo (linhas) e observadas em quatro plantas da cv. Europe (círculos) e na média de dez plantas da cv. Cinna (triângulos).

O resultado, observado na Figura 45, demonstra um elevado grau de ajuste, em que pese o baixo número de plantas utilizado. Ressalte-se, novamente, o processo de “seleção” que resultou nas quatro plantas da variedade Europe e o fato de se utilizar a média das plantas da variedade Cinna, que contribuiu para diminuir a possível variabilidade entre plantas. Apesar desta crítica, pode-se considerar que as bases do modelo são adequadas, embora necessite ser testado com maior número de plantas e, sobretudo em variáveis condições de temperatura, fotoperíodo e intensidade luminosa.

5. CONCLUSÕES

Numa condição de crescimento em que apenas a temperatura e a radiação solar são variáveis e as demais ofertas do meio suprem a demanda, o funcionamento de uma planta isolada (ausência de competição) pode ser considerado no potencial determinado pelas suas características genéticas. Nesta condição, é possível estabelecer que:

- a velocidade dos processos que resultam na morfogênese da planta de alfafa é, fundamentalmente, determinada pela temperatura. A velocidade que caracteriza o desenvolvimento das diferentes hastes revela-se como a variável mais pertinente para explicar o desenvolvimento e acúmulo de biomassa da planta e, por conseqüência o número total de flores que esta planta pode potencialmente produzir. Esta velocidade de desenvolvimento está associada à produção de biomassa e tamanho do órgão produzido. No caso de uma haste, maior velocidade determina fitômeros maiores, com maior massa de entrenó e maior tamanho da folha, o que deve redundar em maior área de captação de energia luminosa, maior fixação de carbono e maior translocação para o atendimento da demanda das inflorescências em formação:

- a velocidade de emissão de fitômeros, quando relacionada ao tempo térmico expresso como graus-dia, é constante e diferente conforme o tipo de haste considerada, podendo ser expressa em termos de filocrono. No crescimento a partir da semente, a haste seminal (HP – haste principal) apresenta filocrono superior ao de suas ramificações, cujo surgimento é sincronizado com o desenvolvimento da HP. Com base na velocidade de emissão de fitômeros, é possível classificar as hastes desta planta em dois grupos: o primeiro é representado pela HP e as ramificações R1 a R4, com velocidade superior, e o segundo pelas demais ramificações, embora as hastes R5 e R6 possam apresentar comportamento intermediário;

- a passagem de uma haste do estágio vegetativo ao reprodutivo determina uma diminuição na velocidade de emissão de fitômeros de cerca de 50%;

- a indução floral não ocorre simultaneamente nas diferentes hastes mas existe uma coordenação entre o início do florescimento da HP e aquele das suas ramificações primárias, revelando uma interdependência ontogênica, passível de modelagem;

- o número de inflorescências formadas por uma haste, até um momento dado, depende da temperatura através de seu efeito sobre o início do florescimento – que determina a ordem do primeiro fitômero reprodutivo – e sobre a velocidade de emissão destes fitômeros. O número total de inflorescências produzido é limitado pelo abortamento do ápice meristemático das hastes de maior idade;

- o número de flores formadas por inflorescência obedece a modelos diferentes para os grupos de haste 1 e 2, mas ambos são baseados na ordem da inflorescência sobre a haste. Os modelos gerados consideram, portanto, a resposta desta variável como uma função ontogênica relacionada à ordem da inflorescência e o tipo de haste.

A partir das considerações acima, é possível estabelecer um modelo de desenvolvimento e de produção de flores da haste seminal e de suas ramificações, baseado apenas na temperatura e nas coordenações hierárquicas que caracterizam o funcionamento dos diferentes meristemas da planta, ou sejam suas relações ontogênicas.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A tentativa de estabelecer modelos de desenvolvimento morfológico das plantas que redundam na produção de biomassa ou outros atributos de interesse agrônomico não deve ter caráter meramente preditivo. Não há dúvida que a busca destes modelos preditivos é também um objetivo importante uma vez que orientarão decisões relativas ao manejo das plantas e/ou servirão como referencial de diagnóstico do funcionamento dos cultivos. No entanto, ao nível da pesquisa, a abordagem em termos de modelagem é muito mais uma forma de resgatar conhecimento existente, organizar este conhecimento e, sobretudo, detectar as necessidades pontuais de desenvolvimento do conhecimento. Ou seja, impõe uma ordenação lógica das necessidades de pesquisa, mas numa percepção mais holística do funcionamento dos sistemas e ao mesmo tempo analítica. Holística por que obriga a considerar de uma forma integrada os efeitos dos fatores do meio sobre o funcionamento da planta, e analítica porque obriga o estudo dos processos tanto ao nível intraplanta como interplantas. Obrigatoriamente isto remete à necessidade do trabalho em equipe multidisciplinar, o que representa também um ganho importante.

No caso presente, o trabalho buscou fundamentalmente entender o funcionamento da planta e suas relações intraplanta, determinadas por uma única variável, a temperatura. O objeto desta tese é apenas uma parte inicial de um programa de modelagem do comportamento da alfafa no que diz respeito à produção de sementes. É, portanto, apenas resultado de uma descrição do desenvolvimento e do crescimento em condições não limitantes. Esta descrição buscou caracterizar e, na medida do possível, estabelecer modelos de funcionamento das diferentes hastes de uma planta no primeiro crescimento a partir da semente. Uma vez que se assegurou que a condição de crescimento foi efetivamente não limitante à expressão das características morfogênicas da planta, tem-se um modelo referencial, a partir do qual poder-se-á verificar como este modelo é afetado pelas condições do meio representadas por variações nos demais fatores que aqui foram considerados no seu ótimo.

No entanto, foi possível verificar que ainda existem lacunas no conhecimento que necessitam ser elucidadas para que o modelo possa vir a ser realmente funcional. A principal delas é a determinação do efeito combinado da temperatura e duração do dia sobre a indução floral. Este é um fenômeno que necessita ser estudado em condições controladas e com ampla variação genotípica.

Também as relações verificadas entre área foliar e crescimento necessitam ser validadas quanto à sua estabilidade. A captação e destino do carbono e origem deste carbono para atender a demanda das inflorescências

em formação necessita ser melhor compreendida e modelos fisiológicos devem ser elaborados.

Além do mais, o desenvolvimento de uma haste a partir da semente pode ser diferente do crescimento de uma haste originada de uma gema, ou seja, um rebrote. O tipo de gema (axilar ou neoformada), a posição da gema sobre a coroa e o vigor da planta são variáveis que devem ser consideradas nesta fase, a qual ainda deve ser realizada na ausência de competição por luz intraplantas, condição em que o atual modelo foi concebido. Uma consideração importante nesta fase será o efeito do vigor e idade da planta sobre o número de hastes emitidos por planta, o que deve afetar a competição por luz intraplanta, assim como a proporção de diferentes tipos de hastes e provocar um efeito importante sobre o modelo de ramificação de cada haste.

Finalmente, a passagem de um modelo planta isolada a um modelo de funcionamento em condições de população impõe restrições de ordem trófica relacionadas à competição por luz. Assim, uma terceira fase deve obrigatoriamente verificar como estes efeitos afetam o funcionamento do modelo. Somente numa etapa ainda mais posterior será possível incluir demais limitações que afetam o funcionamento das lavouras dos produtores como água, nutrientes, pragas e moléstias. Tentar inverter esta ordenação de prioridades de pesquisa poderá representar perda de tempo e recursos, pois não se obterão modelos de respostas consistentes e compatíveis com o “fazer ciência”.

A maior parte destas etapas foram objeto de nosso programa de pesquisa de doutorado e os dados estão em fase de análise. Incluí-los na

presente tese, a tornaria excessivamente complexa e volumosa, razão pela qual nos limitamos à expor o que aqui foi apresentado.

Portanto, o modelo proposto, assim como seus submodelos, não tem aplicação prática imediata para o produtor, mas pode constituir um referencial inicial para a melhor compreensão do funcionamento da planta, podendo futuramente ser aprimorado pela inclusão de variáveis mais pertinentes para explicar os baixos rendimentos de sementes obtidos com a espécie.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- ALLIRAND, J.M. **Modélisation morphologique de la croissance de la luzerne (*Medicago sativa* L.) en fonction de la température.** 1998. 97 f. + anexos. Tese (Doutorado em Ciências) - Université Paris XI, Orsay, 1998.
- ALLIRAND, J.M.; GOSSE, G.; LEMAIRE, G. Influence of temperature on lucerne dry matter and nitrogen distribution. In: SCAIFE, A. (ed.) 2nd Congress of the European Society of Agronomy. **Proceedings...** Warwick: ESA, 1992. p. 24-25.
- ABDELKEFI, A. Analyse des paramètres de la fertilité en croisement *in vivo* et semis *in situ* chez la luzerne (*Medicago sativa* L.) **Annales d'Amélioration de Plantas**, Versailles, v. 30, p. 285-307, 1980.
- ARBI, N.; SMITH, D.; BINGHAM, E.T. Dry matter and morphological responses to temperature of alfalfa strains with differing ploidy levels. **Agronomy Journal**, Madison, v. 71, p. 573-577, 1979.
- ARNAULT, J.L. **Étude préliminaire du comportement des bourgeons de *Medicago sativa* L.** 1969. 49 f. Dissertação (Mémoire D.E.A.) - Institut de Botanique, Faculté de Sciences d'Orsay, Orsay, 1969.
- ATHERTON, J.C.; HARRIS, H. Flowering. In: ATHERTON, J.C.; RUDISH, J. (ed.) **The tomato crop: a scientific basis for improvement.** London: Chapman and Hall, 1986. p.167-200.
- BEINHART, G. Effects of environment on meristematic development, leaf area, and growth of white clover. **Crop Science**, Madison, v.3, p.209-213, 1963.
- BERTRAND, M. **Mécanismes de l'élaboration du nombre de grains du maïs (*Zea mays* L.). Valeur prédictive d'indicateurs écophysologiques.** 1991. 200 f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Institut National Agronomique Paris-Grignon, Thiverval-Grignon, 1991.
- BLONDON, F.; CHESNEAUX, M.T.; GUY, P. Action de photopériodes et de thermopériodes sur le comportement de deux types extrêmes de luzernes françaises, *Medicago sativa* L. **Compte Rendu de l'Académie de Sciences**, Paris, v.264, p.596-598, 1967.

- BLONDON, F. ; CAMBIER, B. ; DATTEE Y. ; GUY, P. 1979. Influence de la température sur la fertilité male et femelle de la luzerne : témoins, male-stériles et «mainteneurs». **Annales d'Amélioration de Plantes**, Versailles, v.29, p.89-96, 1979.
- BLOON, A.J.; CHAPIN, F.S.; MOONEY, H.A. Resource limitations in plants – an economic analogy. **Annual Review of Ecological Systems**, Palo Alto, v.16, p.363-392, 1985.
- BOUNIOIS, A.; PUECH, J.; MONDIES, M.; HERNANDEZ, M. Effet d'une privation d'azote à différents stades du développement du soja (*Glycine max* L. Merrill): conséquences sur la mise à fleurs, sur la production fructifère et sur la teneur en protéines des graines récoltées. **Compte Rendu de la Académie de Sciences**, Paris, v. 293, p. 97-102, 1981.
- BOURNOVILLE, R. ; CANTOT, P. Les insectes ravageurs de la luzerne. **Fourrages**, Versailles, v.62, p.132-142, 1975. Supplément special
- BOWLEY, S.R.; DOUGHERT, C.T.; TAYLOR, N. L.; CORNELIUS, P.L. Comparison of yield components of red clover and alfalfa. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v.68, p.103-114, 1988.
- BREDEVAN, R.E.; EGLI, D.B.; LEGGET, J.E. Influence of N nutrition on flower and pod abortion and yield of soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v.70, p.81-84, 1978.
- BRISKE, D.D. Developmental morphology and physiology of grasses. In: HEITSCHMITH, R.K.; STUTH, J.W. (Ed.) **Grazing management: an ecological perspective**. Oregon: Timber Press, 1991. p. 85-108.
- BROWER, R. Distribution of dry matter in the plant. **Netherland Journal of Agriculture Science**, Amsterdam, v.10, p.361-376, 1962.
- BROWER, R.; de WITT, C.T. A simulation model of plant growth and its consequences. In: WITTINGTON, W.J. (ed.) **Root growth**. London: Butterworths, 1969. p.224-244,
- BROWN, P.W.; TANNER, C.B. Alfalfa stem and leaf growth during water stress. **Agronomy Journal**, Madison, v.75, p.799-805, 1983.
- BROWN, R.H.; PEARCE, R.B.; WOLF, D.D.; BLASER, R.E. Energy accumulation and utilization. In: HANSON C.E. (ed.) **Alfalfa science and technology**. Wisconsin: Amer. Soc. Agron., 1972. p.143-166. (Agronomy Series n° 15).
- BULA, R.J. Morphological characteristics of alfalfa plants growth at several temperatures. **Crop Science**, Madison, v.12, p.683-686, 1972.
- CALDWELL, C.C.; FENSON, D.D.; BORDELEAU, L.; THOMPSON, R.G.; DROUIN, R.; DIDSBURY R. Translocation of ¹³N and ¹¹C between

- nodulated roots and leaves in alfalfa seedlings. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.35, p.431-443, 1984.
- CALOIN, M.; YU, O. Analysis of the time course of change in nitrogen content in *Dactylis glomerata* L., using a model of plant growth. **Annals of Botany**, London, v.54, p.69-79, 1984.
- CARLSON, G.E. Photoperiodic control of the adventitious stem initiation on roots. **Crop Science**, Madison, v.5, p.248-250, 1965.
- CASAL, J.J.; SANCHEZ, R.A.; DERIGIBUS, V.A. The effect of plant density on tillering: the involvement of R/FR ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. **Environmental Experimental Botany**, Amsterdam, v.26, p.365-371, 1986.
- CHRISTIAN, K.R., Effects of environment on the growth of alfalfa. **Advances in Agronomy**, Madison, v.29, p. 183-227, 1977.
- CONSTABLE, G.A. Effects of sequential defoliation in Lucerne (*Medicago sativa* L.). **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v.28, p.769-775, 1977.
- COOPER, C.S.; WATSON, C.A. Total available carbohydrates in roots of sainfoin (*Onobrychis viciaefolia* Scop.) and alfalfa (*Medicago sativa* L.) when grown under several management regimes. **Crop Science**, Madison, v.8, p.83-85, 1968.
- CRALLE, H.T.; HEICHEL, G.H. Interorgan photosynthate partitioning in alfalfa. **Plant Physiology**, Lancaster, v.79, p.381-386, 1985.
- CRALLE, H.T.; HEICHEL, G.H.; BARNES, D.K. Photosynthate partitioning in plants of alfalfa populations selected for high and low nodule mass. **Crop Science**, Madison. v.27, p.96-100, 1987.
- DATTÉE, Y. Analyse quantitative de l'auto- et de l'infertilité chez quelques familles de luzerne (*Medicago sativa* L.) **Annales d'Amélioration de Plantes**, Versailles, v.22, p.5-21, 1972.
- DATTÉE, Y. Effet de l'apparement sur la production de graines chez la luzerne (*Medicago sativa* L.). **Annales d'Amélioration de Plantes**, Versailles, v.24, p.25-31, 1974.
- DAVIDSON, R. Effects of soil nutrients and moisture on root/shoot ratios in *Lolium perenne* L., and *Trifolium repens* L. **Annals of Botany**, London, v.33, p.571-577, 1969.
- DAVIDSON, R.; CULVENOR, R.A.; SIMPSON, R.J. Effect of previous defoliation regime and mineral nitrogen on regrowth in white clover swards: photosynthesis, respiration, nitrogenase activity and growth. **Annals of Botany**, London, v.65, p.665-677, 1990.

