

O AFILHAMENTO EM COMUNIDADES DE CEREAIS DE ESTAÇÃO FRIA É AFETADO PELA QUALIDADE DA LUZ?

IS THE TILLERING OF SMALL GRAIN CEREALS AFFECTED BY LIGHT QUALITY?

Milton Luiz de Almeida¹ Claudio Mario Mundstock²

- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA -

RESUMO

A radiação vermelha extrema refletida pelas folhas de plantas vizinhas altera a relação vermelho(V): vermelho extremo(Ve) e esta relação atua como um sinal precoce da competição que irá ocorrer em uma comunidade. O fitocromo é capaz de detectar esta relação e transferir a excitação eletrônica em um sinal celular, que altera o metabolismo celular e influencia o crescimento e o desenvolvimento da planta. Medições em comunidades em baixa densidade, onde ainda não há auto-sombreamento entre plântulas, demonstram que a presença de plantas vizinhas altera de forma marcante a quantidade de Ve recebida pela superfície do caule. Nas regiões produtoras do Sul do Brasil, a pequena produção de afilhos férteis tem levantado uma séria questão sobre a importância do afilhamento para a formação do rendimento de grãos em cereais de estação fria. Neste sentido, as alterações na qualidade da luz no decorrer da formação da comunidade são importantes para a melhor compreensão deste processo. Portanto, a resposta à pergunta formulada no título depende da investigação dos efeitos da qualidade da luz sobre os cereais cultivados no Brasil, principalmente nos seguintes pontos: (i) os cereais em comunidade detectam precocemente as informações referentes ao nível de competição que irão sofrer? (ii) os cereais utilizam essas informações para modificar o padrão de afilhamento? (iii) há variabilidade genética entre os materiais cultivados no Brasil em relação a essas duas características?

Palavras-chave: radiação, competição, fitocromo.

SUMMARY

The far red radiation reflected by plants changes the far red ratio. This ratio is the early signal of competition within the community. The phytochrome is able to detect this ratio and transfer the electronic excitation transforming it into a cellular

signal, that changes cellular metabolism and affects plant growth and development. Determination performed in low density crops, where competition per light among plants is small, have shown that the presence of neighbour plants alter substantially the amount of far red received by the shoot. The lower amount of fertile tillers observed in winter cereals cultivated in Southern Brazil has raised a serious question related to the role of tillers in the yield formation of small grains. In this sense, to understand the changes in light quality verified during the establishment of a crop is fundamental to comprehend the whole tillering process. Therefore, the answer to the question formulated in the title depends on the investigation of light quality effects on the following points of small grain development: (i) are the small grain cereals able to detect early in their life cycle the competition that will be established in the future? (ii) are the small grain able to use this information to modify their tillering pattern? (iii) is there genetic variability among Brazilian cultivars about this characteristics?

Key words: radiation, competition, phytochrome.

INTRODUÇÃO

Ao longo das últimas décadas foram realizados estudos para elucidar o padrão de afilhamento dos cereais de estação fria e os fatores que o afetam. O padrão relaciona-se com a época e a sequência de aparecimento, frequência e número de afilhos emitidos e/ou omitidos pelas plantas, bem como a sobrevivência e a produção de grãos dos afilhos férteis. Os fatores do ambiente que afetam o afilhamento são temperatura, água, luz e nutrientes, dentre outros. No entanto, apesar da grande quanti-

¹Engenheiro Agrônomo, MSc., Professor da Faculdade de Agronomia da UDESC, aluno do Curso de Pós-graduação em Fitotecnia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), bolsista da CAPES, Caixa Postal 281, Lages, SC, CEP 88.590-000. E-mail: a2mla@cav.udesc.br. Autor para correspondência.

²Engenheiro Agrônomo, PhD., Professor da Faculdade de Agronomia da UFRGS, bolsista do CNPq.

dade de trabalhos nesta área, muitos pontos permanecem sem um entendimento maior. Neste sentido, tem-se detectado frequentemente a omissão do afilho do nó da primeira folha (A1) em situações de estresse ambiental, mas a omissão também ocorre em situações onde não se detecta claramente um estresse.

A interação entre plantas numa comunidade induz a um grande número de mudanças na morfologia destas, o que interfere no rendimento da cultura. Respostas à competição por luz entre plantas incluem mudanças na arquitetura de planta, crescimento e desenvolvimento, e na absorção e distribuição de fotoassimilados. A idéia de que plantas vizinhas competem por recursos do meio já é familiar há muitos anos; no entanto, alguns efeitos da competição em comunidades vêm sendo somente agora estudados. A competição, que se estabelece pela simples presença de plantas vizinhas, dá-se em função da absorção e reflexão seletiva de luz pelas folhas e outras estruturas verdes, que alteram a composição espectral e o fluxo de luz. Estas informações são sentidas pelas plantas muito precocemente e estão diretamente relacionadas com características do fluxo da radiação fotossinteticamente ativa (PAR), tal como a quantidade, direção e a probabilidade de futuras mudanças. Estas mudanças são percebidas por fotorreceptores específicos e com isso desencadeia-se uma série de respostas, denominadas fotomorfogênicas.

Esta revisão tem por objetivo discutir o sistema de percepção da luz, como é a distribuição desta pela folhagem da comunidade e os efeitos sobre o processo de afilhamento de cereais de estação fria.

