



Série
Produtor Rural

nº 51



Ecofisiologia dos Adubos Verdes

Giovani Rossi
Paulo Roberto de Camargo e Castro

Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"
Divisão de Biblioteca

ISSN 1414-4530

Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"
Divisão de Biblioteca

Giovani Rossi¹
Paulo Roberto de Camargo e Castro²

¹ Mestre em Fisiologia e Bioquímica de Plantas - ESALQ/USP

² Prof. Titular - Departamento de Ciências Biológicas - ESALQ/USP

Ecofisiologia dos Adubos Verdes

Série Produtor Rural - nº 51

Piracicaba
2012

DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD
Av. Pádua Dias, 11 - Caixa Postal 9
13.418-900 - Piracicaba - SP
biblioteca.esalq@usp.br • www.esalq.usp./biblioteca

Revisão e Edição Eliana Maria Garcia
Foto Capa Roberto Amaral
Layout Capa José Adilson Milanêz
Editoração Eletrônica e
Digitalização de Imagens Maria Clarete Sarkis Hyppolito
Impressão e Acabamento Serviço de Produções Gráficas - ESALQ
Tiragem 300 exemplares

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - ESALQ/USP

Rossi, Giovanni
Ecofisiologia dos adubos verdes / Giovanni Rossi e Paulo Roberto de Camargo e
Castro. - Piracicaba: ESALQ - Divisão de Biblioteca, 2012.
70 p. : il. (Série Produtor Rural, nº 51)

Bibliografia.
ISSN 1414-4530

1. Ecofisiologia vegetal 2. Adubo verde I. Castro, P. R. de C. e. II. Escola Superior de
Agricultura "Luiz de Queiroz" - Divisão de Biblioteca. III. Título IV. Série

CDD 630.2745
R832e

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	5
2 ECOFISIOLOGIA E AS PLANTAS.....	9
2.1 O ambiente e sua influência na fisiologia do desenvolvimento das plantas	9
2.2 Estádios do ciclo de vida da planta	10
2.3 A sazonalidade do crescimento e do desenvolvimento	11
2.4 Hormônios vegetais e a percepção do meio ambiente	13
2.5 Estresses	14
2.6 Hormônios e a regulação do estresse	16
2.7 Fixação biológica de nitrogênio	19
2.7.1 Regulação gênica	20
2.7.2 Bioquímica do nitrogênio	22
2.7.3 Transporte de composto nitrogenados	26
3 ECOFISIOLOGIA DOS ADUBOS VERDES.....	29
REFERÊNCIAS	65

Todos os organismos vivos estão sob constante influência do meio ambiente. No caso da maioria absoluta das plantas terrestres, parte delas encontra-se envolta pelo ar e outra parte pelo solo.

A parte aérea das plantas está exposta a vários fatores climáticos, como radiação, temperatura, umidade, água, entre outros. Por outro lado, as raízes deparam-se com um ambiente constituído por partículas orgânicas e inorgânicas de diferentes tamanhos e pequenos espaços preenchidos por ar e por uma solução líquida, de onde a planta tem acesso a água, nutrientes, gases e onde ocorre o contato com microrganismos. Ao estudo da interrelação entre esses meios e a planta, sob o ponto de vista morfofisiológico e bioquímico, dá-se o nome de ecofisiologia.

Quando não ocorre uma perfeita harmonia entre os fatores climáticos e a ecofisiologia da planta, dá-se início a processos que interferem acentuadamente em seu metabolismo, podendo ocasionar, entre outros, alterações no crescimento e ou desenvolvimento, e em condições extremas, levar as plantas à senescência. Esses processos são denominados “estresses”.

O conhecimento do comportamento ecofisiológico de uma espécie de interesse econômico possibilita o planejamento de sua implantação, expondo a planta às condições ambientais mais favoráveis, aumentando a expressão de seu potencial genético.

São inúmeras as espécies cultivadas no Brasil. A grande maioria é destinada à alimentação humana e animal, enquanto outras fornecem produtos utilizados indiretamente, como o algodoeiro (*Gossypum hirsutum*), o qual produz fibras para confecção de roupas e para outros fins. Outra forma de utilização refere-se ao emprego de espécies específicas que proporcionam a melhoria do ambiente, de maneira eficiente

e em nível significativo. Ao grupo de espécies que melhoram as características físico-químicas e biológicas do solo, dá-se o nome de adubos verdes.

A adubação verde possibilita a recuperação da fertilidade do solo, proporcionando: o aumento do teor de matéria orgânica, da capacidade de troca catiônica e da disponibilidade de micronutrientes; formação e estabilização de agregados; melhoria das condições para infiltração de água e aeração; diminuição da amplitude de variação térmica; controle de nematóides e fornecimento de nitrogênio obtido da fixação biológica (IGUE, 1984), sendo este processo de extrema importância e complexidade (gênica, fisiológica e bioquímica).

Poucos foram os trabalhos realizados relacionados à ecofisiologia das diferentes espécies vegetais utilizadas como adubo verde. Quando existentes, as informações são escassas, se comparadas a culturas tradicionais, como a soja (*Glycine max*) e o milho (*Zea mays*).