- DAVIES, A.; THOMAS, H. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation do soil temperature and solar radiation. **Annals of Botany**, London, v.57, p.591-576, 1983.
- DEMARLY, Y. Biologie et exploitation de la luzerne. **Annales d'Amélioration de Plantes**, Versailles, v.3, p.247-272, 1957.
- DEMARLY Y. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. **Annales d'Amélioration de Plantes**, Versailles, v.13, p.307-408, 1963.
- DEMARLY Y.; CHESNEAUX, M.T. La culture de la luzerne en conditions artificielles. **Annales d'Amélioration de Plantes**, Versailles, v.16, p.299-305, 1966.
- DENISON, R.F.; SINCLAIR, T.R. Diurnal and seasonal variation in denitrogen fixation (acetylene reduction) rates by field grown soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v. 77, p.679-784, 1985.
- DOBRENZ, A.K.; MASSENGALE, M.A.; PHILIPS, W.S. Floral initiation in alfalfa (*Medicago sativa* L.). **Crop Science**, Madison, v.5, p.572-575, 1965.
- DOBRENZ, A.K.; MASSENGALE, M.A. Change in carbohydrates in alfalfa (*Medicago sativa* L.) roots during the period of floral initiation and seed development. **Crop Science**, Madison, v.6, p.604-607, 1966.
- DOTZENKO, A.E.; COOPER, C.S.; DOBRENZ, A.K.; LAUI, H.M. **Temperature stress on growth and seed characteristics of grasses and legumes**. Denver: Colorado Agricultural Experimental Station. 1967. 14 p. (Technical Bulletin n. 97)
- DOVRAT, A.; LEVANON, D.; WALDMAN M. Effect of plant spacing on carbohydrates in roots and on components of seed yield in alfalfa (*Medicago sativa* L.). **Crop Science**, Madison, v.9, p.33-34, 1969.
- DRAPER, N.R.; SMITH, H. **Applied Regression Analysis**. New York: John Wiley & Sons, 1966. 407 p.
- DUFOUR, L.; FAUCHER, M.; LEMAIRE G. Étude des transferts d'assimilats entre tiges de luzerne (*Medicago sativa* L.) par l'utilisation du $^{14}\text{CO}_2$. **Agronomie**, Paris, v.9, p.377-382, 1989.
- DURAND, J.L. **Modélisation de la production de luzerne et alimentation hydrique**. 1987. 109 f. + annexes. Tese (Docteur Ingénieur) - Institut National Agronomique Paris-Grignon, Thiverval-Grignon, 1987.
- DURAND, J.L.; LEMAIRE G.; GOSSE G.; CHARTIER, M. Analyse de la conversion de l'énergie solaire en matière sèche par un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.) soumis à un déficit hydrique. **Agronomie**, Paris, v.9, p.599-607, 1989.

- DURAND, J.L.; VARLET-GRANCHER, C.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F.; MOULIA, B. 1991. Carbon partitioning in forage crops. **Acta Biotheoretica**, Dordrecht, v.39, p. 213-224, 1991.
- DURE, L.S. Seed formation. **Annual Review of Plant Physiology**, Lancaster, v.26, p.259-278, 1975.
- DÜRR, C. **Systèmes de culture et élaboration du rendement du riz (*Oryza sativa* L.) en Camargue**. 1984. 226 f. Tese (Docteur Ingénieur) - Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, 1984.
- DURU, M.; LANGLET, A. Indice foliaire, structure du peuplement de tiges et biomasse des repousses d'une luzerne irriguée. **Agronomie**, Paris, v.8, p.603-611, 1988.
- DURU, M.; DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive leaves of Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. **Annals of Botany**, London, v.85, p.645-653, 2000.
- DURU, M.; JUSTES, E.; LANGLET, A.; TIRILLY, V. Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de fétuque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges). **Agronomie**, Paris, v.13, p.237-252, 1993.
- EDELIN, C.; MOULIA, B.; TABOUREL, F. Notions d'analyse architecturale des plantes. In: Cruizat P.; Lagouarde J.P (coord.). **De la plante au couvert végétal**. Actes de l'École-Chercheurs INRA en Bioclimatologie. Thiverval-Grignon : INRA-Département de Bioclimatologie, v.1, 1995. 670 p.
- EDELIN, C.; LOUP, C.; ALLIRAND, J.M.; MOULIA, B. Analyse archycturale des herbacées. In: INRA (ed.) **Actes du Séminaire sur la modélisation architecturale**. Thiverval-Grignon: INRA, Département de Bioclimatologie, 1997. p.34-67.
- EGLI, D.B. Alterations in plant growth and dry matter distribution in soybean. **Agronomy Journal**, Madison, v.80, p.86-90, 1988.
- EGLI, D.B.; FRASER, J.; LEGGET J.; PONELEIT, C.G. Control of seed growth in soybeans. **Annals of Botany**, London, v.48, p.171-176, 1981.
- EGLI, D.B.; GUFFY, R.D.; LEGGET, J. Partitioning of assimilate between vegetative and reproductive growth in soybean. **Agronomy Journal**, Madison, v.77, p.917-922, 1985.
- EGLI, D.B.; RAMSEUR, E.L.; ZHEN-WEN, T.W. Source-sink alterations affect the number of cells in soybean cotyledons. **Crop Science**, Madison, v.29, p.732-735, 1989.
- ELGERSMA, A. Floret site utilization in grasses: definitions, breeding perspectives and methodology. **Journal of Applied Seed Production**, Corvallis, Oregon. v.3, p.57-62, 1985.

- EVERETT, R.; SPRAGUE, M.A. Effect of stand density and light intensity on the microenvironment and stem production of alfalfa. **Agronomy Journal**, Madison, v.55, p.432-434, 1963.
- FADER, G.M.; KOLLER, H.R. Seed growth rate and carbohydrate pool sizes of the soybean fruit. **Plant Physiology**, Rockville, v.19, p.663-666, 1985.
- FAYEMI, A.A. Effect of temperature on the rate of seed swelling and germination of legume seeds. **Agronomy Journal**, Madison, v.49, p.75-76, 1957.
- FERNANDEZ, M.P. **Économie du carbone et de l'azote fixé chez une légumineuse pérenne: *Trifolium pratense* L.** 1984. 79 f. Tese (Doctorat de 3^{ème} cycle en Microbiologie) - Université Claude Bernard, Lyon, 1984.
- FICK, G.W.; HOLT, D.A.; LUGG, D.G. Environmental physiology and crop growth. In: HANSON, C.H. (ed.) **Alfalfa science and technology**. Madison: American Soc. Agron., 1988. p.163-164.
- FIELD, T.R. O.; PEARSON, C.J.; HUNT, L.A. Effect of temperature on the growth and development of alfalfa. **Herbage Abstracts**, Farnham Royal, London, v.46, p.145-150, 1976.
- FLEURY, A. Méthodologie d'analyse de l'élaboration du rendement. In: PICARD, D. (Coord.) **Physiologie et reproduction du maïs**. Application à la production. Paris: INRA. 1991. p.265-276.
- FLEURY, A. La notion de planta modèle. In: COMBE, L.; PICARD, D. (Coord.) **Élaboration du rendement des principales cultures annuelles**. Paris: INRA, 1994. p.7-31,
- FRANKIN, P. Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. I. Principes de structure et production de nombre. **Cahiers de l'ORSTOM**, série Biologie, Montpellier, v.14, p.77-125, 1970.
- FRANK, A.B.; HOFFMAN, L. Light quality and stem numbers in cool-season forage grasses. **Crop Science**, Madison, v.34, p.468-473, 1994.
- FRANKE, L. B. **Disponibilidade hídrica e doses de fósforo na produção de material seca e componentes do rendimento de sementes de alfafa (*Medicago sativa* L.)**. 1993. 175 f. Tese (Doutorado em Agronomia – Zootecnia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1993.
- FRANKIN, P. Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. II. Relations de structure. **Cahiers de l'ORSTOM**, série Biologie, Montpellier, v.17, p.3-21, 1972.
- FRANKIN, P. Développement de la structure fondamentale ou développement morphogénétique de la plante. **Cahiers de l'ORSTOM**, séries Biologie, Montpellier, v.23, p.23-30, 1974.

- GALLAGHER, J.N.; BISCOE, P.V. Radiation absorption, growth and yield of cereals. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v.91, p.46-60, 1978.
- GARTNER A. ; DAVIS, R.L. Effects of self-compatibility on chance crossing in *Medicago sativa* L. **Crop Science**, Madison, v.6, p.61-63, 1966.
- GARZA, R.T.; BARNES, R.R.; MOTT, G.O.; RHYKERD, C.L. Influence of light intensity, temperature and growing period on the growth and chemical composition and digestibility of Culver and Tanverde alfalfa seedlings. **Agronomy Journal**, Madison, v.57, p.417-420, 1965.
- GASTAL, F. ; SAUGIER, B. Alimentation azotée et croissance de la fétuque élevée. I. Assimilation du carbone et répartition entre organes. **Agronomie**, Paris, v.6, p.57-166, 1986.
- GAUDILLERE, J.P.; CHASLES, M. Critères de choix de lampes pour culture de plantes en conditions contrôlées. **Cahiers Technique de l'INRA**, Paris, v.13, p.27-36, 1986.
- GENTER, T. **Contribution à l'étude de l'élaboration du rendement grainier de la luzerne (*Medicago sativa* L.): analyse du rôle du pivot dans la gestion des réserves carbonées et azotées de la plante**. 1995, 112 f. Tese (Docteur Ingénieur) - Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, 1995.
- GIST, G.R.; MOTT, G.O. Some effects of light intensity, temperature, and soil moisture on the growth of alfalfa, red clover and birdsfoot trefoil seedlings. **Agronomy Journal**, Madison, v.49, p.33-36, 1957.
- GONZALES, B.; BOUCAUD, J., SALETTE, J.; LANGLOIS, J.; DUyme, M. Changes in stubble carbohydrates content during re-growth of defoliation perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) on two nitrogen levels. **Grasslands Experimental Botany**, Arlington, v.231, p.401-415, 1989.
- GOSSE, G.; CHARTIER, M.; LEMAIRE, G.; GUY, P. Influence des facteurs climatiques sur la production de la luzerne. **Fourrages**, Versailles, v.90, p.113-133, 1982 a.
- GOSSE, G.; CHARTIER, M.; VARLET-GRANCHER, C.; BONHOME, R. Interception du rayonnement utile à la photosynthèse chez la luzerne: variations et modélisation. **Agronomie**, Paris, v.2, p.583-588, 1982 b.
- GOSSE, G.; CHARTIER, M.; MONGET, C.; FIALA, V.; BETHENOD, O. CO₂ balance and production of dry matter in alfalfa crop. In: METZNER H. (ed.) **Photosynthesis and Plant Productivity**. Ettling Castle: O.E.C.D. 1983. p.93-96. (Joint Meeting of O.E.C.D. and Sudienzentrums Weikersheim, Ettling Castle, Germany, Oct. 11-14, 1981)
- GOSSE, G.; HACQUET, M.; LEMAIRE, G.; PLANCQUAERT, Ph.; SALSAC L. Physiologie des légumineuses fourragères. **Techniques Agricoles**, Versailles, n. 2204. 1984, 12p.

- GOSSE G.; LEMAIRE G.; CHARTIER M.; BALFOURIER, F. Structure of a lucerne population (*Medicago sativa* L.) and dynamics of stem competition for light during regrowth. **Journal of applied Ecology**, Oxford, v.25, p.609-617, 1988.
- GRANDFIELD, C.O. Alfalfa seed production as affected by organic reserves, air temperature, humidity and soil moisture. **Journal of Agriculture Research**, Lexington, v.70, p.123-132, 1945.
- GREENFIELD, P.O.; SMITH, D. Influence of temperature change at bud on composition of alfalfa at first flower. **Agronomy Journal**, Madison, v.65, p.871-874, 1973.
- GRIMA-PETTENATI, J.; BAILLY-FENECH, G.; LATCHE, J.C. Étude comparative des migrations d'assimilats chez deux variétés de soja, de type indéterminé et déterminé. Influence d'une carence en azote. **Agronomie**, Paris, v.7, p.447-456, 1987.
- GULDAN S.J.; BRUN, W.A. Relationship of cotyledon cell number and seed respiration to soybean seed growth. **Crop Science**, Madison, v.25, p.815-819, 1985.
- GUY, P., Compte rendu d'une expérience préliminaire sur la croissance et le développement des luzernes. **Annals d'Amélioration des Plantes**, Versailles, v.4, p.383-417, 1964.
- GUY, P., BLONDON, F.; DURAND J. Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de deux types éloignées de luzerne cultivée, *Medicago sativa* L.. **Annales d'Amélioration des Plantes**, Versailles, v.21, p.409-422, 1971.
- GUY, P ; DATTÉE, Y. Reproductive patterns of *Medicago sativa* L.. In : PORCEDDU, E. (ed.) EUCARPIA Seminar: Seed Regeneration in Cross-pollinated Species. **Proceedings...** Nyborg, Denmark: Eucarpia. 1981. p.125-141.
- HACQUET, J. **La luzerne porte-graines**. Bulletin Semences, Angers, v. 94, 1986. 28 p. (Supplément.)
- HACQUET, J. Quelques clefs pour comprendre l'élaboration du rendement de la luzerne. **Bulletin Semences**, Angers, v.105, p.28-31, 1988 a.
- HACQUET, J. La productivité grainière des variétés de luzerne. **Bulletin Semences**, Angers, v. 104, p.15-17, 1988 b.
- HALL, R.G.; LARSON, K.L. Water stress of alfalfa during stress and recovery. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 62, p.639-647, 1982.
- HAMPTON, J.G. Temperate herbage seed production: an overview. **Journal of Applied Seed Production**, Corvallis, Oregon, v.9, p.2-13, 1991.