PERCEPÇÃO PRECOCE DOS SINAIS DE LUZ E O FITOCROMO

Em comunidades formadas por plantas da mesma espécie, algumas alterações morfológicas atribuídas à proximidade de outras plantas, tal como redução do afilhamento em gramíneas e o maior crescimento do caule em plântulas de dicotiledôneas, podem ser detectadas bem antes do início de um sombreamento mútuo. Esta observação conduziu BALLARÉ *et al.* (1987) a proporem que a radiação Ve, refletida pelas folhas, podia atuar como um sinal precoce da competição que ocorreria no desenvolvimento da comunidade. Essa proposição foi baseada em medições realizadas em comunidades de plântulas, com sensores apropriados, que detectaram redução na relação V:Ve devido à reflexão seletiva de luz. Este efeito foi observado antes de qualquer redução na radiação fotossinteticamente ativa. Tam-

bém foi importante, para o lançamento desta proposição, a observação de que as plântulas de *Chenopodium album*, *Datura ferox* e *Sinapis alba* apresentavam crescimento em direção à luz, quando expostas a pequenas quantidades de Ve refletidas por espelhos. Portanto, sinais de luz, percebidos por receptores específicos, desempenham função fundamental na detecção das oportunidades da luz, principalmente quando a competição tende a ser intensa e a qualidade da luz é a única informação desta futura competição (SCHMITT & WULFF, 1993). Estes fotorreceptores são moléculas que transferem a excitação eletrônica, causada pela luz, em sinal celular. Através de uma variedade de vias de tradução, o sinal original, que contém a informação sobre a luz ambiente, altera o metabolismo celular e influencia o crescimento e o desenvolvimento da planta (BALLARÉ *et al.*, 1987).

A importância do conhecimento, de que as alterações na qualidade da luz ocorrem precocemente em uma comunidade, está relacionada com o fato do desenvolvimento das plântulas ser sensível e responsável às variações ambientais (ARNIM & DENG, 1996). Neste sentido, a intensidade e composição da luz incidente, influencia as plântulas na determinação da velocidade de crescimento celular, na acumulação de pigmentação e na diferenciação dos plátídios (ARNIM & DENG, 1996).

Entre os fotorreceptores conhecidos, os mais estudados são os pigmentos, conhecidos como fitocromos. Quimicamente, o fitocromo é um homodímero de dois polipeptídios idênticos, cada qual com peso molecular de 120 kDa (SALISBURY & ROSS, 1992). Cada polipeptídio tem um grupo prostético chamado de cromóforo, que está ligado a um átomo de enxofre através de uma cisteína. O cromóforo é uma cadeia aberta tetrapirrólica, responsável pela absorção da luz, que causa a resposta do fitocromo (SALISBURY & ROSS, 1992).

As moléculas do fitocromo (F) existem em duas formas relativamente estáveis: o fitocromo vermelho (Fv) e o fitocromo vermelho extremo (Fve), que apresentam absorção máxima nos comprimentos de onda do V (660nm) e do Ve (730nm), respectivamente. A síntese do fitocromo ocorre na forma de Fv, na presença de luz e as respostas fisiológicas são dadas pela presença do Fve. Cada forma é convertida para outra com a absorção de luz e, no espectro solar, há absorção tanto do Fv como do Fve. Nesta condição, as duas formas do fitocromo não podem ser purificadas em separado. Sob iluminação contínua, o fotoequilíbrio entre as duas formas é obtido e pode ser definido como a proporção da forma Fve sob o fitocromo total (Fve/F). Valores do fotoequilíbrio podem variar de 0,02, quando sob luz

monocromática vermelha extrema e 0,86 sob luz monocromática vermelha. Sob luz policromática natural, a razão F_{ve}/F do fotoequilíbrio depende do fluxo de fótons de V e Ve na radiação incidente. Deste modo, os valores obtidos pela exposição de preparações de fitocromo purificado à luz natural tipicamente variam de 0,60 (luz solar direta, $V:Ve = 1,15$) a 0,15 (luz filtrada através de densa vegetação, $V:Ve = 0,2$) (BALLARÉ, 1994; SMITH *et al.*, 1990).

O fitocromo está presente na maioria dos órgãos das plantas, inclusive no sistema radicular. A presença de clorofila dificulta a detecção de fitocromo, mas em plantas cultivadas no escuro é determinado com facilidade, já que não há presença de outros pigmentos (HART, 1988). Nestas plantas, tem sido encontrada elevada concentração de fitocromo em regiões meristemáticas (TAIZ & ZEIGER, 1991). Subcelularmente, o fitocromo está presente no núcleo e por todo o citosol, mas, aparentemente, parece não estar presente em organelas ou membranas do vacúolo (SALISBURY & ROSS, 1992). Em estudos mais recentes, a localização de F_v e F_{ve} tem sido questionada. Alguns trabalhos apontam associação do F_{ve} com o núcleo, enquanto outros associam com a membrana citoplasmática, mas essas duas localizações parecem ser improváveis (FOSKET, 1994). Apesar dos problemas metodológicos apontados pelo autor, o conhecimento da localização dos receptores do fitocromo dará importantes informações sobre a função destas proteínas.