O objetivo deste trabalho é proporcionar aos leitores inicialmente uma rápida revisão sobre os conhecimentos referentes à ecofisiologia, as interações dos fatores edafoclimáticos com as plantas, a ação dos diferentes “agentes estressantes” sobre a planta, e posteriormente, uma discussão mais aprofundada da ecofisiologia dos adubos verdes, de maneira geral e específica para as principais espécies.

Em função de sua grande extensão territorial, o Brasil possui uma enorme diversidade edafoclimática, sendo variável entre regiões ou até mesmo entre áreas geograficamente próximas, em função da altitude. O intuito deste volume não é abordar o comportamento das diferentes espécies de adubo verde para cada condição edafoclimática encontrada no país, haja vista a falta de informações e as

especificidades de cada local. Assim, procurou-se abordar as informações mais relevantes sobre as principais espécies, além de informar as características geográficas (latitude, longitude, altitude), tipo de clima e classe de solo dos locais onde experimentos foram realizados, possibilitando a transposição dos resultados gerados para locais com características semelhantes, bem como a utilização das informações de modo a inferir sobre a viabilidade de utilização racional de determinada espécie para cada condição edafoclimática.

Desta maneira, caberá aos leitores deste texto seguir ou adaptar as informações aqui citadas de acordo com as características pertinentes ao local de interesse dos mesmos.

2.1 O ambiente e sua influência na fisiologia do desenvolvimento das plantas

A fisiologia do desenvolvimento foi muito bem sucedida na descoberta de mecanismos endógenos e processos induzidos de crescimento e morfogênese. Tal sucesso proporcionou uma fundamentação importante para os estudos ecofisiológicos, entretanto, ainda é pequeno o conhecimento sobre o desenvolvimento das plantas no ambiente natural, devido à complexidade dos estímulos e das múltiplas variações de reação aos fatores aos quais as plantas estão expostas. Ao contrário de um fisiologista trabalhando no laboratório, executando experimentos sob condições controladas, o ecofisiologista depara-se com problemas relacionados à quantificação de todas as respostas da planta e a variabilidade dos eventos no meio onde se encontra. De acordo com Lüttge (1997), a interrelação entre os trabalhos de ecofisiologia praticados no campo e em laboratórios propicia um aumento do entendimento fisiológico, bioquímico e molecular da adaptação ecológica das plantas. Conforme nos interessamos na influência do meio ambiente na fisiologia de plantas, os efeitos do clima e solo precisam ser discutidos com referência aos processos fisiológicos específicos.

Uma das características mais marcantes das plantas refere-se ao seu crescimento contínuo, durante todo o período em que permanecem vivas. Entretanto, nem todas as partes da planta crescem de maneira contínua, assim como todo crescimento não ocorre ao mesmo tempo.

O desenvolvimento vegetal envolve os processos de multiplicação celular, aumento em volume (expansão nos três planos do espaço) e diferenciação de órgãos e tecidos, enquanto que o crescimento é caracterizado como sendo o

aumento irreversível da quantidade de substâncias e de volume das partes vivas.

O clima constitui-se em um fator preponderante no desenvolvimento das plantas, visto que determina condições para a manutenção da dinâmica da vida (FANCELLI; DOURADO NETO, 2001). A influência de fatores climáticos como a radiação solar, água e temperatura sobre o desenvolvimento e mecanismos subjacentes das plantas são aspectos importantes com relação a seus significados ecofisiológicos, os quais influenciam o crescimento e o desenvolvimento das plantas em todas as fases de sua vida.

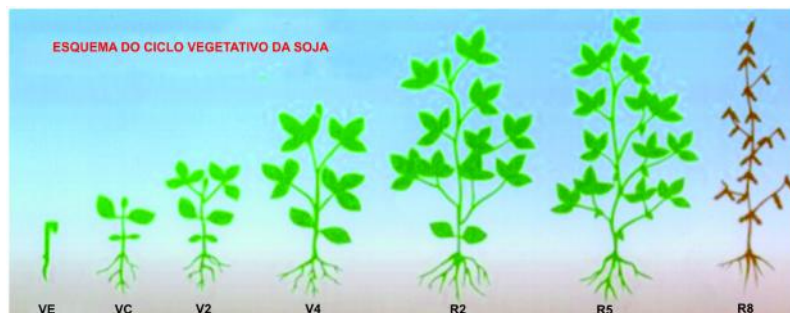
Com relação ao solo, apesar deste ser apenas um dos componentes de um conjunto complexo de fatores de produção, ele se destaca pelo seu importante papel no fornecimento de suporte físico, água e nutrientes às plantas, sendo não menos importante que o clima na influência sobre o desenvolvimento vegetal. Assim, o conhecimento de suas características intrínsecas é extremamente importante para a obtenção de êxito no estabelecimento e desenvolvimento das plantas (CASTRO et al., 1987).