- HARDMAN, L.L.; BRUN, W.A. Effect of atmospheric carbon dioxide enrichment at different developmental stages on growth and yield components soybeans. **Crop Science**, Madison, v.11, p.886-888, 1971.
- HARDY, R.W.F.; HAVELKA, U.D. Photosynthetate as a major limiting N₂ fixation by field grown legumes with emphasis on soybeans. In: NUTMAN, P. (ed.) **Symbiotic nitrogen fixation in plants**. London: Cambridge Univ. Press, v.7, p.421-439, 1975.
- HEICHEL, G.H.; BARNES, D.K.; VANCE C.P.; HENJUM, K.I. N₂ fixation, and N and dry matter partitioning during a 4-year alfalfa stand. **Crop Science**, Madison, v.24, p.811-815, 1984.
- HEINDL, J.C.; BRUN, W.A. Light and shade effects on abscission and ¹⁴C-photoassimilate partitioning among reproductive structures in soybean. **Plant Physiology**, Lancaster, v.73, p.434-439, 1983.
- HEINRICHS, D.H. Rate of germination of alfalfa varieties at four temperatures and relationships to winterhardiness. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v.46, p.291-298, 1967.
- HEITHOLT, J.J.; EGLI, D.B.; LEGGET, J.E. Characteristics of reproductive abortion in soybean. **Crop Science**, Madison, v.26, p.589-595, 1986 a.
- HEITHOLT, J.J.; EGLI, D.B.; LEGGET, J.E.; MacKOWN, C.T. Role of assimilate and ¹⁴C-photosynthate partitioning in soybean reproductive abortion. **Crop Science**, Madison, v.26, p.999-1004, 1986 b.
- HERRIDGE, F.F.; PATE, J.S. Utilization net photosynthetate for nitrogen fixation and protein production in an annual legume. **Plant Physiology**, Lancaster, v.60, p. 759-764, 1977.
- HODKINSON, K.C. The utilization of root organic compounds during the regeneration of lucerne. **Australian Journal of Biological Sciences**, Melbourne, v.22, p.1113-1123, 1969.
- HODKINSON, K.C. Physiological aspects of regeneration of lucerne. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 11, 1970, Surfers Paradise, Queensland. **Proceedings...** St. Lucia: University of Queensland Press, 1970. p.559-562.
- HOLE, C.C. Environmental control of flowers number in multiflowered cultivars of *Pisum sativum* L. **Annals of Botany**, London, p.1217-1223, 1977.
- HOLE, C.C; HARDWICK, R.C. Development and control of the number of flowers per node in *Pisum sativum* L. **Plant, cell and environment**, Oxford, v.6, p.31-38, 1976.
- HUNT, R. Further observations on root-shoot equilibria in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) **Annals of Botany**, London, v.39, p.745-755, 1975.

- HUFF, A.; DYBING, C.D. Factors affecting shedding of flowers in soybeans. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.31, p.751-762, 1980.
- HYDE, E.O.C. Studies on the development of white clover seed. In: NEW ZEALAND GRASSLAND ASSOCIATION, 12, 1950, Palmerston North, **Proceedings...** Palmerston North: New Zealand Grassland Association, 1950. p.101-107.
- HYDE, E.O.C.; McLEAVEY, M.A.; HARRIS, G.S. Seed development in ryegrass and in red and white clover. **New Zealand Agricultural Research**, Wellington, v.2, p.947-952, 1959.
- JENSEN, E.E.; MASSENGALE, M.A.; CHILCOTE, D.O. **Environmental effects on growth and quality of alfalfa**. Reno: Nevada Experimental Station, College of Agriculture, University of Nevada, 1967. 32p. (Nevada Experimental Station Bulletin, 6)
- JEUFFROY, M.H. **Rôle de la vitesse de croissance, de la répartition des assimilés et de la nutrition azotée, dans l'élaboration du nombre de grains du poids protéagineux de printemps (*Pisum sativum* L.)**. 1991. 208 f. + anexos. Tese (Docteur Ingénieur) - Université Paris-Sud, Paris, 1991.
- JOHNSTON, M.H.E. Investigations into seed setting in cocksfoot seed crops in New Zealand. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, Wellington, v.3, p.345-357, 1960.
- JONARD, H.; ODENT, L. Etude sur l'évolution de l'azote au cours de la croissance de la tige principale du blé tendre. **Annales d'Amélioration de Plantes**, Versailles, v.17, p.23-31, 1967.
- JONES, R.J.; OUATTAR, S.; CROOKSTON, F.R. Calculation of the rate and duration of grain filling in corn. **Crop Science**, Madison, v.12, p.485-486, 1984.
- JONES, R.J.; SIMMONS S.R. Effect of altered source-sink ratio on maize kernels. **Crop Science**, Madison, v.23, p.129-134, 1981.
- KHAITY, M. **Croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.). Étude de la compétition intra-spécifique en fonction du génotype et de la nutrition azotée**. 1988. 184 f. Tese (Docteur en Sciences) - Université de Rennes, 1988.
- KHAITY M.; LEMAIRE, G. Dynamics of alfalfa shoot and root growth after seeding and after cutting. **European Journal of Agronomy**, Paris, v.4, p.241-247, 1992.
- KIM, T.H.; OURRY, A.; BOUCOUD, J.; LEMAIRE, G. Changes in source-sink relationship for nitrogen during regrowth of Lucerne (*Medicago sativa* L.) following removal of shoots. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v.18, p.593-602, 1991.

- KOWITHAYAKORN, L.; HILL, J.J. A study of seed production of lucerne (*Medicago sativa* L.) under different plant spacing and cutting treatments in the seeding year. **Seed Science and Technology**, Zurich, v.10, p.3-12, 1982.
- LATIMORE, M.; GIDDENS, J.J.; ASLEY, D.A. Effects of ammonium and nitrate nitrogen upon photosynthetate supply and nitrogen fixation by soybeans. **Crop Science**, Madison, v.17, p.339-404, 1977.
- LEACH, G.J. The growth of lucerne plant after cutting: the effect of cutting at different stages of maturity and at different intensities. **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v.19, p.517-530, 1968.
- LEACH, G.J. Shoot number, shoot size, and yield of regrowth in three lucerne cultivars **Australian Journal of agriculture Research**, Collingwood, v.20, p.425-434, 1969.
- LEACH, G.J. The relation between lucerne shoot growth and temperature. **Australian Journal of agriculture Research**, Collingwood, v.22, p.49-59, 1971.
- LEE, C.; SMITH, D. Changes in the concentration of nitrogenous fractions in alfalfa herbage with advance in maturity. **Agronomy Journal**, Madison, v.64, p.326-327, 1972.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue flows in grazed plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Eds.) **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p.3-36.
- LEMAIRE, G.; CRUZ, P.; GOSSE, G.; CHARTIER, M. Étude des relations entre la dynamique de prélèvement d'azote et la dynamique de croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne. **Agronomie**, Paris, v.5, p.685-692, 1985.
- LEMAIRE, G.; MILLARD, P. An ecophysiological approach to modeling resource fluxes in competing plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.50, p.15-28, 1999.
- LETERME, Ph. **Modélisation de la croissance et de la production des siliques chez le colza d'hiver (*Brassica napus* L.): application à interprétation de résultats de rendement**. 1985. 253 f. Tese (Docteur-Ingénieur) – Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, 1985.
- MAILLET, I. **Contribution à la modélisation du nombre d'inflorescences produites par le Colza d'hiver (*Brassica napus* L. var. *oleifera*)**. 1992. 186 f. Tese (Docteur-Ingénieur) – Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, 1992.
- MAITRE, J.P.; ASSEMAT L.; JACQUARD P. Croissance du trèfle violet (*Trifolium pratense* L.) en association avec du ray-grass d'Italie (*Lolium*

- multiflorum* Lam. Ssp *Italicum*): I. Description de l'organisation morphologique du trèfle. **Agronomie**, Paris, v.3, p.251-260, 1985.
- MASLE, J. Élaboration du nombre de grains potentiel d'un peuplement de blé d'hiver. **Compte Rendu de l'Académie d'Agriculture de France**, Paris, v.71, p.857-869, 1985.
- MASLE-MEYNARD, J.; SEBILLOTE, M. Étude de l'hétérogénéité d'un peuplement de blé d'hiver. II. Origine des différentes catégories d'individus du peuplement; éléments de description de sa structure. **Agronomie**, Paris, v.1, p.217-224, 1981.
- MEADLEY, J.T.; MILBOURN, G.M. The growth of vining peas. III – The effect of shading on abscission of flowers and pods. **Journal of Agriculture Science**, Camberra, v.77, p.103-108, 1970.
- MECKEL, L. ; EGLI, D.B. ; PHILIPS, R.E. ; RADCLIFFE, D. ; LEGGET, J.E. Effect of moisture stress on seed growth in soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v.76, p.647-650, 1984.
- MEDEIROS, R.B. de. **Modelos de semeadura de alfafa (*Medicago sativa* L.) e suas relações com o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo**. 1995. 236 f. Tese (Doutorado em Zootecnia – Plantas Forrageiras) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia –Zootecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1995.
- MEDEIROS R.B. de; JACQUES A.V.A.; NABINGER C. Alfalfa seeding patterns and their relations with vegetative and reproductive development. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 18, 1997, Winnipeg, Manitoba and Saskatoon. **Proceedings...**[S.I.]: International Grassland Association, 1997, v.2, Session 25, p. 9-10.
- MEDLER, J.T.; MASSENGALE, M.A.; BARROW, M. Flowering habit of alfalfa clones during the first and second growth. **Agronomy Journal**, Madison, v.47, p.216-217, 1955.
- MINCHIN, P.E.H.; THORPE, M.R.; FARRAR, J.F. A simple mechanistic model of phloem transport, which explains sink priority. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.44, p.947-955, 1993.
- MORALES, A.; NABINGER C.; ROSA, L.M.; MARASCHIN G.E. Efeito da limitação hídrica sobre a morfogênese e repartição da biomassa de *Lotus corniculatus* L. cv. São Gabriel. In: REUNIÃO ANUAL DA SBZ, 34^a, 1997, Juiz de Fora. **Anais...** Juiz de Fora: SBZ, 1997. p.124-126.
- MOROT-GAUDRY, J.F.; MONGET, C.; FIALA, V.; NICOL, M.W.; DEROCHE, M.E.; JOLIVET, E. Transport et mise en réserve des photo-assimilats dans les racines de luzerne au cours de la végétation de printemps et d'automne. 2. Physiologie de la plante entière; les échanges métaboliques. In: INRA

- (ed.) **Nutrition azotée des légumineuses**. Versailles : Ed. INRA, 1987. p.165-173.
- MUNIER-JOLAIN, N. **Étude de la variabilité du poids individuel des grains du soja du type indéterminé (Glycine max L. Merrill, cv. Maple Arrow). Influence de l'apparition séquentielle des organes reproducteurs**. 1994. 132 f. Tese (Docteur Ingénieur) - Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, 1994.
- NABINGER, C. Étude de la morphogenèse. Relations entre structure de la plante et production de semence. In: INAPG. **Effets de l'architecture de la plante sur la production de semences**: le cas de la luzerne. Thiverval-Grignon : INAPG Agronomie. 42p. Rapport Final d'Action de Recherche
- NELSON, C.J.; SMITH, D. Growth of birdsfoot trefoil and alfalfa. II. Morphological development and dry matter distribution. **Crop Science**, Madison, v.8, p.21-24, 1968 a.
- NELSON, C.J.; SMITH, D. Growth of birdsfoot trefoil and alfalfa. III. Changes in carbohydrates reserves and growth analysis under field conditions. **Crop Science**, Madison, v.8, p.25-28, 1968 b.
- NELSON, C.J.; SMITH D. Growth of birdsfoot trefoil and alfalfa. IV. Carbohydrate reserves levels and growth analysis under two temperature regimes. **Crop Science**, Madison, v.9, p.589-591, 1969.
- NEMOTO, K.; MORITA, S.; BABA, T. Shoot and root development in rice related to phyllochron. **Crop Science**, Madison, v.35, p.24-29, 1995.
- NETZER, H.M.; TITTONEL, E.D.; MERRIEN, A. Événements liés au passage du méristème de l'état végétatif à l'état reproducteur, chez le Colza, *Brassica napus* L. var. oleifera Metzger. **Agronomie**, Paris, v.9, p.151-159, 1989.
- NEY B.; DUTHION, C.; FONTAINE, E. Timing of reproductive abortions in relations to cell division, water content and growth of seeds of pea seeds. **Crop Science**, Madison, v.33, p.267-270, 1993.
- NITTLER, L.W.; KENNY, T.J. Induction of flowering in alfalfa, birdsfoot trefoil, and red clover as an aid in testing for varietal purity. **Crop Science**, Madison, v.4, p.187-190, 1964.
- OSTAND, D.W.; FICK, G.W. Predicting crude protein, in vitro true digestibility, and leaf proportion in alfalfa herbage. **Crop Science**, Madison, v.23, p.961-964, 1983.
- OUATTAR, S.; JONES, R.J.; CROOKSTON, R.K. Effects of water deficit during grain filling on the pattern of maize kernels growth and development. **Crop Science**, Madison, v.27, p.726-730, 1987 a.