Os tecidos das plantas apresentam dois diferentes tipos de fitocromo, chamados de tipo I e de tipo II. Estes dois tipos de fitocromo diferem na forma como reagem à exposição à luz vermelha. Ambos são convertidos para F_{ve} , sendo o F_{ve} do tipo II estável. Já o F_{ve} do tipo I é instável e retorna rapidamente para forma F_v , apresentando meia vida de aproximadamente 60 minutos (FOSKET, 1994). Em tecido de plantas estioladas, devido ao crescimento no escuro, é detectada elevada quantidade de fitocromo, e praticamente todo ele é do tipo I. Isso ocorre devido ao fitocromo ser sintetizado na forma de F_v , distribuído-se pelo citoplasma, e assim permanece pois não há radiação vermelha. Por outro lado, o tecido de plantas expostas à luz apresenta menor quantidade de fitocromo, sendo este principalmente do tipo II (FOSKET, 1994), que é o mais importante para a morfogênese de plantas (SCHMITT & WULFF, 1993). O fitocromo também pode ser identificado por A ou B. A ligação no cromóforo terminal com nitrogênio é identificada como fitocromo A e com carbono, como fitocromo B (TAIZ & ZEIGER, 1991).

As respostas do fitocromo podem ser classificadas conforme a quantidade de luz vermelha

necessária para a indução. Esta quantidade é chamada de fluência e é medida em moles de quanta por metro quadrado (TAIZ & ZEIGER, 1991). A fluência total é dada em função do fluxo de fótons e do tempo de exposição a esta luz. Para cada processo mediado pelo fitocromo há uma necessidade de exposição, sendo as respostas classificadas em três grupos distintos. As respostas de baixíssima fluência são aquelas que podem ser desencadeadas com fluência muito baixa, como na ordem de $0,1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$. Já outras respostas não são iniciadas com fluências menores que $1,0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$, as quais são chamadas de respostas de baixa fluência. E o último grupo de respostas do fitocromo é chamado de resposta de alta fluência. Neste grupo, a resposta só ocorre após irradiação prolongada e contínua, requerendo exposição por horas de valores superiores a $10 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2}$ (TAIZ & ZEIGER, 1991).

VARIAÇÕES NA QUALIDADE DA LUZ EM COMUNIDADES DE PLANTAS

Estudos, em ambientes com luz natural e luz artificial, têm demonstrado que um número de alterações morfológicas típicas de sombreamento (maior crescimento do caule, redução da relação de massa seca da folha:caule) podem ser induzidas pelo fitocromo em resposta à baixa razão $V:Ve$, como a que prevalece sob camadas de folhas (BALLARÉ *et al.*, 1992). Resultados de campo e experimentos em casa de vegetação com plantas de pepino (mutante lh, deficiente em fitocromo B), crescendo sob luz controlada, são totalmente consistentes com a noção de que o fitocromo B desempenha função fundamental nas respostas de crescimento do caule, em ambientes sombreados (BALLARÉ *et al.*, 1991a).

Em comunidade de plântulas de dicotiledôneas em baixíssima densidade (índice de área foliar menor que um), onde o auto-sombreamento entre plântulas é desprezado, a proximidade das plantas individuais causa um marcante incremento na quantidade de Ve recebido pela superfície do caule (BALLARÉ *et al.*, 1987, 1991c). Os estudos com fibra ótica mostraram que o incremento no Ve recebido é similar ao incremento detectado no Ve disperso dentro do caule. Concomitantemente há uma queda na relação $V:Ve$ e uma redução no fotoequilíbrio do fitocromo ($F_v:F_{ve}$), que são quantitativamente relacionados com o índice de área foliar (IAF) da população (BALLARÉ *et al.*, 1989, 1991c). Isso significa dizer que a qualidade, além da quantidade de radiação recebida pelo caule de plantas em competição, é profundamente afetada pela densidade de plantas da comunidade. BALLARÉ *et al.* (1991c) também verificaram que quando a densi-

dade de plantas é muito baixa (IAF menor que um), somente a relação V:Ve é reduzida, devido à reflexão do Ve pelas folhas. Com IAF entre um e dois, embora uma grande parte das folhas ainda esteja recebendo radiação solar direta, a taxa de fluência de fótons no nível dos caules cai drasticamente. Com estes resultados, os autores sugeriram que quando o IAF é maior que um, o estímulo ao maior crescimento do caule é dado pela baixa relação V:Ve e reduzida taxa de fluência.

Em alguns experimentos com plantas crescendo a campo, onde espelhos e plantas divisoras de diferentes cores foram usadas para aumentar o Ve, foi demonstrado que o crescimento do caule podia ser estimulado pelas mudanças espectrais, que mimetizam a proximidade de outras plantas, mesmo que elas estivessem crescendo sob luz solar total (BALLARÉ *et al.*, 1987, 1989). Assim, plântulas de *Datura ferox* e *Sinapis alba* transferidas para populações formadas por plantas de mesma estatura, responderam com incremento na taxa de crescimento do caule (BALLARÉ *et al.*, 1990). Esta reação foi detectada em três dias após a mudança e ocorreu antes do sombreamento entre as plantas vizinhas. Esta rápida resposta foi reduzida ou eliminada quando os entrenós das plântulas foram cobertos com filtro, que absorve o Ve emitido pelas plântulas vizinhas. Estes resultados mostram que o controle fotomorfogênico do crescimento do caule pode desempenhar uma função central no ajuste plástico das plantas, nos estádios iniciais do desenvolvimento da comunidade (BALLARÉ *et al.*, 1990).