2.2 Estádios do ciclo de vida da planta

O ciclo de vida da planta pode ser dividido em fases, cada qual correspondente a um período de tempo que apresenta características particulares quanto à sua forma e funcionamento. Tais características são reguladas pela atividade genética, influenciada pelas condições do ambiente às quais a planta está exposta. Em cada estágio, a planta requer determinados recursos e condições ambientais, respondendo também diferentemente às influências externas. Evidentemente, seria equivocado considerar cada

um dos sucessivos estádios de desenvolvimento como um evento isolado, pois é claro que os eventos da fase anterior têm um efeito pré-condicionante sobre as fases subsequentes.

Dessa forma, o estado nutricional da planta-mãe afeta a quantidade de nutrientes disponíveis para a translocação até as sementes. A temperatura e as condições de radiação antes, durante e imediatamente após a germinação influenciam a forma e o tamanho da planta e o processo de floração. Por outro lado, o suprimento de nutrientes e água durante a fase vegetativa afeta a abundância de flores e a vitalidade das sucessivas gerações.



2.3 A sazonalidade do crescimento e do desenvolvimento

As plantas, durante o decorrer do seu desenvolvimento, ajustam-se à periodicidade sazonal dos diversos fatores ambientais a que estão expostas, de maneira que o processo de transição de fase representa um ajuste no ciclo de vida da planta a períodos favoráveis e desfavoráveis do crescimento. Muito frequentemente, há uma prorrogação do término de

uma fase de desenvolvimento ou um adiantamento do início de uma outra fase. Como exemplo, a quebra de dormência de sementes ou a necessidade de uma indução ao florescimento. Somente as plantas com um ciclo de vida relativamente curto e aquelas que crescem sob condições favoráveis contínuas podem prosperar sem interrupções pré-determinadas.

Em regiões com um pronunciado clima sazonal (verão-inverno, com estações úmido-seca, respectivamente), as plantas que crescem continuamente apresentam necessariamente um ciclo de vida curto. Em todas essas plantas anuais, as fases do ciclo de vida seguem, uma após a outra, em uma sequência ininterrupta. A parte aérea, com crescimento primário, surge logo após a germinação da semente, apresentando em seguida algumas folhas, e na sequência já podem aparecer as primeiras flores. A porção aérea continua a crescer simultaneamente ao desenvolvimento alternado dos órgãos vegetativos e reprodutivos. Em algumas espécies, a construção das primeiras flores só ocorre após um crescimento intenso e completo da parte aérea, enquanto que sinais de senescência aparecem nas partes vegetativas da planta, mesmo durante o amadurecimento dos frutos.

Quando a planta atinge a maturidade, o ciclo reprodutivo deve estar em harmonia com o crescimento vegetativo. O crescimento vegetativo e o desenvolvimento reprodutivo podem se processar tanto simultaneamente como de maneira alternada, dependendo da espécie. Em plantas anuais e em muitas plantas tropicais com crescimento contínuo, os dois processos ocorrem de maneira simultânea.

Uma espécie vegetal, variedade ou ecótipo está bem aclimatizada caso a estação de crescimento seja utilizada totalmente, com nenhum risco de injúria na estação desfavorável seguinte. Espécies não adaptadas podem

apresentar crescimento demasiadamente tardio, continuando o desenvolvimento lentamente e, assim, serem injuriadas pelas primeiras baixas temperaturas de inverno capazes de provocar o congelamento. Por outro lado, a situação poderia ser igualmente desfavorável se o crescimento começasse precocemente (perigo de injúria devido à exposição às baixas temperaturas capazes de provocar o congelamento no final do inverno ou mesmo no início da primavera) e o desenvolvimento fosse interrompido muito cedo, não utilizando assim todo o período favorável ao crescimento. Qualquer falha na sincronização entre períodos de atividade da planta e o ritmo climático pode restringir a distribuição de uma determinada espécie.

2.4 Hormônios vegetais e a percepção do meio ambiente

O crescimento e o desenvolvimento das plantas são regulados tanto por fatores endógenos como externos. Os fatores endógenos são ativos não somente em nível celular e molecular, afetando os processos metabólicos via transcrição e tradução, mas apresentam também função de coordenação do organismo como um todo, realizada por meio dos hormônios vegetais. A importância ecológica dos hormônios vegetais está em sua função de substância transdutora.

Seguindo a percepção dos estímulos ambientais, todas as partes da planta são informadas sobre a situação de outras partes por meio da síntese ou de mudanças de concentração de um ou mais hormônios endógenos. Para cada hormônio vegetal, tais mudanças dependem do estágio de desenvolvimento e da atividade da planta, da natureza do estímulo externo, da parte da planta que está recebendo o estímulo e

do tempo deste impacto. A reação resultante, seja ela sinérgica ou antagônica, pode variar muito, dependendo do órgão em questão e da predisposição da planta. Junto com fatores externos, os hormônios vegetais iniciam o processo de crescimento e da diferenciação, bem como o processo de sincronização e desenvolvimento da planta com as mudanças sazonais do ambiente. Outras funções dos hormônios vegetais são a regulação da intensidade e da orientação do crescimento, da atividade metabólica, do transporte, do estoque e da mobilização de materiais nutritivos.