- OUATTAR, S.; JONES, R.J.; CROOKSTON, R.K. Effects of drought on water relations of developing maize kernels. **Crop Science**, Madison, v.27, p.730-735, 1987 b.
- OURRY, A.; BOUCAUD, J.; DUYME, M. Sink control of nitrogen assimilation during regrowth of ryegrass. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.13, p.185-189. 1990.
- OURRY, A.; BOUCAUD, J.; SALLETE, J. Nitrogen mobilization from stubble and roots during regrowth of ryegrass. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.203, p.803-809, 1991.
- PATE, J.S. Photosynthesizing leaves and nodulated roots as donors of carbon to protein of the shoot of the field pea (*Pisum arvense*). **Annals of Botany**, London, v. 30, p.95-109, 1966.
- PATE, J.S.; MINCHIN, F.R. Comparative studies of carbon and nitrogen nutrition of selected grain legumes. In: SUMMERFIELD, R.J.; BUNTING, A.H. (eds.) **Advances in legume science**. Kiew: Royal Garden. 1980. p.105-114,
- PEARCE, R.B.; FISSEL G.; CARLSON, G.E. Carbon uptake and distribution before and after defoliation of alfalfa. **Crop Science**, Madison, v.9, p.766-769, 1969.
- PEARSON, R.B.; HUNT, L.A. Effects of temperature on primary growth of alfalfa. **Canadian Journal of Plant Sciences**, Ottawa, v.52, p.1007-1015, 1972 a.
- PEARSON, R.B.; HUNT, L.A. Effects of temperature on primary growth and regrowth of alfalfa. **Canadian Journal of Plant Sciences**, Ottawa, v.52, p.1017-1027, 1972 b.
- PEARSON, R.B.; HUNT, L.A. Studies on the daily course of carbon exchange in alfalfa plants. **Canadian Journal of Plant Sciences**, Ottawa, v.52, p.1377-1384, 1972 c.
- PEARSON, R.B.; HUNT, L.A. Effects of pretreatment temperature on carbon dioxide exchange in alfalfa. **Canadian Journal of Plant Sciences**, Ottawa, v.52, p.1925-1930, 1972 d.
- PEYREMORT, P. L'irrigation de la luzerne porte-graine : complexe est sa maîtrise. **Bulletin Semences**, Angers, v.102, p.16-18, 1987.
- PIGEAIRE, A. **Élaboration des composantes du rendement chez le soja de type indéterminé (cv. Hodgson et Kingsoy)**. 1984. 163 f. Tese (Docteur-Mention Sciences Agronomiques) - Institut National Polytechnique de Toulouse, Toulouse, 1984.

- OUATTAR, S.; JONES, R.J.; CROOKSTON, R.K. Effects of water deficit during grain filling on the pattern of maize kernels growth and development. **Crop Science**, Madison, v.27, p.726-730, 1987 a.
- OUATTAR, S.; JONES, R.J.; CROOKSTON, R.K. Effects of drought on water relations of developing maize kernels. **Crop Science**, Madison, v.27, p.730-735, 1987 b.
- QUEBEDAUX, B.; SWEETSER, P.B.; ROWELL, J.C. Abscisic acid levels in soybean reproductive structures during development. **Plant Physiology**, Lancaster, v.58, p.363-366, 1976.
- RAPOPORT, H.F.; TRAVIS, R.L. Alfalfa root growth, cambial activity, and carbohydrate dynamics during the regrowth cycle. **Crop Science**, Madison, v.24, p.899-903, 1984.
- RICE, J.S.; WANG, C.L.; GRAY, E. Relationship of pollen and pistil characteristics with self and cross compatibility in alfalfa. **Crop Science**, Madison, v.10, p.59-61, 1970.
- ROBERTS, R.H.; STRUCKMEYER, B.E. Further studies of the effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of plants. **Journal of Agriculture Research**, Salisbury, v.59, p.699-709, 1939.
- ROBINSON, G.D.; MASSENGALE, M.A. Use of area-weight relationship to estimate leaf area in alfalfa (*Medicago sativa* L. cv. Moapa). **Crop Science**, Madison, v.7, p.394-395, 1967.
- ROBINSON, G.D.; MASSENGALE, M.A. Effect of harvest management and temperature on forage yield, root carbohydrates, plant density, and leaf area relationships in alfalfa (*Medicago sativa* L. cv. Moapa). **Crop Science**, Madison, v.8, p.147-151, 1968.
- RUGET, F. Respiration de croissance et respiration d'entretien: méthodes de mesure, comparaison de résultats. **Agronomie**, Paris, v.1, p.601-610, 1981.
- RYLE, G.J.A. Distribution patterns of assimilated ¹⁴C in reproductive and vegetative shoots of *Lolium perenne* L. and *Lolium temulentum* L. during reproductive and vegetative growth. **Annals of Applied Biology**, Warwickshire, v.66, p.155-167, 1970.
- RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E. The export and distribution of ¹⁴C-assimilates from each leaf on the shoot of *Lolium temulentum* L., during reproductive and vegetative growth. **Annals of Botany**, London, v.36, p.363-375, 1972.
- RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E.; GORDON, A.J. Patterns of ¹⁴C labelled assimilated partitioning in red and white clover during vegetative growth. **Annals of Botany**, London, v.47, p.505-514, 1981 a.

- RYLE, G.J.A.; POWEL, C.E.; GORDON, A.J. Assimilated partitioning in red and white clover dependent on N₂ fixation in root nodules or utilizing nitrate nitrogen. **Annals of Botany**, London, v.47, p.505-514, 1981 b.
- SAS Institute. **SAS/Stat**: User's Guide. Release 6.03. Cary: SAS Institute, 1998. 1 Disquete 3.5".
- SATO, K. Growth and development of lucerne plants in a controlled environment. I. The effects of daylength and temperature before and after cutting on the regrowth process. **Journal of Japanese Society of Grassland Science**, Tokio, v.17, p.127-132, 1971.
- SATO, K. Growth and development of alfalfa plant under controlled environment: III. The effects of photoperiod and temperatures on the growth and anatomical features of photosynthetic tissues. **Proceedings of the Crop Science Society of Japan**, Tokyo, v.43, p.59-67, 1974.
- SATO, K.; ITOH, M. The effect of air and soil temperatures upon the growth and chemical composition of lucerne and red clover. **Journal of Japanese Society of Grassland Science**, Tokio, v.20, p.211-216, 1974.
- SAYERS, E.R.; MURPHY, R.P. Seed set in Alfalfa as related to pollen growth, fertilization frequency, and post-fertilization ovule abortion. **Crop Science**, Madison, v.6, p.365-368, 1966.
- SHEEHY, J.; WOODWARD, F.I.; JONES, M.B.; WINDRAW, A. Microclimate photosynthesis and growth of lucerne (*Medicago sativa* L.): I. Microclimate and photosynthesis. **Annals of Botany**, London, v.44, p.693-707, 1979.
- SHOU, J.B.; JEFFERS, D.L.; STREETER, J.G. Effects of reflectors, black boards, or shades applied at different stages of plant development on yield of soybeans. **Crop Science**, Madison, v.18, p.29-34, 1978.
- SIMON, G.C.; GASTAL, F.; LEMAIRE, G. Compétition pour la lumière et morphologie du trèfle blanc (*Trifolium repens* L.): émission des feuilles et des ramifications. **Agronomie**, Paris, v.9, p.383-389.
- SINCLAIR, T.R.; de WITT, C.T. Analysis of carbon and nitrogen limitations to soybean yield. **Agronomy Journal**, Madison, v.68, p.319-324, 1976.
- SINGH, B.K.; JENNER, C.F. Factors controlling endosperm cell number and grain dry weight in wheat: effects of shading on intact plants and variation in nutritional supply to detached, cultured ears. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collinge, v.11, p.151-163. 1984.
- SMITH, D. Influence of temperature on the yield and chemical composition of "Vernal" alfalfa at first flower. **Agronomy Journal**, Madison, v.61, p. 470-472, 1969.

- SMITH, D. Carbohydrate root reserves in alfalfa, red clover, and birdsfoot trefoil under several managements schedules. **Crop Science**, Madison, v.2, p.75-78, 1962.
- SMITH, D. Influence of temperature on the yield and chemical composition of five legume forage species. **Agronomy Journal**, Madison, v.62, p.520-523, 1970a.
- SMITH, D. Yield and chemical composition of leaves and stems of alfalfa at intervals up the shoots. **Journal of Agriculture and Food Chemistry**, Columbus, v.18, p.652-656, 1970 b.
- SMITH, D. Cutting schedules and maintaining pure stands. In: HANSON, C.E. (ed.) **Alfalfa science and technology**. Agronomy series n° 15. Wisconsin: Amer. Soc. Agron., 1972. Cap.21, p.481-496.
- SMITH, L.H.; MARTEN, G.C. Foliar regrowth of alfalfa utilizing ¹⁴C-labeled carbohydrates stored in roots. **Crop Science**, Madison, v.10, p.146-150, 1970.
- SMITH, D.; SILVA, P.S. Use of carbohydrate and nitrogen root reserves in the regrowth of alfalfa from greenhouse experiments under light and dark conditions. **Crop Science**, Madison, v.9, p.464-467, 1969.
- SOUSSANA, J.F. **Fixation simbiotique de l'azote et assimilation du nitrate chez la luzerne (*Medicago sativa* L.)**. 1986. 162 f. Tese (Doctorat de 3ème cycle) - Université de Montpellier, Montpellier, 1986.
- STEINER, J.J.; HUTMACHER, R.B.; GAMBLE, S.S.; AYARS, J.E.; VAIL, S.S. Alfalfa seed water management: I. Crop reproductive development and seed yield. **Crop Science**, Madison, v.32, p.476-481, 1992.
- SUMMERFIELD, R.J.; WIEN, H.C. Effects of photoperiod and air temperature on growth na yield of economic legumes. In: SUMMERFIELD, A.H.; BUNTING, G. (ed.) **Advances in legume science**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1980. p.7-36.
- TA, T.C.; MACDOWAL, F.D.H.; FARIS, M.A. Utilization of carbon and nitrogen reserves of alfalfa roots in supporting N₂-fixation and shoot regrowth. **Plant and Soil**, The Hague, v.126, p.231-236, 1990.
- TAYLOR, S.A.; HADDOCK, J.L.; PEDERSEN, M.W. Alfalfa irrigation for maximum seed production. **Agronomy Journal**, Madison, v.51, p.357-360, 1959.
- THORNE, G.N. Physiological factors limiting the yield of arable crops. In: WAREING, P.F.; COOPER, J.P. (eds.) **Potential crop production**. London: Heinemann, 1971. p. 143-158.

- TOWNSEND, C.E; MCGINNIES, W.J. Temperatures requirements for seed germination of several forage legumes. **Agronomy Journal**, Madison, v.64, p.809-812, 1969.
- TURC, O. **Elaboration du nombre de graines chez le pois protéagineux (*Pisum sativum* L.), cv. Frisson, Finale et leurs homologues afile) : influence du rayonnement intercepté et application au diagnostique cultural**. 1988. 95 f. Tese (Doctorat en Agronomie), Université de Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 1988.
- TYSDAL, H.M. Influence of tripping, soil moisture, plant spacing, and lodging on alfalfa seed production. **Journal of the American Society of Agronomy**, Madison, v.38, p.315-335, 1946.
- UENO, M.; SMITH, D. Growth and carbohydrate changes in the root and bark of different sized alfalfa during regrowth after cutting. **Crop Science**, Madison, v.10, p.396-399, 1970 a.
- UENO, M.; SMITH, D. Influence of temperature on seedling growth and carbohydrate composition of three alfalfa cultivars. **Agronomy Journal**, Madison, v.62, p.764-767, 1970 b.
- VALLET, C. **Analyse des relations entre la croissance et la structure des parois des tiges de luzerne. Approches en conditions contrôlées et au champ**. 1997. 104 f. Tese (Doctorat en Agronomie) – Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris, 1997.
- VALLET, C.; CHABBERT, B.; CZANINSKI, Y.; MONTIES, B. Histochemistry of lignin deposition during sclerenchyma differentiation in alfalfa stems. **Annals of Botany**, London, v.78, p.62-68, 1996.
- VANCE, C.P.; HEICHEL, D.K. Nitrogen fixation, nodule development and vegetative regrowth of alfalfa (*Medicago sativa* L.) following harvest. **Plant Physiology**, Lancaster, v.64, p.1-9, 1979.
- VESSEY, J.K.; PATRIQUIN, D.G. *In situ* nitrogen fixation by white clover in mixed swards in Nova Scotia. **Canadian Journal of Plant Physiology**, Ottawa, v.64, p.626-636, 1984.
- VOLENEC, J.J. Leaf area expansion and shoot elongation of diverse alfalfa germoplasmes. **Crop Science**, Madison, v.25, p.822-827, 1985.
- VOLENEC, J.J. Nonstructural carbohydrates in stem base components of tall fescue during regrowth. **Crop Science**, Madison, v.26, p.122-127, 1986.
- VOLENEC, J.J. Herbage growth and carbohydrate metabolism of diploid and tetraploid alfalfa. **Crop Science**, Madison, v. 28, p.128-132, 1988.
- VOLENEC, J.J.; CHERNEY, J.H. Yield components, morphology, and forage quality of multifoliolate alfalfa genotypes. **Crop Science**, Madison, v.30, p.1234-1238, 1990.