Para plantas em comunidades, existem no mínimo dois fatores fotomorfogênicos que influenciam o crescimento do caule, à parte das mudanças da relação V:Ve. Primeiro, quando a comunidade começa a fechar os espaços entre plantas, existe uma rápida queda na luz azul ao nível do caule. Esta queda acelera o crescimento do caule, mesmo que sob condições de luz solar. Neste efeito, que não é mediado pelo fitocromo ou pigmentos fotossintéticos, provavelmente esteja envolvido a ação de fotoreceptor para luz azul (KAUFMAN, 1993, BALLARÉ *et al.*, 1991c). Segundo, quando a queda na radiação de V e Ve ocorre sob condições similares, o crescimento do caule pode ser estimulado independente de mudanças na relação V:Ve.

O aumento da densidade a partir de baixos IAF pode levar a significativas mudanças espectrais e na taxa de fluência ao nível do caule, com um mínimo efeito na luz recebida pelas folhas (BALLARÉ *et al.*, 1989, 1991c). Nestas condições, existe uma clara separação entre os efeitos das plantas vizinhas no fluxo de informações fotomorfogênicas e a energia recebida pelas plantas para reali-

zar fotossíntese. Estes resultados confirmam o mecanismo das respostas morfológicas precoces da comunidade, que são observadas em populações de plântulas.

PLANTAS EM COMUNIDADES E O PROCESSO DE AFILHAMENTO

Os fotorreceptores representam um fator importante para a morfologia de plantas em competição. Esta condição não somente pode afetar a disponibilidade dos recursos necessários para o crescimento, mas também modificar a luz ambiente, que é utilizada pelas plantas na tomada de decisões (BALLARÉ *et al.*, 1992). Deste modo, a relação V:Ve e a taxa de fluência percebida pelo caule das plantas conduzem informação da proximidade entre as plantas e induzem, em cada uma, alterações na morfologia e na alocação de assimilados (BALLARÉ *et al.*, 1992). Em plantas de cevada, DAVIS & SIMMONS (1994a) demonstraram a modulação fotomorfogênica pela relação V:Ve. Elas têm a capacidade de detectar e responder morfológicamente à alteração da relação V:Ve.

No processo de afilhamento é importante destacar a influência da dominância apical. Ela inibe o crescimento de órgãos laterais e o grau desta dominância depende do genótipo, do ambiente e da idade da planta. A dominância apical está diretamente relacionada com a morfologia e subsequente potencial de rendimento das plantas (MARTIN, 1987). A qualidade da luz afeta o afilhamento, pois segundo BALLARÉ *et al.* (1992) e SCHMITT & WULFF (1993) já está estabelecido que a dominância apical é influenciada pela relação V:Ve da radiação incidente. Os mecanismos pelos quais esta relação influencia a dominância apical são ainda desconhecidos (MARTIN, 1987). Da mesma forma, os mecanismos que estão envolvidos no controle da fotomorfogênese pelo fitocromo ainda não estão claros. Pode haver um envolvimento de sinalização em cascata pela quinase, com ativação da proteína G (heterotrimérica) e ligado à relação cálcio/calmodulina (JORDAN *et al.*, 1995). Igualmente, a luz pode alterar o conteúdo hormonal e de carboidratos e afetar o transporte químico dentro da planta (MARTIN, 1987). Este autor sugere que a luz diminui o conteúdo de ácido indol acético (AIA) no ápice do feijoeiro e aumenta o conteúdo na região basal. No entanto, tem sido observado que somente o decréscimo do conteúdo do hormônio não seria suficiente para modificar a taxa de crescimento das plantas (JONES, *et al.*, 1991). Em ervilha, ANDERSEN (1976) observou que com o aumento do PAR ocorre diminuição da dominância apical e sugere que este

resultado decorra da grande síntese de AIA. Estes trabalhos, que utilizam a luz como fator que afeta a dominância apical, não separam os efeitos quantitativos dos qualitativos. As relações entre os níveis de fitocromo com o balanço hormonal ou a sensibilidade a estes foram demonstradas com plantas transgênicas de tomate, que expressam elevados níveis de fitocromo A de aveia. Elas são muito similares, em fenótipo, a plantas mutantes que são deficientes na biossíntese de ácido giberélico (AG) (JORDAN *et al.*, 1995). Isso sugere que a resposta do fitocromo e do AG são inversamente proporcionais; elevados níveis de Fve diminuem a biossíntese de AG e/ou a sensibilidade (JORDAN *et al.*, 1995). Considerando que esta relação é importante para o crescimento do caule, o mesmo poderia ser esperado em relação à capacidade de produção e manutenção dos filhos.

Em condições de campo, DEREGIBUS *et al.* (1983) e CASAL *et al.* (1986) demonstraram que junto com a queda da relação V:Ve, devido à presença de plantas vizinhas, havia diminuição na produção de filhos em gramíneas. A relação causa-efeito pode ser atribuída ao fato de que o número de filhos em gramíneas de clima temperado é muito sensível a pequenas quedas na relação V:Ve. Também pelo fato de que, em populações espaçadas, o efeito da presença de plantas vizinhas sobre o afilhamento pode ser neutralizado pela adição de pequenas quantidades de luz vermelha na base das plantas. O problema destes trabalhos reside no fato de serem realizados em condições de baixa densidade de plantas, situação esta que não reflete a condição utilizada em lavouras comerciais. Nestas, a densidade é elevada, os recursos do ambiente são mais limitantes e variações na luz, sentidas pelos ápices vegetativos e outras partes das plantas, são alteradas constantemente (BALLARÉ *et al.*, 1992). As investigações dos efeitos da qualidade da luz sobre o afilhamento passam pela alteração do maior crescimento do caule, em resposta à redução da relação V:Ve. Ela pode afetar negativamente o crescimento da planta, já que carbono, que poderia ser alocado em outras estruturas, é utilizado no caule. Contrariamente a isso, BALLARÉ *et al.* (1991b) afirmam que o carbono utilizado para o crescimento do caule, em resposta à baixa relação V:Ve, não é retirado do crescimento de outros órgãos. Ele resulta da maior fotossíntese líquida que a planta em comunidade passa a ter, pois o crescimento em estatura confere às plantas uma maior capacidade competitiva por luz. Um fator de confusão é que estes trabalhos geralmente são realizados em câmaras de crescimento, onde o nível de radiação é baixo (BALLARÉ *et al.*, 1995). Nestas situações há um comprometimento do desenvolvimento das plantas,