2.5 Estresses

Em condições naturais e agricultáveis, as plantas estão sujeitas às condições desfavoráveis (não necessariamente letais) que ocorrem tanto permanentemente como esporadicamente em uma determinada localidade. Estas condições são conhecidas como “estresses”.

O estresse desempenha um papel importante na determinação de como o solo e o clima limitam a distribuição de espécies vegetais. Portanto, a compreensão dos processos fisiológicos subjacentes aos danos provocados por estresse e dos mecanismos de adaptação e aclimatação de plantas a estresses ambientais é de grande importância para a agricultura e o ambiente.

Alguns fatores dessa natureza, como a temperatura do ar, podem tornar-se estressantes em poucos minutos, enquanto outros, como o conteúdo de água no solo, podem levar dias ou até semanas para se manifestar. As deficiências minerais no solo, por sua vez, necessitam de meses.

Em alguns casos, o estresse que atua sobre a planta em um determinado momento é decorrente da variação de um

único fator climático, como o estresse por frio, ocasionado exclusivamente pelo resfriamento acentuado da temperatura à valores abaixo do ideal. Entretanto, vários fatores estressantes frequentemente atuam simultaneamente, cada qual contribuindo para o estabelecimento e manutenção do estresse na planta. Como exemplo, quando da ocorrência de um veranico acentuado, ocorrendo a combinação entre forte radiação, alta temperatura e seca. A combinação destes fatores de estresse ou uma série de eventos estressantes pode reforçar, diminuir ou mesmo reverter a resposta da planta a um simples fator de estresse. O aumento de um efeito em combinação com outros fatores pode ser frequentemente observado, através da constatação de que fatores adicionais de estresse resultam em distúrbios adicionais.

Entre os fatores de estresses abióticos, os fatores climáticos representam uma grande porção, exercendo seus efeitos na atmosfera, no solo e na água: alta ou baixa radiação, temperaturas excessivamente altas ou baixas (a última acompanhada pelo congelamento de tecidos e congelamento do solo), precipitação deficiente ou seca e ventos fortes. De acordo com Castro et al. (1987), a agricultura, entre todas as atividades econômicas, apresenta a maior dependência das condições climáticas, as quais, mesmo desconsiderando seus efeitos extremos, são responsáveis por 60 a 70% da variabilidade final da produção. No solo, as plantas podem encontrar várias restrições, devendo superar, entre outros, a deficiência mineral.

Solos excessivamente ácidos ou alcalinos são também desfavoráveis e apresentam vários fatores de estresse para a maioria das plantas. Problemas físicos também apresentam fatores de estresse mecânico para as raízes, assim como baixa concentração de oxigênio, em solos com excesso de

água. O estresse biótico é particularmente comum em densas coberturas vegetais e onde as plantas são utilizadas intensamente pelos animais e microrganismos.

A adaptação e a aclimação aos estresses ambientais resultam de eventos integrados que ocorrem em todos os níveis de organização: anatômico, morfológico, celular, bioquímico e molecular. As respostas da célula ao estresse incluem mudanças no ciclo e divisão celulares, mudanças no sistema de endomembranas e vacuolização, bem como alterações na arquitetura da parede celular. Tudo isso contribui para acentuar a tolerância das células ao estresse. Bioquimicamente, as plantas alteram o metabolismo de diversas maneiras, para ajustarem-se aos estresses ambientais, incluindo a produção de compostos osmorreguladores, tais como prolina, glicina e betaína. Nos últimos anos, têm sido investigados intensivamente os eventos moleculares ligando a percepção de um sinal de estresse às respostas do genoma que levam à tolerância.

Muitos desses fatores de estresse são extremamente perigosos, pois causam situações estressantes nas quais as plantas são incapazes de desenvolver qualquer tipo de mecanismo de defesa.

Embora seja necessário discutir os fatores de estresse de maneira individualizada, não significa que eles ocorrem dessa forma na natureza. Em ambientes expostos aos fatores de estresse, a interrelação de numerosos estressores restringe a área na qual uma espécie vegetal particular pode sobreviver, surgindo assim os limites de distribuição climáticos e edáficos.

2.6 Hormônios e a regulação do estresse

Segundo Alscher e Cumming (1990), estresses abióticos interferem no sistema hormonal das plantas. Em alguns

casos, o estresse altera os níveis de hormônios específicos, ou a sensibilidade das plantas a eles. Estas mudanças geralmente se correlacionam com alterações no comportamento das plantas.

Após a planta ser afetada por um agente estressor, inicia-se a ativação de genes específicos, promovendo a síntese de proteínas. Esta síntese proteica altera a concentração e ação hormonal, a qual é responsável por modificações bioquímicas, funcionais e estruturais nas células, mediando o processo de atenuação dos danos provocados pelo estresse (Figura 1).