- VOLENEC, J.J.; CHERNEY, J.H.; JOHNSON K.D. Yield components, plant morphology, and forage quality of alfalfa as influenced by plant population. **Crop Science**, Madison, v.27, p.321-326, 1987.
- VOUGH, L.R. et MARTEN, G.C. Influence of soil moisture and ambient temperature on yield and quality of alfalfa forage. **Agronomy Journal**, Madison, v.63, p.40-42, 1971.
- WALLER, D.M. Plant morphology and reproduction. In : LOVETT DOUST, J. et LOVETT DOUST L. (eds.) **Plant Reproduction Ecology**. Oxford: Oxford Univ. Press, p.203-227, 1988.
- WALTER, L.E.; JENSEN, E.H. Effect of environment during seed production on seedling vigor of two alfalfa varieties. **Crop Science**, Madison, v.10, p.635-638, 1970.
- WARDLAW, I.F. Assimilate partitioning: cause and effect. In: WARDLAW, I.F.; PASSIOURA, J.B. (eds.). **Transport and transfer processes in plants**. San Francisco: Academic Press, 1976. p.381-191.
- WARENBOURG, F.R.; MONTANGE, D.; BARDIN, R. The simultaneous use of ¹⁴CO₂ and ¹⁵N labeling techniques to study the carbon and nitrogen economy of legumes grown under natural conditions. **Physiologia Plantarum**, Lund, v.56, p.46-55, 1982.
- WARENBOURG, F.R.; HAEGEL, B.; FERNANDEZ, M. MONTANGE, D. Distribution and utilization of assimilated carbon in relation to dinitrogen fixation in soybean (*Glycine max* L. Merrill). **Plant and soil**, The Hague, v.82, p. 163-178. 1984.
- WATSON, D.J. Size, structure and activity of productive systems of crops. In WAREING, P.F.; COOPER, J.P. (eds.) **Potential crop production**. London: Heineman, 1971. p. 76-99.
- WEINER, J. The influence of competition on plant reproduction. In : LOVETT DOUST, J. et LOVETT DOUST L. (ed.) **Plant Reproduction Ecology**. Oxford: Univ. Press., 1988. p. 228-245.
- WENT, F.W. The roll of environment in plant growth. **American Scientist**, Research Triangle Park, v.44, p.378-398. 1956.
- WÉRY, J. Relation entre la nutrition azotée et la production chez les légumineuses. In: GUY, P. (Coord.). **La nutrition azotée des légumineuses**. Versailles: INRA, 1987. p.220-221. (Les colloques de l'INRA, 37)
- WESTGATE, M.E. ; SCHUSSLER, J.R. ; REICOSKY, D.C. ; BRENNER, M.L. Effect of water deficits on seed development of soybean: conservation of seed growth rate. **Plant Physiology**, Lancaster, v.91, p.980-985, 1989.

- WILHELM, W.W.; McMASTER, G.S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. **Crop Science**, Madison, v.35, p.1-3, 1995.
- WOLF, D.D.; BLASER, R.E. Photosynthesis of plant parts of alfalfa canopies. **Crop Science**, Madison, v.11, p.55-58, 1971 a.
- WOLF, D.D.; BLASER, R.E. Leaf development of alfalfa at several temperatures. **Crop Science**, Madison, v.11, p.479-482, 1971 b.
- WOLF, D.D. et BLASER, R.E. Growth rate and physiology of alfalfa as influenced by canopy and light. **Crop Science**, Madison, v.12, p.23-26, 1972.
- WOODWARD, F.I.; SHEEHY, J. Microclimate photosynthesis and growth of lucerne. II. Canopy structure and growth. **Annals of Botany**, London, v.44, p.709-719, 1979.
- WRIGHT, G.C.; WHITFIELD, D.M.; GYLES, O.A.; TAYLOR A.J. Effects of frequency of irrigation and gypsum treatment on leaf water potential and leaf stomatal conductance of lucerne (*Medicago sativa* L.) grown on a heavy clay soil. **Irrigation Science**, Berlin, v. 7, p.73-82, 1986.
- YARROW, G.L.; BRUN, W.A.; BRENNER, M.L. The role of ABA in soybean reproductive structure abscission. **Plant Physiology**, Lancaster, v.470, p.75-84. 1984. Supplement.

8. APÊNDICES

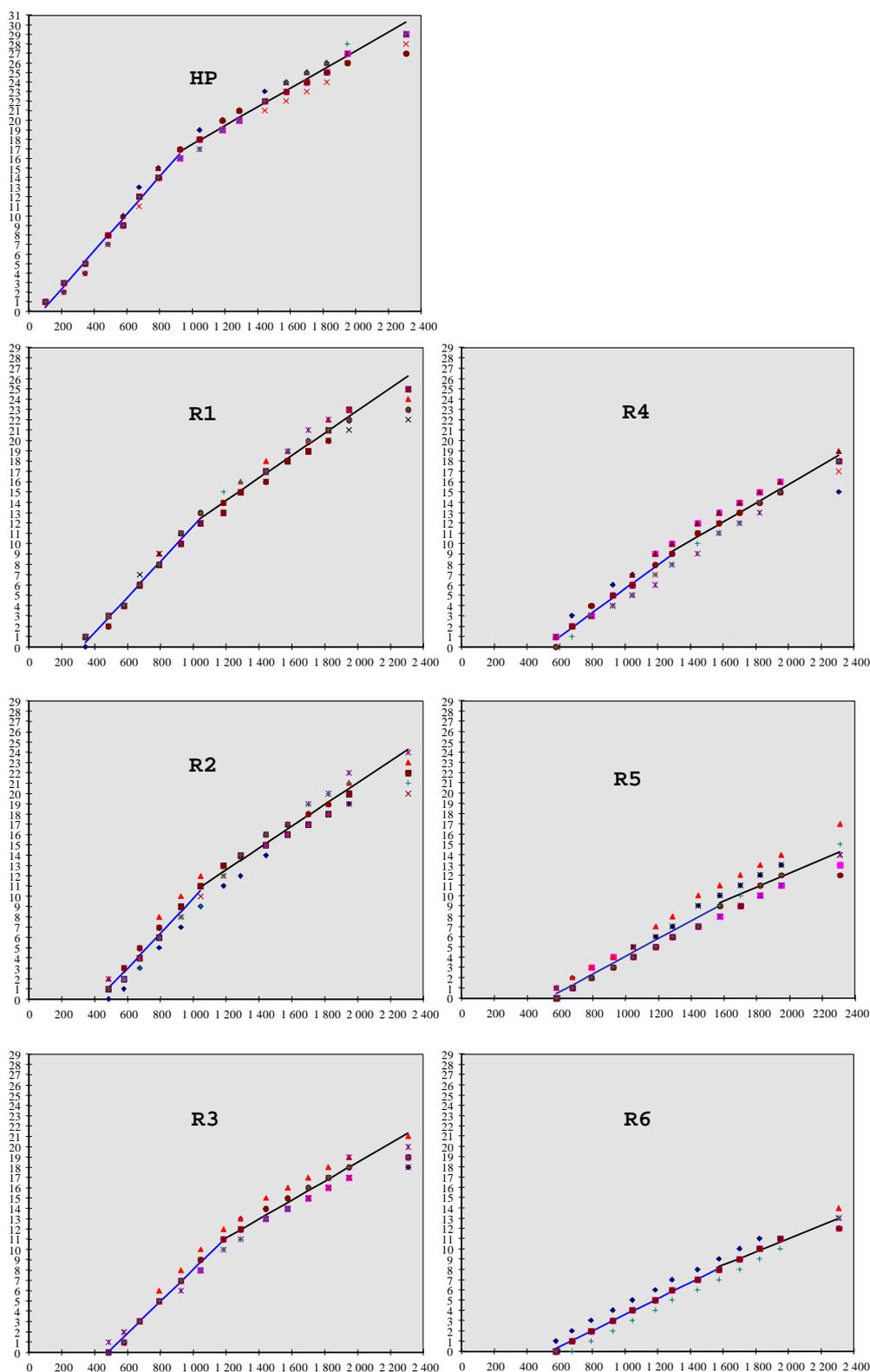


APÊNDICE 1. Vista geral do experimento aos 720 graus-dia (A) e comparação das cultivares de alfafa Cinna e Europe aos 1250 graus-dia (B). Grignon, França, 1988.

APÊNDICE 2. Equações determinadas pelo método "fitted discontinuous function" (Draper & Smith, 1966), com o ponto de ruptura calculado pelo programa, e respectivos filocronos para cada tipo de haste

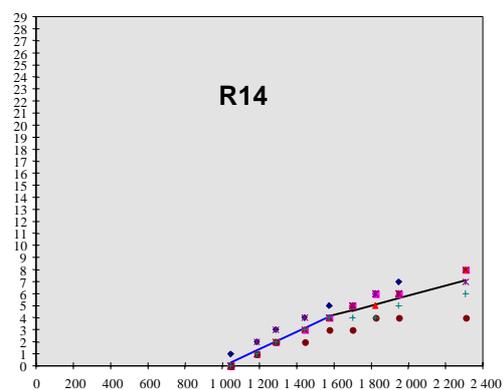
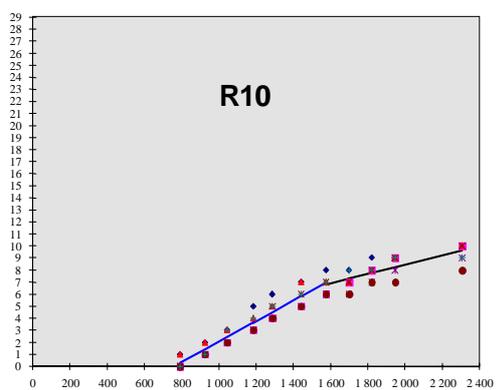
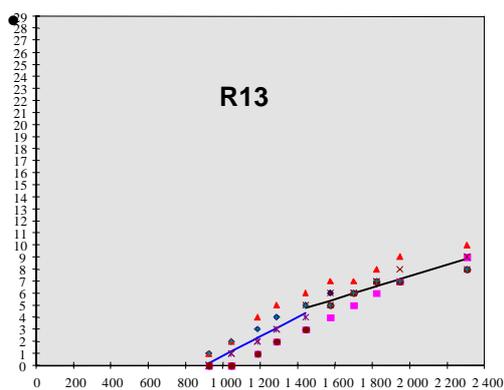
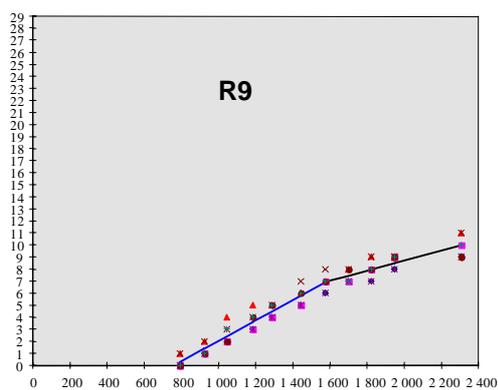
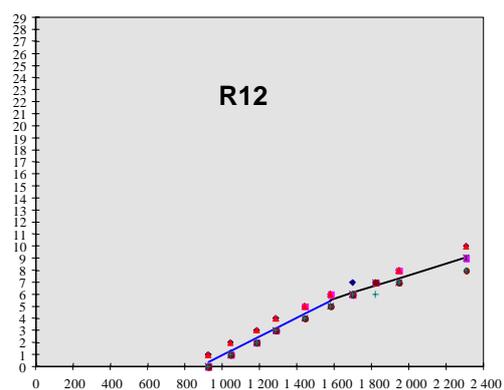
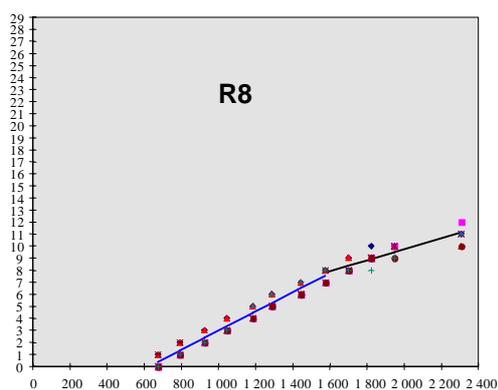
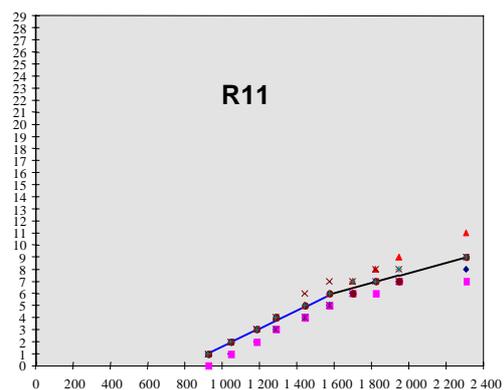
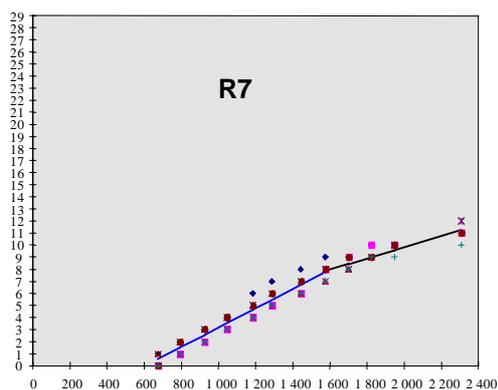
	HP	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14
XY Points	112	98	91	92	82	87	84	80	80	72	72	69	66	64	57
AdjR2	0,994	0,993	0,982	0,988	0,973	0,951	0,976	0,964	0,972	0,944	0,929	0,912	0,959	0,912	0,818
r2	0,994	0,993	0,982	0,988	0,974	0,954	0,978	0,966	0,973	0,947	0,933	0,917	0,961	0,918	0,831
Fit StdErr	0,619	0,573	0,845	0,649	0,768	0,908	0,546	0,598	0,526	0,665	0,727	0,735	0,513	0,713	0,836
F-stat	6424	4637	1627	2474	980	569	1164	719	923	404	313	240	513	223	87
Confidence	95	95	95	95	95	95	95	95	95	95	95	95	95	95	95
A	0,0195	0,0173	0,0165	0,0155	0,0115	0,0086	0,0076	0,0076	0,0077	0,0081	0,0085	0,0069	0,0073	0,0070	0,0062
A StdErr	0,0003	0,0005	0,0005	0,0004	0,0004	0,0002	0,0002	0,0002	0,0003	0,0004	0,0006	0,0004	0,0003	0,0005	0,0007
A t	62,70	37,47	32,18	39,34	30,67	35,70	50,19	30,83	29,44	19,21	13,93	16,83	23,28	15,44	8,61
A ConfLimits	0,0189	0,0164	0,0155	0,0147	0,0108	0,0081	0,0073	0,0071	0,0072	0,0073	0,0073	0,0061	0,0067	0,0061	0,0047
	0,0202	0,0182	0,0175	0,0163	0,0123	0,0091	0,0079	0,0081	0,0083	0,0090	0,0097	0,0078	0,0079	0,0079	0,0076
B	78,9	321,2	417,9	479,5	506,8	518,4	522,7	571,1	605,8	734,5	751,2	749,9	846,6	826,0	939,5
B StdErr	8,1	9,8	14,3	10,4	18,6	24,4	17,6	23,3	20,8	28,2	32,3	37,0	23,7	37,7	61,0
B t	9,7	32,9	29,3	46,3	27,2	21,2	29,7	24,6	29,2	26,0	23,2	20,3	35,7	21,9	15,4
B ConfLimits	62,7	301,8	389,6	458,9	469,7	469,9	487,6	524,8	564,4	678,2	686,7	676,1	799,1	750,6	817,1
	95,0	340,6	446,3	500,0	544,0	567,0	557,8	617,5	647,1	790,9	815,7	823,7	894,0	901,4	1061,8
C	958,6	1044,5	1204,5	1212,9	1443,6	1997,1	2013,4	1773,4	1698,0	1622,5	1528,7	1729,8	1733,3	1763,6	1763,9
C StdErr	23,9	39,6	54,0	43,8	154,7	4,3E+09	-6735,2	67,6	60,1	69,8	71,7	101,0	83,3	102,9	154,7
C t	40,1	26,4	22,3	27,7	9,3	0,0	-0,3	26,2	28,3	23,3	21,3	17,1	20,8	17,1	11,4
C ConfLimits	911,2	966,0	1097,3	1126,0	1135,7	-8,5E+09	15416,1	1638,8	1578,4	1483,3	1385,7	1528,1	1566,8	1557,9	1453,6
	1006,0	1123,1	1311,8	1299,9	1751,6	8,5E+09	-1,1E+04	1908,0	1817,6	1761,8	1671,7	1931,6	1899,8	1969,3	2074,3
D	0,0097	0,0109	0,0097	0,0091	0,0089	0,0042	0,0045	0,0038	0,0041	0,0039	0,0039	0,0035	0,0044	0,0038	0,0035
D StdErr	0,0003	0,0003	0,0006	0,0004	0,0010	6,0E+04	-6,7E+03	0,0006	0,0004	0,0006	0,0005	0,0008	0,0005	0,0008	0,0009
D t	34,69	42,39	16,67	20,32	8,48	0,00	0,00	5,95	9,42	7,15	7,94	4,54	8,09	4,99	3,99
D ConfLimits	0,0091	0,0104	0,0086	0,0082	0,0068	-1,2E+05	1,3E+04	0,0025	0,0032	0,0028	0,0029	0,0020	0,0033	0,0023	0,0018
	0,0102	0,0114	0,0109	0,0100	0,0109	1,2E+05	-1,3E+04	0,0050	0,0050	0,0050	0,0049	0,0051	0,0055	0,0053	0,0053
Filocr. Veg.	51,2	57,8	60,6	64,5	86,8	116,5	130,8	131,5	129,2	122,8	118,0	143,9	136,9	143,4	162,5
max	52,9	61,0	64,6	67,9	92,8	123,4	136,2	140,6	138,6	137,0	137,7	163,3	149,8	164,8	211,9
min	49,6	54,9	57,0	61,4	81,5	110,3	125,8	123,5	121,0	111,2	103,2	128,6	126,1	127,0	131,8
Filocr. Repr.	103,4	91,5	102,7	109,7	112,8	238,4	223,8	265,9	243,3	253,7	257,9	283,1	227,6	265,9	283,1
max	109,6	96,0	116,6	121,6	147,4			399,7	308,6	352,0	344,5	505,3	302,3	444,0	568,9
min	97,8	87,4	91,8	100,0	91,4			199,2	200,9	198,4	206,1	196,6	182,5	189,8	188,4
ruptura dp	23,91	39,55	53,96	43,76	154,68			67,59	60,07	69,78	71,67	101,04	83,30	102,85	154,74