porque o fator limitante mais importante deixa de ser a qualidade de luz e passa a ser a quantidade.

Neste enfoque, enquadra-se o trabalho de BARNES & BUGBEE (1991) que objetivou a avaliação do afilhamento de trigo em função da qualidade da luz. Foi utilizada uma radiação muito baixa, $200 \mu\text{moles.m}^{-2}$, que é apenas 10% da radiação disponível em condições naturais. Quando foi aumentada a quantidade de Ve ocorreu uma redução no afilhamento em 50%. Igualmente, foi detectada a importância da luz azul para o afilhamento. No entanto, é muito difícil separar o efeito da radiação azul sobre o afilhamento, sem considerar seu efeito sobre a fotossíntese líquida. Desta forma, os trabalhos que visam à avaliação dos efeitos da qualidade da luz sobre a morfologia das plantas deveriam ser realizados sob condições não limitantes de radiação, pois é esta a situação encontrada em lavouras comerciais.

A IMPORTÂNCIA DO AFILHAMENTO PARA OS CEREIAS

O tipo de resposta, em nível agrônomo, que se deseja da alteração da qualidade da luz é no sentido de inibir ou estimular a presença de filhos? Esta sensibilidade remete à discussão sobre a importância dos filhos para o rendimento final dos cereais. BALLARÉ *et al.* (1995) sugerem que genótipos muito sensíveis à presença de plantas vizinhas poderiam ser mais produtivos que genótipos pouco sensíveis. Esta afirmação parte da premissa de que filhos de ordem mais elevada contribuem pouco para o rendimento e atuam muito mais como “ladrões” de fotoassimilados. No entanto, esta premissa é questionável, já que proporção substancial de fotoassimilados exportados pelos filhos não sobreviventes são translocados para o colmo principal e, com isso, contribuem para o rendimento de grãos (LAUER & SIMMONS, 1985; LAUER & SIMMONS, 1988; CHAFAI-ELALAOUI & SIMMONS, 1988). Portanto, segundo estes autores, o afilhamento em qualquer nível é importante para a formação do rendimento de grãos. No entanto, para o Brasil, onde as condições de crescimento e os materiais utilizados são distintos, é importante avaliar se esta relação entre filhos e colmo principal permanece ou é afetada. Esta pergunta é muito importante, pois SÁNCHEZ *et al.* (1993) afirmam que a relação V:Ve interage com outros sinais relacionados à disponibilidade de recursos (água, assimilados, nutrientes, e outros), o que determina a taxa de formação e morte de filhos.

Além da análise do afilhamento, também

é importante avaliar a sua sobrevivência. Neste sentido, a taxa de desenvolvimento dos afilhos destaca-se como um dos principais aspectos que levam à sobrevivência. Para que um afilho sobreviva, a primeira condição é que a taxa de desenvolvimento deste seja similar à do colmo principal (CP). Quanto mais as taxas dos afilhos se distanciarem das taxas do CP, menores são as probabilidades de sobrevivência (WOBETO, 1994). MASLE (1985) observou que as taxas de desenvolvimento foliar do CP e dos afilhos são iguais em situação sem estresse. WOBETO (1994) verificou que, quando ocorre maior competição entre plantas por fatores do meio, o desenvolvimento do CP é mais acelerado do que o dos afilhos. Outro fator importante que concorre para a sobrevivência dos afilhos é a capacidade de acumulação de massa. Neste sentido, WOBETO (1994) verificou uma falta de sincronismo nas taxas de acumulação entre o CP e o primeiro (A1) e o segundo (A2) afilho, em situação de lavoura com diferentes cultivares. O afilho A1 teve taxa de desenvolvimento similar ao CP, mas com frequência de emissão diminuída, nas plantas sob competição. Já o afilho A2, embora com maior frequência de aparecimento a campo, apresentou menores taxas de desenvolvimento e aparecimento mais tardio. WOBETO (1994) verificou este comportamento com todas as cultivares avaliadas.

A interação da densidade com a qualidade da luz interfere no processo de afilhamento. Assim, plantas de trigo crescendo em densidade de 300 pl.m⁻² desenvolvem menor número de afilhos, menor sistema radicular e folhas mais compridas do que as plantas em densidade de 30 pl.m⁻² (KASPERBAUER & KARLEN, 1986). Os efeitos da densidade foram simulados em plântulas que receberam radiação V_e ao final do dia, por 20 dias, e apresentaram pequeno desenvolvimento de afilhos. Os resultados deste trabalho devem ser observados com cautela, pois as avaliações foram realizadas em vasos, de 18cm de diâmetro, situação que não reflete uma condição de lavoura, principalmente a semeadura em linha. Os dados de qualidade de luz foram tomados quando as plantas já tinham o 1º nó do colmo visível, ou seja, já no alongamento do colmo. A qualidade da luz neste estágio, possivelmente, já estivesse bastante modificada, devido à absorção diferencial pelas plantas. Portanto, neste estágio, a competição entre plantas não reflete a real interferência da qualidade de luz sobre o afilhamento, que ocorre muito antes.