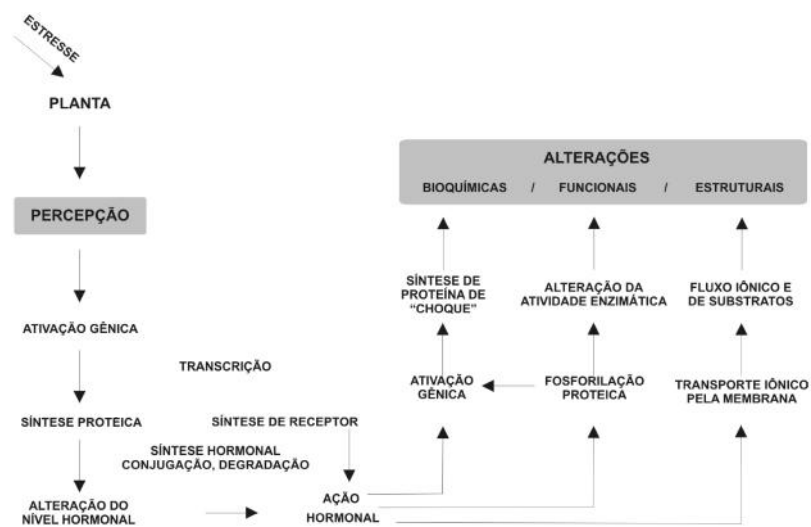


Figura 1 - Envolvimento gênico e fisiológico em resposta ao estresse (CASTRO, 2008)

Existem outras rotas de sinalização adicionais que provavelmente afetam a termotolerância por meio de mecanismos diferentes da produção de proteínas de choque térmico - HSP (do inglês Heat Shock Proteins). O tratamento com ABA e ácido salicílico (SA), por exemplo, pode melhorar a sobrevivência sob estresse térmico. Isso sugere que ABA e SA aumentam a termotolerância devido a seus efeitos, restringindo a abertura estomática ou mediante uma rota HSP independente. A biossíntese de etileno é aumentada durante o estresse térmico. O pré-tratamento com etileno induz um nível baixo de termotolerância em algumas plantas, enquanto mutantes na rota de resposta ao etileno mostram que a sensibilidade ao calor é aumentada. Entretanto, não há evidência de que a produção de HSP seja influenciada pelo etileno, e até o momento desconhece-se o mecanismo pelo qual o etileno afeta a termotolerância.

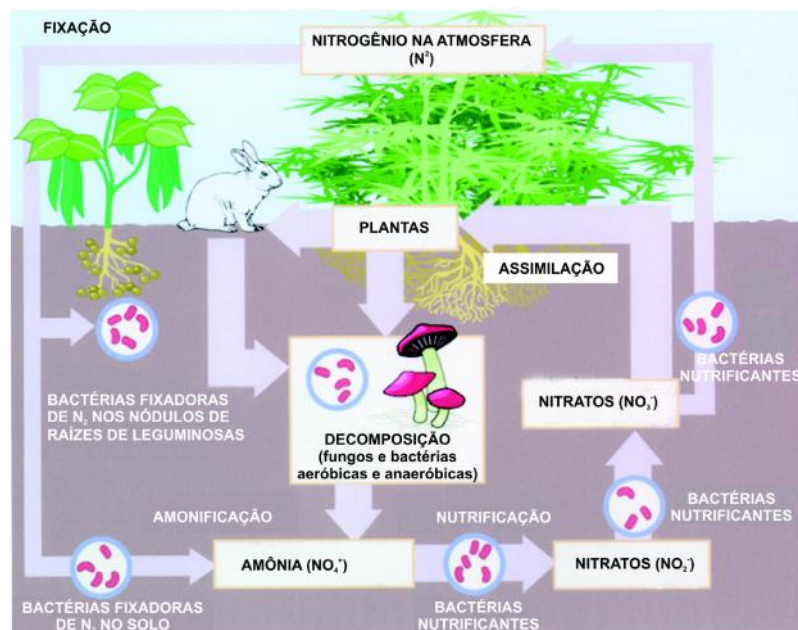
O ABA parece ter um papel na indução de tolerância ao congelamento. O trigo de inverno, centeio, espinafre e *Arabidopsis thaliana* são espécies tolerantes ao frio, as quais aumentam sua tolerância ao congelamento quando fortalecidas por escassez de água, uma condição que eleva a concentração de ABA endógeno nas folhas. As plantas desenvolvem tolerância ao congelamento em temperaturas que não promovem a aclimação, quando tratadas com ABA exógeno. Muitos dos genes ou proteínas expressos em temperaturas baixas ou sob déficit hídrico são também induzíveis pelo ABA sob condições de não-aclimação. Essas descobertas sustentam um papel do ABA na tolerância ao congelamento.

Claramente, o ABA exógeno não pode conferir a mesma aclimação ao congelamento obtida pela exposição a temperaturas baixas.

2.7 Fixação biológica de nitrogênio

O nitrogênio (N) é frequentemente o principal nutriente limitante para a maioria das espécies cultivadas. Para o desenvolvimento vegetal, apenas a fotossíntese é mais importante que a aquisição e assimilação de N.