HP = haste principal; R1 = ramificação primária do fitômero 1 da HP; R2 = ramificação primária do fitômero 2 da HP, etc...; dp = desvio padrão



Acúmulo de graus-dia após a emergência – °C.dia⁻¹

APÊNDICE 3a. Número de fitômeros formados por tipo de haste (HP = haste principal e suas ramificações primárias R1 a R6), da alfafa cv. Europe, em função do acúmulo de graus dias após a emergência. Cada ponto representa uma planta e as linhas contínuas representam as retas de regressão para os períodos vegetativo e reprodutivo de cada haste. Para a HP e para as ramificações R1 a R3 os pontos correspondentes à última data de observação não foi considerada nas regressões. Grignon, França, 1988.



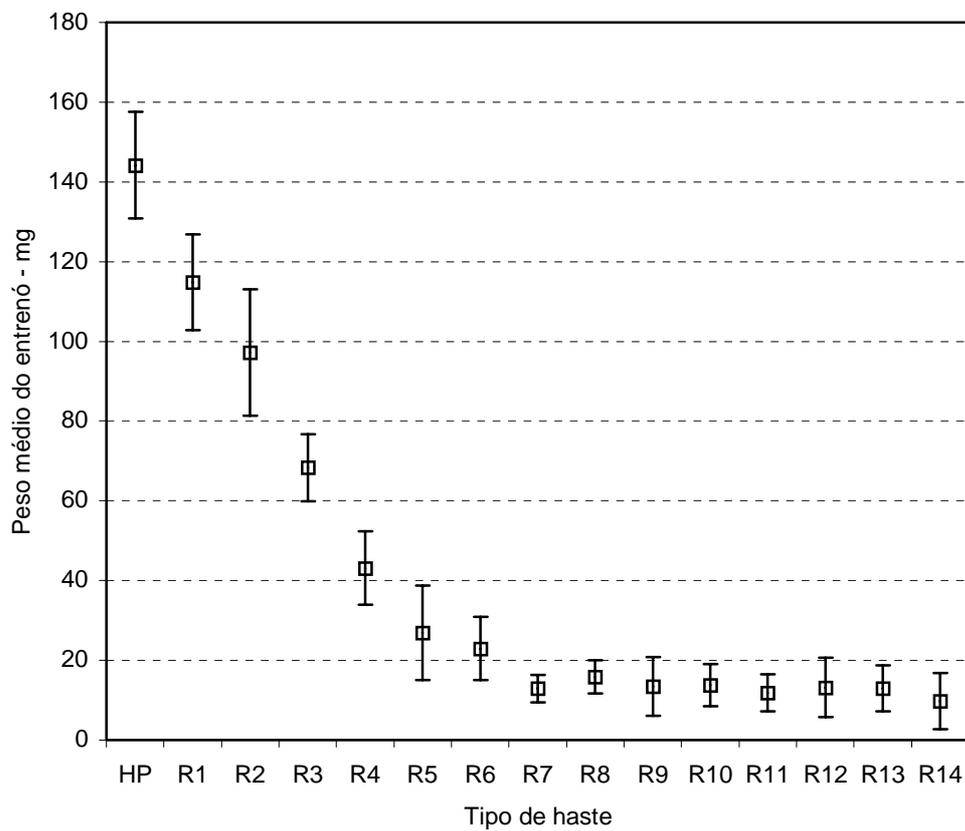
APÊNDICE 3 b. Número de fitômeros formados nas ramificações primárias R7 a R14, da alfafa cv. Europe. Cada ponto representa uma planta e as linhas contínuas representam as retas de regressão para os períodos vegetativos e reprodutivos de cada haste. Grignon, França, 1988.

APÊNDICE 4. Reprodução parcial (apenas HP) da planilha de entrada no programa Excel, com as fórmulas utilizadas em função dos parâmetros ajustados.