Difícil também de aplicar em condições de lavoura são os resultados do estudo em *Lolium multiflorum* (CASAL *et al.*, 1985). O aumento da densidade de plantas e a conseqüente menor inter-

cepção de luz pelos afilhos, aliado aos efeitos fotomorfogênicos da baixa relação V:V_e reduziram a capacidade de produzir novos afilhos. Este trabalho foi conduzido em câmara de crescimento, onde a radiação fotossinteticamente ativa foi de 107 μmol.m⁻².s⁻¹, considerada muito baixa quando comparada à radiação disponível a campo. Portanto, mesmo que os tratamentos tenham sido aplicados em momento adequado (segunda folha completamente expandida), o comprometimento pela quantidade de radiação foi muito mais decisivo do que pela qualidade.

Fazendo uma análise sobre a condução de experimentos que avaliam a qualidade da luz sobre as plantas, APHALO & BALLARÉ (1995) citam alguns aspectos importantes. Primeiro, os experimentos devem ser realizados através da manipulação do ambiente, modificando apenas o sinal gerado pelas plantas vizinhas, sem alterar os demais sinais. Segundo, deve-se compreender as diferenças entre plantas isoladas e plantas em comunidades, mas principalmente procurar testar estes efeitos nas condições mais próximas da realidade. Tomando estes cuidados, DAVIS & SIMMONS (1994b) concluíram que, alterando a qualidade da luz dentro da comunidade de cevada, especialmente reduzindo a relação V:V_e, há uma redução na produção de afilhos, principalmente os de ordem elevada.

VARIAÇÃO GENÉTICA NA RESPOSTA À QUALIDADE DA LUZ

Atualmente, pouco é conhecido sobre a natureza da variação genética na resposta à qualidade da luz. Alguns estudos com mutantes sugerem que os genes que codificam o fitocromo podem potencialmente apresentar variabilidade genética (SCHMITT & WULFF, 1993). Evidências para isto são as cultivares de trigo que respondem diferentemente à radiação V ou V_e, aplicada ao final do dia (SCHMITT & WULFF, 1993). Também a resposta ao sombreamento foliar em plantas "selvagens" de *Trifolium repens* mostrou que esta variação genética ocorre entre as plantas da comunidade (SCHMITT & WULFF, 1993). Neste enfoque as modificações nas respostas fotomorfogênicas em plântulas passa a ser uma área interessante a ser trabalhada. No caso do trigo, considerando que a herdabilidade do afilhamento é relativamente baixa (até 0,19) (VAN SANFORD & UTOMO, 1995), é interessante trabalhar esta fase em que a planta começa a modular o seu padrão de emissão de afilhos. Associado com o afilhamento está a localização do ponto de crescimento ou "coroa" (fotomodulado). A localização da

“coroa” é importante para a planta, pois o crescimento muito além da superfície do solo prejudica o desenvolvimento do sistema radicular. Na hipótese de que isso poderia ser alterado por seleção, TISCHLER & VOIGT (1995) realizaram um trabalho com *Panicum coloratum*. Após três ciclos de seleção recorrente, em reposta à baixa iluminação contínua ($1,5 \mu\text{mol.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), foi eficiente tanto à seleção para elevação da “coroa”, quanto para o abaixamento.

A variabilidade de resposta pode estar ligada à ação do fitocromo na regulação da transcrição de alguns genes, tais como os da clorofila *a* e *b* e de alguns genes de pequenas subunidades da Ribulose-1,5-bifosfato (Rubisco) (WEATHERWAX *et al.*, 1996). Também pode haver a interação entre a luz e o ácido abscísico (ABA) na regulação da expressão gênica. Aparentemente, as respostas do ABA e do fitocromo estão separadas por diferentes promotores (WEATHERWAX *et al.*, 1996). O AIA também modula a expressão gênica em uma grande variedade de tipos de células e tecidos, ao longo do ciclo das plantas (ABEL & THEOLOGIS, 1996). No entanto, genes chamados precoces são os responsáveis a induzir as primeiras respostas do AIA, prioritariamente à iniciação do crescimento celular, e portanto, desempenhando uma função vital na mediação do estímulo do hormônio (ABEL & THEOLOGIS, 1996). Os genes precoces caracterizam-se por um pequeno tempo necessário entre a percepção do sinal e a ativação, geralmente de minutos a poucas horas (ABEL & THEOLOGIS, 1996). Considerando que haja ligação entre a dominância apical e a qualidade da luz, e que a detecção de alterações na qualidade da luz ocorre precocemente, é possível que a resposta morfológica apresentada seja modulada por esses genes de rápida ação. Portanto, para o processo de afilhamento em situações de lavoura, as condições iniciais são decisivas para esta etapa, bem como para outras que são precocemente determinadas.