A manipulação com sucesso da incorporação de nitrogênio atmosférico (N_2) pelo uso da fixação biológica de nitrogênio (FBN) resulta em práticas agrícolas economicamente viáveis e ambientalmente benéficas. A utilização de espécies fixadoras de nitrogênio nos sistemas agrícolas reduz a necessidade de fertilizantes nitrogenados e melhora as condições do solo. Além disso, o N_2 fixado biologicamente fica ligado a matéria orgânica do solo e assim encontra-se muito menos suscetível às transformações químicas do solo e aos fatores físicos indutores de volatilização ou lixiviação.



2.7.1 Regulação gênica

Os genes requeridos para a fixação do nitrogênio têm sido definidos na bactéria de vida livre *Klebsiella pneumoniae*. Cerca de 20 genes são transcritos em 8 operons adjacentes que ocupam 25 kb do genoma. As funções do gene nif podem ser agrupadas em diversas categorias: (a) nif H, nif D e nif K, proteínas estruturais para nitrogenase; (b) nif F e nif J – flavodoxina, proteínas do transporte de elétrons; (c) nif Q, nif B, nif N, nif E, nif V e nif S, proteínas envolvidas no cofator MoFe e na síntese de 4Fe 4S; (d) nif M e nif Y, proteínas requeridas para o processamento de Nif H e inserção do cofator MoFe em Nif DK, respectivamente; (e) nif A, reguladora positiva, e nif L, reguladora negativa; e (f) nif W, nif T, nif Z e nif U, possivelmente relacionada com a atividade molecular da chaperonina. Todos os 20 genes foram clonados e as sequências de aminoácidos deduzíveis foram determinadas.

Nitrogenase é sintetizada quando *K. pneumoniae* desenvolve-se sob anaerobiose em condições limitantes de nitrogênio. Isso não é surpreendente desde que a nitrogenase é desnaturada irreversivelmente na presença de oxigênio e não é requerida quando fontes alternativas de nitrogênio reduzido estão disponíveis. A expressão da nitrogenase é controlada pelas proteínas Nif A e Nif L no operon nif LA em colaboração com o controle universal de N em procarióticos, o sistema ntr. Os componentes primários do sistema ntr são ntr A, ntr B e ntr C. Sob condições anaeróbicas e limitantes de N, ntr A e o produto gênico ntr C, um ativador transcricional, ativa a transcrição do operon nif LA. A proteína Nif A então ativa a transcrição de todos os outros operons nif. Desde que a ativação de todos os genes nif exceto nif A requer o mesmo produto (Nif A), parece

razoável que a região promotora dos genes nif possuam elementos de reconhecimento similares. A ativação dessas regiões regulatórias em comum, sob condições ambientais e nutricionais apropriadas, resulta num efeito em cascata, levando a síntese e disponibilidade da nitrogenase funcional.

Desde que a expressão do gene nif é controlada positivamente por ativadores transcricionais e requer o produto do gene nif A, a repressão da síntese de nitrogenase na presença de excesso de nitrogênio e/ou oxigênio envolve inativação desses elementos de controle positivo. Na presença de oxigênio e/ou excesso de N, o produto do gene nif L é alterado. Nif L é uma flavoproteína sensível a redução, que no estado oxidado inibe a atividade de Nif A. A redução de Nif L alivia esse efeito inibitório. O produto do gene ntr B encontra-se também envolvido na sensibilidade ao excesso de N e na repressão dos genes nif.

Utilizando genes nif de *K. pseudomoniae* como padrão, elementos homólogos de DNA para nif K, D, H, A, B e N têm sido identificados em todas as espécies de *Rhizobium* e *Bradyrhizobium* examinadas. Esses genes correspondentes estão localizados nos plasmídios no crescimento rápido de *R. meliloti* e *R. leguminosarum*, e no cromossomo de *Bradyrhizobium* em crescimento lento. Os genes nif K, D, H, A, B e N têm as mesmas funções em rizobio e em *Klebsiella*. Apesar do gene nif L não ter sido identificado em *Rhizobium*, a regulação dos operons nif em *Rhizobium/Bradyrhizobium* é similar àquela de *Klebsiella*. O produto do gene nif A é um ativador transcricional para outros operons nif. Além disso, as sequências do promotor dos genes nif de *Rhizobium* que ligam Nif A são similares as de *Klebsiella*.

Enquanto o controle da nitrogenase nos nódulos de raízes em simbiose com *Rhizobium/Bradyrhizobium* é um sistema de dois componentes como em *Klebsiella*, a

regulação do sistema simbiótico difere daqueles de organismos de vida livre. A expressão de nif A em sistemas de rizóbio não é autoregulatória, sendo que está sob controle do sistema global ntr. Em vez disso, nif A é regulada por oxigênio. Dois genes designados fix L e fix J, que não possuem homólogos em organismos fixadores de N_2 de vida livre, atuam como transdutores sensores de baixo potencial de oxigênio em nódulos de raízes e ativam a transcrição de nif A, que por sua vez ativa a transcrição de outros operons de nif. O Fix L produzido é uma proteína transmembrana contendo heme que percebe baixo oxigênio e torna-se autofosforilada. Fix L então fosforila Fix J que ativa nif A. Em *R. meliloti*, esses genes fix estão localizados no plasmídeo sym, 200 kb adiante dos genes nod e nif.