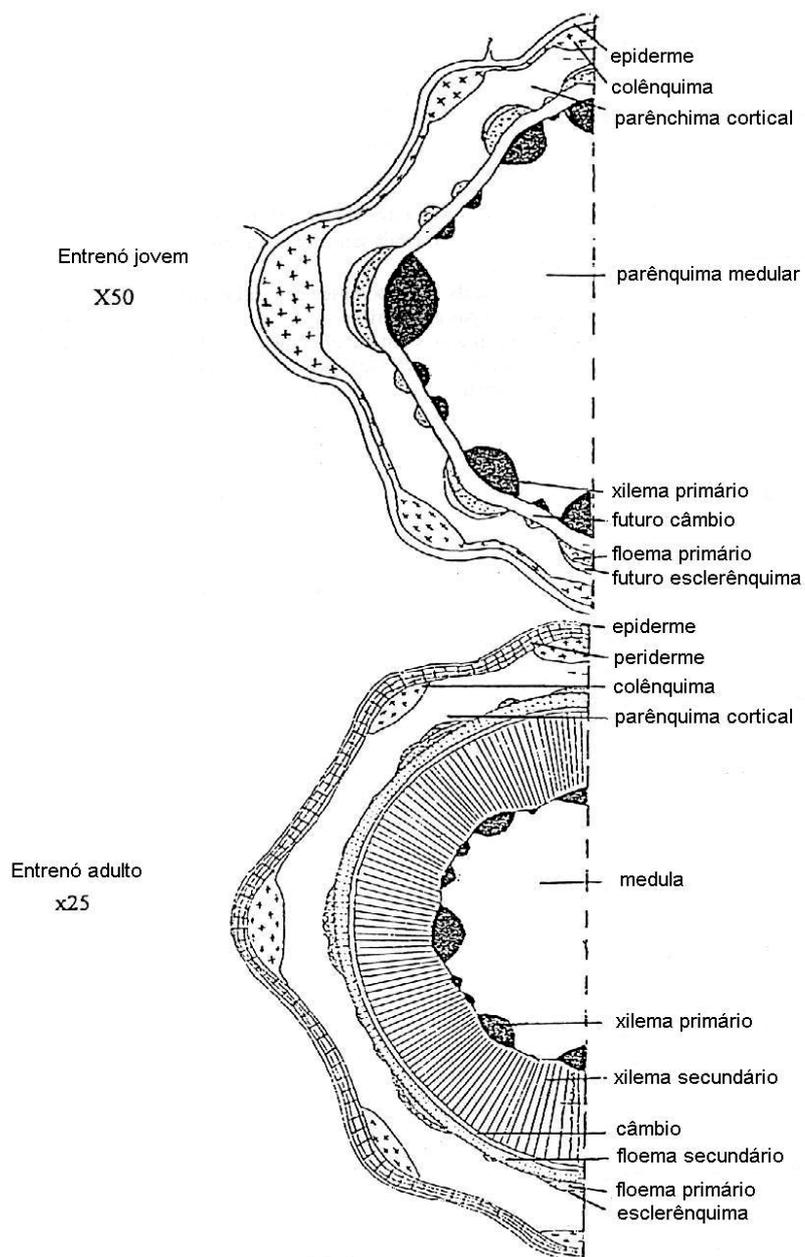
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
1				tipo haste	HP	FILOCRONO					
2				ordem	0	vegetativo =	51				
3						reprodutivo =	100				
4											
5						1° Nó Florífero =					
6											
7		temp.		Estádio	soma GD	número	número	número	número	número	número
8	dia	média	soma GD	1 = veget.	fase	de fitômeros	de fitômeros	total de	de infloresc.	de flores por	de flores
9		diária	Tb = 0	2 = reprod.	reprodutiva	vegetativos	reprodutivos	fitômeros	por haste	inflorescência	por haste
10											
11	1	=(Tmax+Tmin)/2	=C10+B11	=SI(C11/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C11/\$G\$2)>(\$G\$5);E10+B11;0)	=SI(D11=1;(C11/\$G\$2);F10)	=SI(D11=2;(E11/\$G\$3);0)	=SI(H10<27,276-2.5408*\$E\$2;F11+G11;H10)	=SI(H10-\$G\$5>0;(H10-\$G\$5);0)	=SI((I11>0;0,0219*11^3-0,543*11^2+3,3268*11+12,965;0)	=I11*J11
12	2	=(Tmax+Tmin)/2	=C11+B12	=SI(C12/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C12/\$G\$2)>(\$G\$5);E11+B12;0)	=SI(D12=1;(C12/\$G\$2);F11)	=SI(D12=2;(E12/\$G\$3);0)	=SI(H11<27,276-2.5408*\$E\$2;F12+G12;H11)	=SI(H11-\$G\$5>0;(H12-\$G\$5);0)	=SI((I12>0;0,0219*12^3-0,543*12^2+3,3268*12+12,965;0)	=I12*J12
13	3	=(Tmax+Tmin)/2	=C12+B13	=SI(C13/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C13/\$G\$2)>(\$G\$5);E12+B13;0)	=SI(D13=1;(C13/\$G\$2);F12)	=SI(D13=2;(E13/\$G\$3);0)	=SI(H12<27,276-2.5408*\$E\$2;F13+G13;H12)	=SI(H12-\$G\$5>0;(H13-\$G\$5);0)	=SI((I13>0;0,0219*13^3-0,543*13^2+3,3268*13+12,965;0)	=I13*J13
14	4	=(Tmax+Tmin)/2	=C13+B14	=SI(C14/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C14/\$G\$2)>(\$G\$5);E13+B14;0)	=SI(D14=1;(C14/\$G\$2);F13)	=SI(D14=2;(E14/\$G\$3);0)	=SI(H13<27,276-2.5408*\$E\$2;F14+G14;H13)	=SI(H13-\$G\$5>0;(H14-\$G\$5);0)	=SI((I14>0;0,0219*14^3-0,543*14^2+3,3268*14+12,965;0)	=I14*J14
15	5	=(Tmax+Tmin)/2	=C14+B15	=SI(C15/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C15/\$G\$2)>(\$G\$5);E14+B15;0)	=SI(D15=1;(C15/\$G\$2);F14)	=SI(D15=2;(E15/\$G\$3);0)	=SI(H14<27,276-2.5408*\$E\$2;F15+G15;H14)	=SI(H14-\$G\$5>0;(H15-\$G\$5);0)	=SI((I15>0;0,0219*15^3-0,543*15^2+3,3268*15+12,965;0)	=I15*J15
16	6	=(Tmax+Tmin)/2	=C15+B16	=SI(C16/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C16/\$G\$2)>(\$G\$5);E15+B16;0)	=SI(D16=1;(C16/\$G\$2);F15)	=SI(D16=2;(E16/\$G\$3);0)	=SI(H15<27,276-2.5408*\$E\$2;F16+G16;H15)	=SI(H15-\$G\$5>0;(H16-\$G\$5);0)	=SI((I16>0;0,0219*16^3-0,543*16^2+3,3268*16+12,965;0)	=I16*J16
17	7	=(Tmax+Tmin)/2	=C16+B17	=SI(C17/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C17/\$G\$2)>(\$G\$5);E16+B17;0)	=SI(D17=1;(C17/\$G\$2);F16)	=SI(D17=2;(E17/\$G\$3);0)	=SI(H16<27,276-2.5408*\$E\$2;F17+G17;H16)	=SI(H16-\$G\$5>0;(H17-\$G\$5);0)	=SI((I17>0;0,0219*17^3-0,543*17^2+3,3268*17+12,965;0)	=I17*J17
18	8	=(Tmax+Tmin)/2	=C17+B18	=SI(C18/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C18/\$G\$2)>(\$G\$5);E17+B18;0)	=SI(D18=1;(C18/\$G\$2);F17)	=SI(D18=2;(E18/\$G\$3);0)	=SI(H17<27,276-2.5408*\$E\$2;F18+G18;H17)	=SI(H17-\$G\$5>0;(H18-\$G\$5);0)	=SI((I18>0;0,0219*18^3-0,543*18^2+3,3268*18+12,965;0)	=I18*J18
19	9	=(Tmax+Tmin)/2	=C18+B19	=SI(C19/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C19/\$G\$2)>(\$G\$5);E18+B19;0)	=SI(D19=1;(C19/\$G\$2);F18)	=SI(D19=2;(E19/\$G\$3);0)	=SI(H18<27,276-2.5408*\$E\$2;F19+G19;H18)	=SI(H18-\$G\$5>0;(H19-\$G\$5);0)	=SI((I19>0;0,0219*19^3-0,543*19^2+3,3268*19+12,965;0)	=I19*J19
20	10	=(Tmax+Tmin)/2	=C19+B20	=SI(C20/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C20/\$G\$2)>(\$G\$5);E19+B20;0)	=SI(D20=1;(C20/\$G\$2);F19)	=SI(D20=2;(E20/\$G\$3);0)	=SI(H19<27,276-2.5408*\$E\$2;F20+G20;H19)	=SI(H19-\$G\$5>0;(H20-\$G\$5);0)	=SI((I20>0;0,0219*20^3-0,543*20^2+3,3268*20+12,965;0)	=I20*J20
21	11	=(Tmax+Tmin)/2	=C20+B21	=SI(C21/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C21/\$G\$2)>(\$G\$5);E20+B21;0)	=SI(D21=1;(C21/\$G\$2);F20)	=SI(D21=2;(E21/\$G\$3);0)	=SI(H20<27,276-2.5408*\$E\$2;F21+G21;H20)	=SI(H20-\$G\$5>0;(H21-\$G\$5);0)	=SI((I21>0;0,0219*21^3-0,543*21^2+3,3268*21+12,965;0)	=I21*J21
22	12	=(Tmax+Tmin)/2	=C21+B22	=SI(C22/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C22/\$G\$2)>(\$G\$5);E21+B22;0)	=SI(D22=1;(C22/\$G\$2);F21)	=SI(D22=2;(E22/\$G\$3);0)	=SI(H21<27,276-2.5408*\$E\$2;F22+G22;H21)	=SI(H21-\$G\$5>0;(H22-\$G\$5);0)	=SI((I22>0;0,0219*22^3-0,543*22^2+3,3268*22+12,965;0)	=I22*J22
23	13	=(Tmax+Tmin)/2	=C22+B23	=SI(C23/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C23/\$G\$2)>(\$G\$5);E22+B23;0)	=SI(D23=1;(C23/\$G\$2);F22)	=SI(D23=2;(E23/\$G\$3);0)	=SI(H22<27,276-2.5408*\$E\$2;F23+G23;H22)	=SI(H22-\$G\$5>0;(H23-\$G\$5);0)	=SI((I23>0;0,0219*23^3-0,543*23^2+3,3268*23+12,965;0)	=I23*J23
24	14	=(Tmax+Tmin)/2	=C23+B24	=SI(C24/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C24/\$G\$2)>(\$G\$5);E23+B24;0)	=SI(D24=1;(C24/\$G\$2);F23)	=SI(D24=2;(E24/\$G\$3);0)	=SI(H23<27,276-2.5408*\$E\$2;F24+G24;H23)	=SI(H23-\$G\$5>0;(H24-\$G\$5);0)	=SI((I24>0;0,0219*24^3-0,543*24^2+3,3268*24+12,965;0)	=I24*J24
25	15	=(Tmax+Tmin)/2	=C24+B25	=SI(C25/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C25/\$G\$2)>(\$G\$5);E24+B25;0)	=SI(D25=1;(C25/\$G\$2);F24)	=SI(D25=2;(E25/\$G\$3);0)	=SI(H24<27,276-2.5408*\$E\$2;F25+G25;H24)	=SI(H24-\$G\$5>0;(H25-\$G\$5);0)	=SI((I25>0;0,0219*25^3-0,543*25^2+3,3268*25+12,965;0)	=I25*J25
26	16	=(Tmax+Tmin)/2	=C25+B26	=SI(C26/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C26/\$G\$2)>(\$G\$5);E25+B26;0)	=SI(D26=1;(C26/\$G\$2);F25)	=SI(D26=2;(E26/\$G\$3);0)	=SI(H25<27,276-2.5408*\$E\$2;F26+G26;H25)	=SI(H25-\$G\$5>0;(H26-\$G\$5);0)	=SI((I26>0;0,0219*26^3-0,543*26^2+3,3268*26+12,965;0)	=I26*J26
27	17	=(Tmax+Tmin)/2	=C26+B27	=SI(C27/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C27/\$G\$2)>(\$G\$5);E26+B27;0)	=SI(D27=1;(C27/\$G\$2);F26)	=SI(D27=2;(E27/\$G\$3);0)	=SI(H26<27,276-2.5408*\$E\$2;F27+G27;H26)	=SI(H26-\$G\$5>0;(H27-\$G\$5);0)	=SI((I27>0;0,0219*27^3-0,543*27^2+3,3268*27+12,965;0)	=I27*J27
28	18	=(Tmax+Tmin)/2	=C27+B28	=SI(C28/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C28/\$G\$2)>(\$G\$5);E27+B28;0)	=SI(D28=1;(C28/\$G\$2);F27)	=SI(D28=2;(E28/\$G\$3);0)	=SI(H27<27,276-2.5408*\$E\$2;F28+G28;H27)	=SI(H27-\$G\$5>0;(H28-\$G\$5);0)	=SI((I28>0;0,0219*28^3-0,543*28^2+3,3268*28+12,965;0)	=I28*J28
29	19	=(Tmax+Tmin)/2	=C28+B29	=SI(C29/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C29/\$G\$2)>(\$G\$5);E28+B29;0)	=SI(D29=1;(C29/\$G\$2);F28)	=SI(D29=2;(E29/\$G\$3);0)	=SI(H28<27,276-2.5408*\$E\$2;F29+G29;H28)	=SI(H28-\$G\$5>0;(H29-\$G\$5);0)	=SI((I29>0;0,0219*29^3-0,543*29^2+3,3268*29+12,965;0)	=I29*J29
30	20	=(Tmax+Tmin)/2	=C29+B30	=SI(C30/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C30/\$G\$2)>(\$G\$5);E29+B30;0)	=SI(D30=1;(C30/\$G\$2);F29)	=SI(D30=2;(E30/\$G\$3);0)	=SI(H29<27,276-2.5408*\$E\$2;F30+G30;H29)	=SI(H29-\$G\$5>0;(H30-\$G\$5);0)	=SI((I30>0;0,0219*30^3-0,543*30^2+3,3268*30+12,965;0)	=I30*J30
31	21	=(Tmax+Tmin)/2	=C30+B31	=SI(C31/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C31/\$G\$2)>(\$G\$5);E30+B31;0)	=SI(D31=1;(C31/\$G\$2);F30)	=SI(D31=2;(E31/\$G\$3);0)	=SI(H30<27,276-2.5408*\$E\$2;F31+G31;H30)	=SI(H30-\$G\$5>0;(H31-\$G\$5);0)	=SI((I31>0;0,0219*31^3-0,543*31^2+3,3268*31+12,965;0)	=I31*J31
32	22	=(Tmax+Tmin)/2	=C31+B32	=SI(C32/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C32/\$G\$2)>(\$G\$5);E31+B32;0)	=SI(D32=1;(C32/\$G\$2);F31)	=SI(D32=2;(E32/\$G\$3);0)	=SI(H31<27,276-2.5408*\$E\$2;F32+G32;H31)	=SI(H31-\$G\$5>0;(H32-\$G\$5);0)	=SI((I32>0;0,0219*32^3-0,543*32^2+3,3268*32+12,965;0)	=I32*J32
33	23	=(Tmax+Tmin)/2	=C32+B33	=SI(C33/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C33/\$G\$2)>(\$G\$5);E32+B33;0)	=SI(D33=1;(C33/\$G\$2);F32)	=SI(D33=2;(E33/\$G\$3);0)	=SI(H32<27,276-2.5408*\$E\$2;F33+G33;H32)	=SI(H32-\$G\$5>0;(H33-\$G\$5);0)	=SI((I33>0;0,0219*33^3-0,543*33^2+3,3268*33+12,965;0)	=I33*J33
34	24	=(Tmax+Tmin)/2	=C33+B34	=SI(C34/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C34/\$G\$2)>(\$G\$5);E33+B34;0)	=SI(D34=1;(C34/\$G\$2);F33)	=SI(D34=2;(E34/\$G\$3);0)	=SI(H33<27,276-2.5408*\$E\$2;F34+G34;H33)	=SI(H33-\$G\$5>0;(H34-\$G\$5);0)	=SI((I34>0;0,0219*34^3-0,543*34^2+3,3268*34+12,965;0)	=I34*J34
35	25	=(Tmax+Tmin)/2	=C34+B35	=SI(C35/\$G\$2>-\$G\$5;2;1)	=SI((C35/\$G\$2)>(\$G\$5);E34+B35;0)	=SI(D35=1;(C35/\$G\$2);F34)	=SI(D35=2;(E35/\$G\$3);0)	=SI(H34<27,276-2.5408*\$E\$2;F35+G35;H34)	=SI(H34-\$G\$5>0;(H35-\$G\$5);0)	=SI((I35>0;0,0219*35^3-0,543*35^2+3,3268*35+12,965;0)	=I35*J35

APÊNDICE 5. Matriz de correlações simples entre as principais variáveis por haste determinadas na amostragem final (primeiras vagens maduras). totnos = total de fitômeros ; filveg = filocrono na fase vegetativa; arfol = área foliar; msfol = matéria seca de folhas; mshast = matéria seca da haste; msinf = matéria seca das inflorescências; mstot = matéria seca total (haste+folhas+inflorescências); ninf = número de inflorescências; florhas = número de flores por haste; florinf = número de flores por inflorescência; pmen = peso médio do nó+entrenó; pmfito = peso médio do fitômero (folha+nó+entrenó).

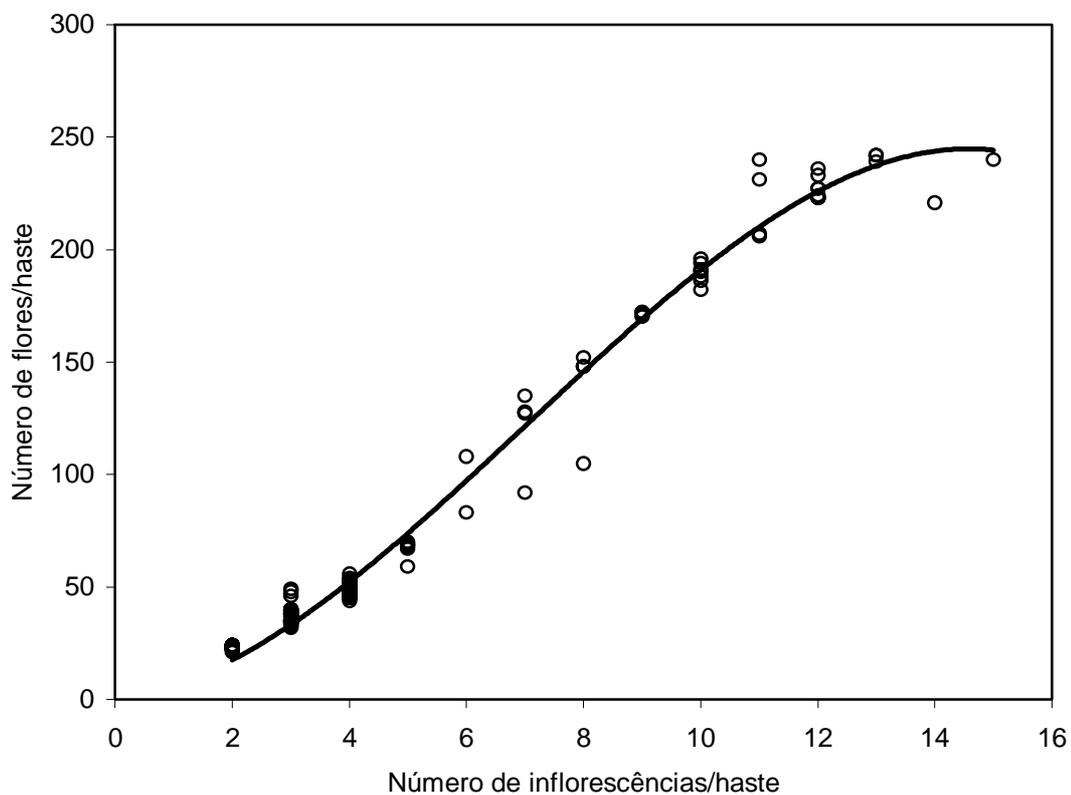
Pearson Correlation Coefficients												
Prob > r under H0: Rho=0												
	totnos	filveg	arfol	msfol	mshast	msinf	mstot	ninf	florhas	florinf	pmen	pmfito
totnos	1.00000	-0.91874 <.0001	0.96279 <.0001	0.96321 <.0001	0.94064 <.0001	0.90889 <.0001	0.95339 <.0001	0.96089 <.0001	0.96084 <.0001	0.83658 <.0001	0.91579 <.0001	0.95399 <.0001
filveg	-0.91874 <.0001	1.00000	-0.94333 <.0001	-0.93576 <.0001	-0.88182 <.0001	-0.90240 <.0001	-0.91024 <.0001	-0.93516 <.0001	-0.95317 <.0001	-0.86871 <.0001	-0.85995 <.0001	-0.92453 <.0001
arfol	0.96279 <.0001	-0.94333 <.0001	1.00000	0.99613 <.0001	0.94937 <.0001	0.94874 <.0001	0.97374 <.0001	0.96403 <.0001	0.97353 <.0001	0.84906 <.0001	0.93171 <.0001	0.97925 <.0001
msfol	0.96321 <.0001	-0.93576 <.0001	0.99613 <.0001	1.00000	0.95738 <.0001	0.94818 <.0001	0.97912 <.0001	0.96191 <.0001	0.96880 <.0001	0.84050 <.0001	0.93948 <.0001	0.98495 <.0001
mshast	0.94064 <.0001	-0.88182 <.0001	0.94937 <.0001	0.95738 <.0001	1.00000	0.94164 <.0001	0.99343 <.0001	0.91836 <.0001	0.91551 <.0001	0.75278 <.0001	0.99449 <.0001	0.97386 <.0001
msinf	0.90889 <.0001	-0.90240 <.0001	0.94874 <.0001	0.94818 <.0001	0.94164 <.0001	1.00000	0.96841 <.0001	0.91858 <.0001	0.92781 <.0001	0.79189 <.0001	0.92278 <.0001	0.96155 <.0001
mstot	0.95339 <.0001	-0.91024 <.0001	0.97374 <.0001	0.97912 <.0001	0.99343 <.0001	0.96841 <.0001	1.00000	0.94156 <.0001	0.94325 <.0001	0.79083 <.0001	0.98245 <.0001	0.98791 <.0001
ninf	0.96089 <.0001	-0.93516 <.0001	0.96403 <.0001	0.96191 <.0001	0.91836 <.0001	0.91858 <.0001	0.94156 <.0001	1.00000	0.98764 <.0001	0.85658 <.0001	0.89458 <.0001	0.94718 <.0001
florhas	0.96084 <.0001	-0.95317 <.0001	0.97353 <.0001	0.96880 <.0001	0.91551 <.0001	0.92781 <.0001	0.94325 <.0001	0.98764 <.0001	1.00000	0.91459 <.0001	0.88728 <.0001	0.95681 <.0001
florinf	0.83658 <.0001	-0.86871 <.0001	0.84906 <.0001	0.84050 <.0001	0.75278 <.0001	0.79189 <.0001	0.79083 <.0001	0.85658 <.0001	0.91459 <.0001	1.00000	0.70751 <.0001	0.83583 <.0001
pmen	0.91579 <.0001	-0.85995 <.0001	0.93171 <.0001	0.93948 <.0001	0.99449 <.0001	0.92278 <.0001	0.98245 <.0001	0.89458 <.0001	0.88728 <.0001	0.70751 <.0001	1.00000	0.95124 <.0001
pmfito	0.95399 <.0001	-0.92453 <.0001	0.97925 <.0001	0.98495 <.0001	0.97386 <.0001	0.96155 <.0001	0.98791 <.0001	0.94718 <.0001	0.95681 <.0001	0.83583 <.0001	0.95124 <.0001	1.00000