Das informações pertinentes às funções do fitocromo, a maior parte delas estão relacionadas ao fitocromo A e B. Tecidos de plantas que não estão expostas à luz apresentam 50 vezes mais fitocromo A do que fitocromo B. Já com exposição à luz, o gene que regula o fitocromo A é desativado e a cromoproteína fica sujeita à degradação. Por sua vez, o gene que expressa o fitocromo B não é afetado pela luz e, portanto, para plantas que crescem sob iluminação é o fitocromo predominante (BALLARÉ *et al.*, 1995). Esta questão é importante porque em trabalhos que visam estudar plantas “selvagens” em comparação a mutantes, avalia-se a presença ou

ausência de fitocromo B e suas implicações sobre o fenótipo (BALLARÉ *et al.*, 1995). Utilizando plantas “selvagens” de *Cucumis sativus* L e mutantes deficientes em fitocromo B, BALLARÉ *et al.* (1995) observaram pequena habilidade do mutante para crescer em direção à luz, comparado às plantas selvagens. Os possíveis efeitos de concentração diferencial do fitocromo B podem advir um amplo campo de estudos e, neste sentido, é interessante detectar se há associação com o afilhamento. Para isso é importante avaliar o comportamento dos diferentes genótipos de cereais de estação fria, que poderá eventualmente indicar um dos motivos da baixa capacidade de afilhamento destas plantas em comunidade. Essa hipótese é correlacionada com os trabalhos que demonstram a importância do fitocromo associada com a capacidade de aproveitamento dos espaços vazios. Esta capacidade é fundamental para plantas em comunidade, porque estas plantas estão constantemente se ajustando às oportunidades de luz.

CONCLUSÕES

Os filhos são emitidos a partir do estádio de quatro folhas do colmo principal (MASLE, 1985) e até este estádio não há competição por luz, pois como o solo ainda não está totalmente coberto, as plantas estão recebendo radiação plena. No entanto, há alterações na qualidade da luz, devido à absorção diferencial do vermelho e do vermelho extremo pelas folhas. Este fato caracteriza a importância de se realizar uma análise da influência das alterações da qualidade da luz no processo de afilhamento. Considerando que os cereais de estação fria sejam sensíveis à alteração da qualidade da luz, o processo de emissão de filhos pode estar sendo afetado precocemente, muito antes do aparecimento dos filhos. Ao contrário, se tal fato não ocorrer, as plantas podem expressar o afilhamento em função de outros fatores do meio, que não a qualidade da luz. O estudo das alterações na qualidade da luz, no decorrer da formação da comunidade, são importantes para a melhor compreensão do processo de afilhamento, mas, principalmente, do motivo para a baixa sobrevivência de filhos em materiais utilizados no sul do Brasil. Através das considerações apresentadas no presente trabalho não são elucidativas a pergunta feita no título e ela permanece a ser respondida. Neste sentido, é importante a investigação específica em três pontos: (i) os cereais de estação fria detectam precocemente as informações referentes ao nível de competição por luz que irão sofrer? (ii) os cereais utilizam essas informações para modificar o padrão de afilhamento? (iii) há variabilidade genética entre

os materiais cultivados no Sul do Brasil em relação a essas duas características?