Além dos genes nif e fix L e J, outro grupo de genes fix, essencial para a fixação simbiótica de N_2 , tem sido identificado em *Rhizobium/Bradyrhizobium*. Dentre esses, encontram-se fix A, B, C, N, K e X. Estes genes, em sua maioria, não são encontrados em diazotróficos de vida livre. A identificação e a manipulação desses genes levarão ao melhoramento da simbiose entre *Rhizobium/Bradyrhizobium/ Azorhizobium* e leguminosas (VANCE, 2002).

2.7.2 Bioquímica do nitrogênio

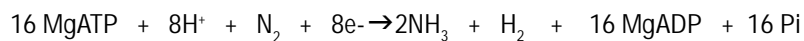
As condições básicas para a redução do nitrogênio se processar são: (a) A presença da enzima nitrogenase; (b) Um forte agente redutor; (c) ATP e Mg^{+2} ; e (d) Baixa tensão de oxigênio. O complexo enzimático da nitrogenase é formado por duas subunidades: Mo - Fe - proteína ou dinitrogenase e Fe - proteína ou dinitrogenase redutase.

A Fe - proteína tem uma massa molecular de 57 - 72 kDa

e é constituída de duas subunidades idênticas codificadas pelo gene nif H. Contém 4 Fe e 4 S por molécula, que pode variar com as condições de crescimento. O componente Mo - Fe - proteína, cuja massa molecular é de 220 kDa, tem 4 subunidades iguais duas a duas. Um par, a subunidade alfa, é codificada pelo gene nif D e tem massa molecular de 50 kDa, a subunidade beta tem massa molecular de 60 kDa e é codificada pelo gene nif K. Para ativar a enzima, um cofator ferro-molibdênio (FeMoco) é inserido. Há indicações que Mo - Fe - proteína com maiores atividades específicas contém 2 Mo, 24 - 32 Fe e 24 - 30 S por molécula.

Em baixo potencial redox (-430 mV), moléculas redutoras, tais como flavodoxinas e ferredoxinas, doam um elétron para a dinitrogenase redutase, que permite reação com $MgATP^{-2}$. Enquanto isso, a molécula de nitrogênio que será reduzida combina com o sítio que contém Mo sobre a dinitrogenase. Os dois componentes agora se juntam para formar o complexo ativo da nitrogenase. Há então um fluxo de elétrons da dinitrogenase redutase para a denitrogenase, com concomitante hidrólise de 2 ATPs.

Ocorrem duas reduções simultâneas: de nitrogênio e de prótons.



Nota-se que para cada molécula de nitrogênio reduzida, uma molécula de hidrogênio é produzida.

Uma reação particularmente importante em trabalhos experimentais é a redução do acetileno a etileno. Mensurações sobre a fixação do nitrogênio podem ser feitas através desta redução, onde têm-se valores da atividade específica da nitrogenase.

Tanto o consumo de ATP como a ativação energética da nitrogenase independem do substrato presente, mas somente ATP pode ser usado como fonte de energia para o sistema.

A nitrogenase se torna ineficiente quando elétrons que seriam destinados ao nitrogênio são desviados para formar gás hidrogênio. Quando a nitrogenase não está funcionando otimamente, por exemplo, se o potencial redox não está baixo ou a razão de dinitrogenase redutase e dinitrogenase é muito baixa, mais elétrons são transferidos da redução de prótons.

A evolução do hidrogênio pode ser evitada pela enzima hidrogenase, que cataliza a remoção de elétrons do hidrogênio produzido.

Podem-se distinguir os seguintes papéis da hidrogenase: (a) Mecanismo auxiliar de proteção respiratória, retirando o oxigênio do ambiente próximo a nitrogenase, principalmente sob condições de baixo fornecimento de carbono (mesmo porque, oxigênio reprime a atividade da nitrogenase in vivo e pode causar dano irreversível à enzima); (b) Impedir que o hidrogênio evoluído pela nitrogenase venha inibi-la; e (c) Melhorar a eficiência da nitrogenase, pois oxida o hidrogênio evoluído em reação independente de ATP. Há uma reciclagem de hidrogênio produzindo ATP, portanto, é um mecanismo de economia de substratos de carbono.

A hidrogenase que capta o hidrogênio, realizando a sua oxidação e produzindo 2 a 3 ATPs, parece ser importante principalmente em baixos níveis de irradiância, ou qualquer outra condição de limitação de fotossintatos ou outra fonte de energia. A diminuição da evolução do hidrogênio sob limitação de carbono poderia ocorrer devido a uma alocação mais eficiente de elétrons para a nitrogenase ou devido a maior atividade da hidrogenase.

A leghemoglobina é uma proteína de massa molecular por volta de 16 kDa, e pode ser encontrada em nódulos de leguminosas que estão ativamente fixando nitrogênio. Sua função biológica é manter um adequado suprimento de oxigênio para os bacteróides. Na presença de leghemoglobina, há um aumento na eficiência respiratória do nódulo, e conseqüentemente, uma proteção da nitrogenase, que tem sua atividade aumentada, já que em meio aeróbico a mesma é prejudicada. Em alguns trabalhos, tem sido comparada a atividade da nitrogenase com a concentração de leghemoglobina no nódulo, sendo que encontrou-se uma correlação positiva.