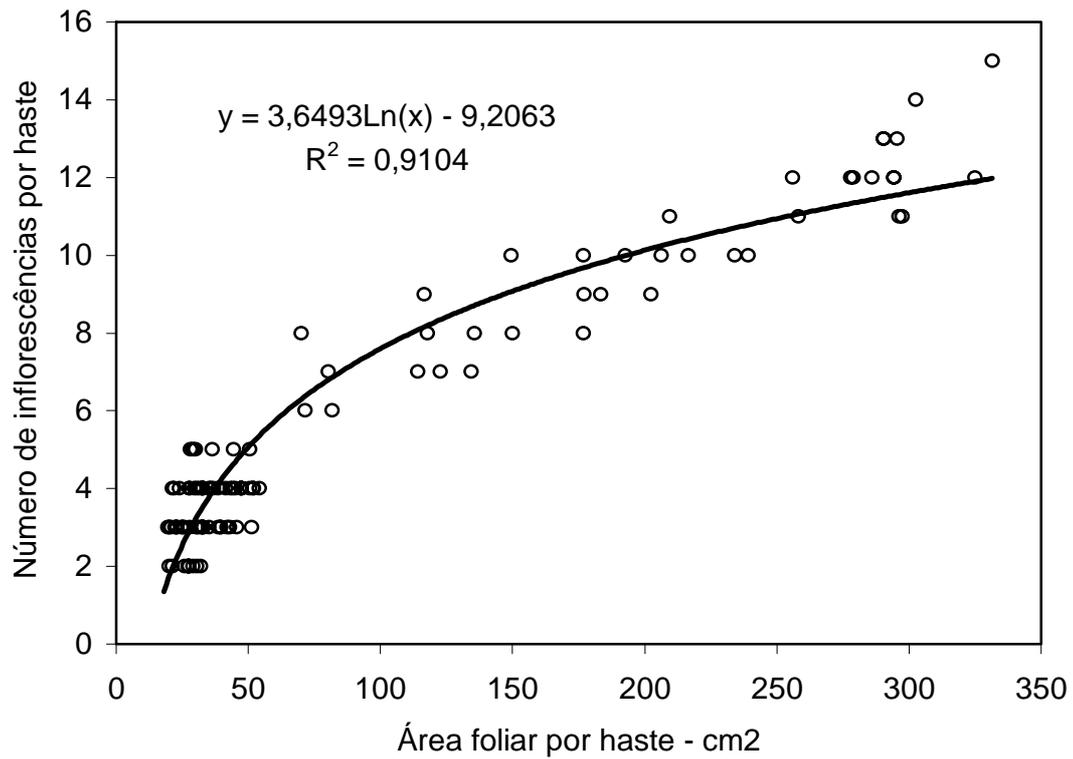
APÊNDICE 6. Peso médio do nó e do entrenó, conforme o tipo de haste da alfafa cv. Europe. As barras verticais indicam o desvio padrão. HP = haste principal, R1 a R14 ramificações primárias do primeiro ao 14^o fitômero da HP. Grignon, França, 1988.



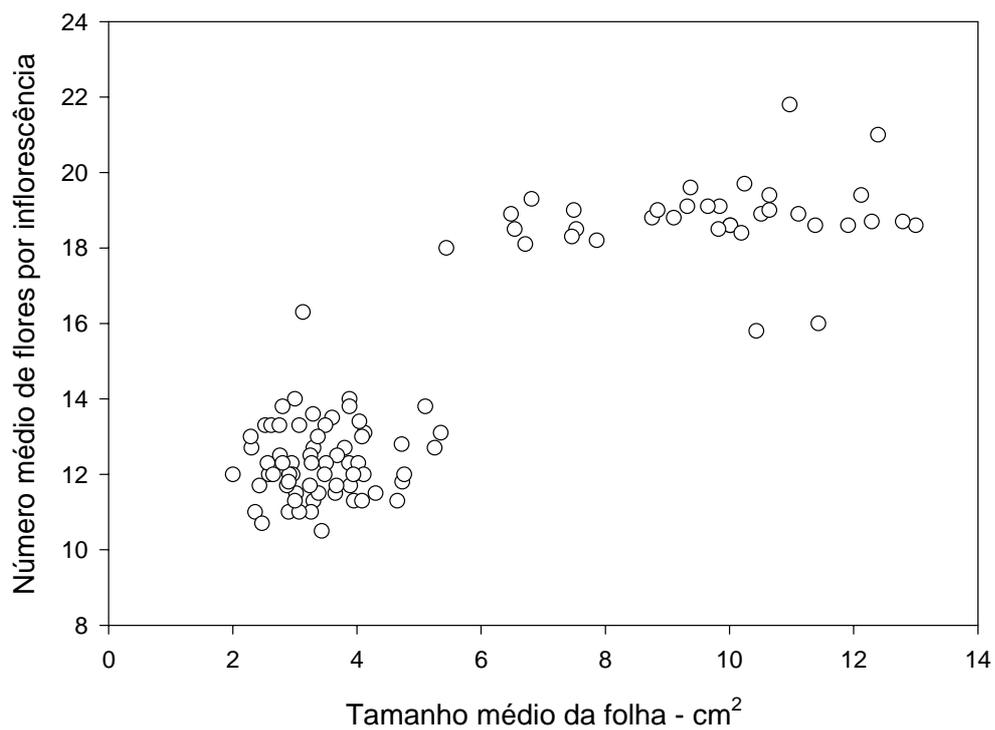
APÊNDICE 7. Corte histológico de um entrenó jovem e de um entrenó adulto de alfafa (Vallet, 1997)



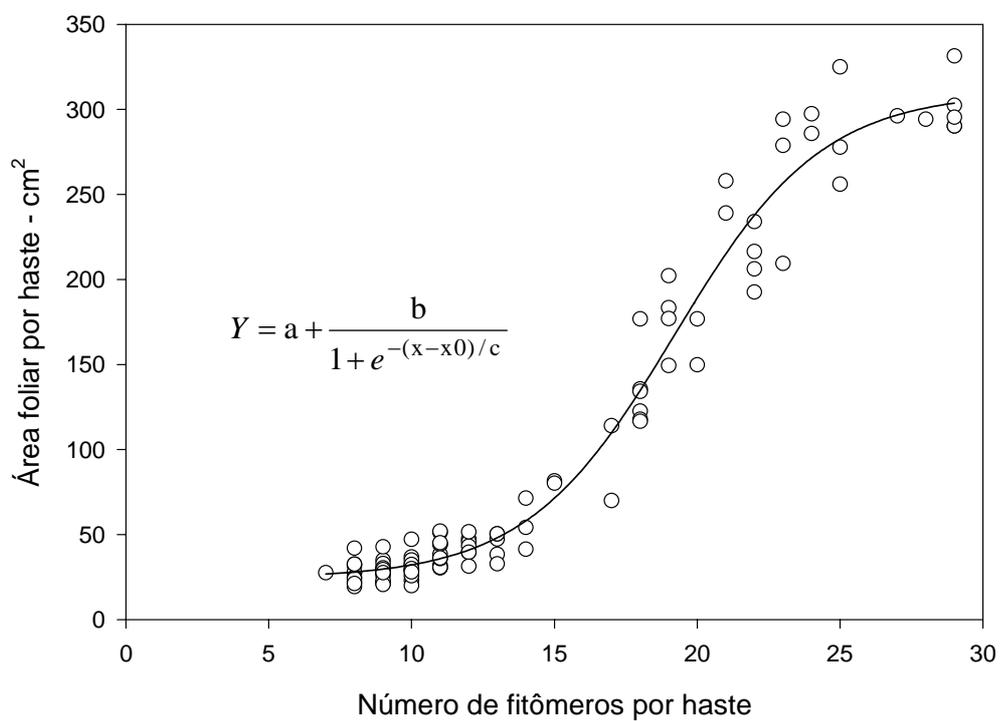
APÊNDICE 8. Relação entre o número de inflorescências por haste por primária e o número total de flores formadas por haste da alfafa cv. Europe. Grignon, França, 1988.



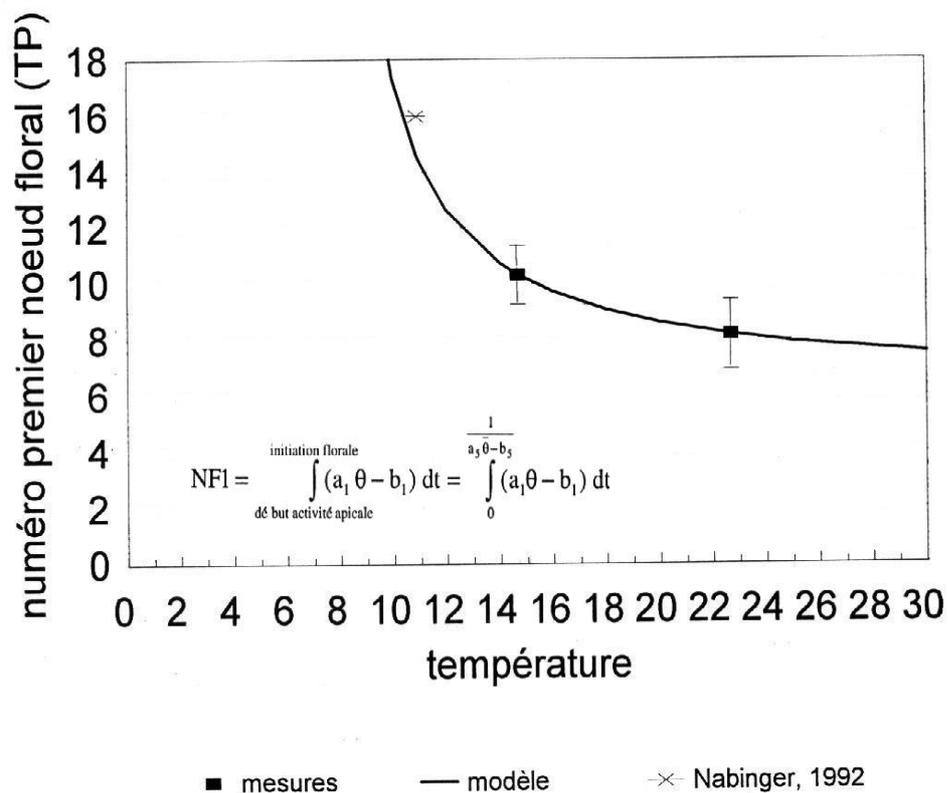
APÊNDICE 9. Relação entre o número de inflorescências emitidas por haste primária da alfafa cv. Europe e a área foliar por haste, no estágio primeiros legumes maduros. Grignon, França, 1988.



APÊNDICE 10. Relação entre o tamanho médio da folha de cada haste primária da alfafa cv. Europe, e o número médio de flores por inflorescência. Grignon, França, 1988.



APÊNDICE 11. Relação entre o número de fitômeros formados por haste primária da alfafa cv. Europe e a área foliar por haste. Grignon, França, 1988.



APÊNDICE 12. Modelo proposto por Allirand (1998) para a posição do primeiro fitômero reprodutivo da alfafa cv. Europe. Os dados de Nabinger (1992) utilizados pelo autor não se referem aos do presente experimento.