BIBLIOGRAFIA

- ABEL, S., THEOLOGIS, A. Early genes and auxin action. **Plant Physiol**, Lancaster, v. 111, p. 09-17, 1996.
- ANDERSEN, A.S. Regulation of apical dominance by ethephon, irradiance and CO₂. **Physiol Plant**, Copenhagen, v. 37, p. 303-308, 1976.
- APHALO, P.J., BALLARÉ, C.L. On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. **Functional Ecol.**, Oxford, v. 9, p. 5-14, 1995.
- ARNIM, A., DENG, X.W. Light control of seedling developmet. **Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol**, Stanford, v. 47, p. 215-43, 1996.
- BALLARÉ, C.L. Light gaps: sensing the light opportunities in highly dynamic canopy environments. In: **EXPLOITATION OF ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY BY PLANTS**, Academic Press, Inc, p. 73- 110, 1994.
- BALLARÉ, C.L., SÁNCHEZ, R.A., SCOPEL, A.L., *et al.* Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. **Plant Cell Environ**, Oxford, v. 10, p. 551-557, 1987.
- BALLARÉ, C.L., CASAL, J.J., KENDRICK, R.E. Responses of wild-type and lh mutant seedlings of cucumber to natural and simulated shadelight. **Photochem Photobiol**, v. 54, p. 819-826, 1991a.
- BALLARÉ, C.L., SCOPEL, A.L., SÁNCHEZ, R.A. Far-red radiation reflected from adjacent leaves an early signal of competition in plant canopies. **Science**, Washington, v. 247, p. 329-332, 1990.
- BALLARÉ, C.L., SCOPEL, A.L., SÁNCHEZ, R.A. On the opportunity cost of the photosynthate invested in stem elongation reactions mediated by phytochrome. **Oecologia**, v. 86, p. 561-567, 1991b.
- BALLARÉ, C.L., SCOPEL, A.L., SÁNCHEZ, R.A. Plant photomorphogenesis in canopies, crop growth, and yield. **Hort Science**, St. Joseph, v. 30, p. 1172-1181, 1995.
- BALLARÉ, C.L., SCOPEL, A.L., SÁNCHEZ, R.A. Photomodulation of axis extension in sparse canopies: role of the stem in the perception of light-quality signals of stand density. **Plant Physiol**, Lancaster, v. 89, p. 1324-1330, 1989.
- BALLARÉ, C.L., SCOPEL, A.L., SÁNCHEZ, R.A. Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. **Plant Cell Environ**, Oxford, v. 14, p. 57-65, 1991c.
- BALLARÉ, C.L., SCOPEL, A.L., SÁNCHEZ, R.A., *et al.* Photomorphogenic processes in the agricultural environment. **Photochem. Photobiol**, v. 56, p. 777-788, 1992.
- BARNES, C., BUGBEE, B. Morphological responses of wheat to changes in phytochrome photoequilibrium. **Plant Physiol**, Lancaster, v. 97, p. 359-365, 1991.
- SÁNCHEZ, R.A., CASAL, J.J., BALLARÉ, C.L., *et al.* Plant CASAL, J.J., DEREGIBUS, V.A., SÁNCHEZ, R.A. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation. **Annals of Botany**, London, v. 56, p. 533-559, 1985.
- CASAL, J.J., SÁNCHEZ, R.A., DEREGIBUS, V.A. Effects of plant density on tillering: the involvement of the R/FR and proportion of radiation intercepted per plant. **Expt. Environ. Bot.**, v. 26, p. 365-371, 1986.
- CHAFAI-ELALAOUI, A., SIMMONS, S.R. Quantitative translocation of photoassimilates from nonsurviving tillers in barley. **Crop Sci**, Madison, v. 28, p. 969-972, 1988.
- DAVIS, M.H., SIMMONS, S.R. Far-red light reflected from neighbouring vegetation promotes shoot elongation and accelerates flowering in spring barley plant. **Plant Cell Environ**, Oxford, v. 17, p. 829-836, 1994a.
- DAVIS, M.H., SIMMONS, S.R. Tillering response of barley to shifts in light quality caused by neighboring plants. **Crop Sci**, Madison, v. 34, p. 1604-1610, 1994b.
- DEREGIBUS, V.A., SÁNCHEZ, R.A., CASAL, J.J. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. **Plant Physiol**, Lancaster, v. 72, p. 900-902, 1983.
- FOSKET, D.E. **Plant growth and development: a molecular approach**. San Diego, Academic Press, Inc., 1994. 580 p.
- HART, J.W. **Light and plant growth**. Unwin Hyman, London. 1988. 204 p.
- JONES, A.M., COCHRAN, D.S., LAMERSON, P.M. Red light-regulated growth. I. changes in the abundance of indoleacetic acid and 22-kilodalton auxin-binding protein in the maize mesocotyl. **Plant Physiol**, Lancaster, v. 97, p. 352-358, 1991.
- JORDAN, E.T., HATFIELD, P.M., HONDRED, D. Phytochrome A overexpression in transgenic tobacco. **Plant Physiol**, Lancaster, v. 107, p. 797-805, 1995.
- KAUFMAN, L.S. Traduction of blue-ligth signals. **Plant Physiol**, Lancaster, v. 102, p. 333-337, 1993.
- KASPERBAUER, M.J., KARLEN, D.L. Light-mediated bioregulation of tillering and photosynthate partitioning in wheat. **Physiol. Plant**, Copenhagen, v. 66, p. 159-163, 1986.
- LAUER, J.G., SIMMONS, S.R. Photoassimilate partitioning of main shoot leaves in field-grown spring barley. **Crop Sci**, Madison, v. 25, p. 851-855, 1985.
- LAUER, J.G., SIMMONS, S.R. Photoassimilate partitioning by tillers and individual tiller leaves in field-grown spring barley. **Crop Sci**, Madison, v. 28, p. 279-282, 1988.
- MARTIN, G.C. Apical dominance. **HortScien**, St. Joseph, v. 22, p. 824-833, 1987.
- MASLE, J. Competition among tillers in winter wheat: consequences for growth and development of the crops. In: **Wheat Growth and Modelling**. New York, Plenum Press. 407 p. p. 33-54. (NATO ASI series, Series A, Life Sciences; v. 86. **Proceedings...** of NATO Advanced Research Workshop on Wheat Growth and Modelling), 1985.
- SALISBURY, F.B., ROSS, C.W. **Plant Physiology**. 4 ed. Belmont: Wadsworth Publishing Company, 1992. 681 p. responses to canopy density mediated by photomorphogenic

- processes. In: International Crop Science, 1993, Madison, WI. **Anais...** Madison, Crop Science Society of America, 1993, p. 779-786.
- SCHMITT, J., WULFF, R.D. Light spectral quality phytochrome and plant competition. **Tree**, Victoria, v. 8, p. 47-51, 1993.
- SMITH, H., J.J. CASAL e G.M. JACKSON. Reflection signals and the perception by phytochrome of the proximity of neighbouring vegetation. **Plant Cell Environ.**, Oxford, v.13, p.73-78, 1990.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. **Plant Physiology**. Benjamin Cummings, Redwood City. 1991. 565 p.
- TISCHLER, C.R., VOIGT, P.W. Modifying seedling photomorphogenesis in kleingrass by recurrent selection. **Crop Sci**, Madison, v. 35, p. 1613-1617, 1995.
- VAN SANFORD, D.A., UTOMO, H. Inheritance of tillering in a winter wheat population. **Crop Sci**, Madison, v. 35, p. 1566-1569, 1995.
- WEATHERWAX, S.C., ONG, M.S., DEGENHARDT, J. BRAY, E., *et al.* The interaction of light and abscisic acid in the regulation of plant gene expression. **Plant Physiol**, Lancaster, v. 111, p. 363-370, 1996.
- WOBETO, C. **Padrão de afilhamento, sobrevivência de afilhos e suas relações com o rendimento de grãos em trigo**. Porto Alegre - RS, 102p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Curso de Pós-graduação em Fitotecnia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1994.

Ciência Rural, v. 28, n. 3, 1998.