A amônia excretada pelo bacteróide é assimilada diretamente em compostos orgânicos no citosol das células hospedeiras, principalmente por ser tóxica, induzir clorose e inibir a respiração no nódulo.

O Km da GDH para o NH_4^+ é muito alto, indicando sua baixa afinidade pelo substrato (14 mmol m^{-3} para a enzima da planta e 4 mol m^{-3} para a enzima da bactéria). A enzima GS tem grande afinidade para o íon amônio (220 $\mu\text{mol m}^{-3}$), muito mais que GDH, e parece ser a principal via para a assimilação dos produtos da fixação de nitrogênio.

O ácido glutâmico também pode ser formado a partir da glutamina em uma reação catalisada pela glutamato sintase ou GOGAT (glutamina 2-oxoglutarato amino transferase). O Km da enzima bacteriana pela glutamina é 0,25 mol m^{-3} . O Km pelo oxoglutarato é 7,3 mmol m^{-3} . O custo para GS/GOGAT é 1 ATP por glutamato formado. A vantagem é a rápida assimilação do íon amônio, prevenindo seu acúmulo, o que inibe a atividade da nitrogenase (MELOTTO, 1992).

2.7.3 Transporte de compostos nitrogenados

Glutamina e glutamato são os primeiros produtos aaminados formados nos nódulos. Além destes, há outros que são também transportados e que podem ser classificados como amidas e ureídeos. As amidas são asparagina, glutamina e 4-metilenoglutamina e os ureídeos são alantoína, ácido alantóico e citrulina. Outros aminoácidos, tais como ácido aspártico, histidina, homoserina ou serina, também são transportados na seiva do xilema.

Em leguminosas tropicais, principalmente caupi, feijoeiro e soja, 60 a 90% do nitrogênio transportado na seiva do xilema está na forma de ureídeos, e nas leguminosas de clima temperado (ervilha, tremoço e *Ornithopus*), a maior parte está na forma amídica.

Temperatura é um importante fator quando é considerada a solubilidade dos compostos. Os ureídeos são menos solúveis, em torno de 3 mM em água contra 200 mM para asparagina, o que seria uma desvantagem em espécies crescendo sob baixas temperaturas. Tem sido sugerido que a predominância de ureídeo em leguminosas tropicais, ao contrário das leguminosas de clima temperado, é uma consequência de sua restrita solubilidade e que nódulos que produzem ureídeos necessitariam de maior fluxo de água para prover as necessidades de nitrogênio da planta.

Alantoína e ácido alantóico são formados pelo catabolismo oxidativo das purinas. Este fato é suportado pelas seguintes observações: (a) Enzimas que degradam purinas estão presentes em nódulos de caupi, soja e feijoeiro (xantina desidrogenase, uricase e alantoinase); (b) O nível destas enzimas é normalmente baixo em nódulos que exportam amidas; (c) O teor destas enzimas aumenta em resposta à fixação de nitrogênio, atividade assimilatória de

amônia e ureídeos exportados dos nódulos; (d) A adição de alopurinol, inibidor da xantina desidrogenase, resulta em decréscimo no nível de ureídeos no nódulo e exportados no xilema, além de um acréscimo de xantina no nódulo.

A maior porcentagem de nitrogênio transportado sob a forma de ureídeos poderia ser uma vantagem para o sistema simbiótico, visto que na síntese destes compostos há economia de carbono e ATP.

A razão carbono/nitrogênio dos compostos nitrogenados exportados do nódulo variam, sendo que em ácido glutâmico é 5:1, asparagina 2:1 e glutamina 5:2, enquanto que nos ureídeos são: alantoína e ácido alantóico 1:1 e citrulina 2:1. Esta pequena razão para os ureídeos implica em uma economia no suprimento de carbono pela planta hospedeira. A quantidade de carbono por unidade de nitrogênio fixado é muito maior em tremoço, um exportador de amidas, que em caupi, um exportador de ureídeos. No entanto, como muitos processos fisiológicos estão relacionados, não está claro se esta diferença se deve somente à produção de ureídeos.

O transporte de compostos nitrogenados na seiva do xilema é um processo ativo e seletivo. Este mesmo transporte é afetado pela manipulação fonte-dreno. Desta forma, há efeito da luz e conseqüentemente, a disponibilidade de carbono sobre o metabolismo de nitrogênio frequentemente limita o processo.

Têm sido observado que sob limitações de carbono, ocorre maior transporte de ureídeos e em situação extrema, os ureídeos representam um mecanismo para desintoxicação de amônia.

A produtividade de qualquer cultura é dependente de três fatores básicos: genótipo, clima e manejo. No aspecto genético, encerra-se o potencial de produção inerente ao material vegetal considerado ou à variedade selecionada (FANCELLI; DOURADO NETO, 2001). Entretanto, a total expressão desse potencial produtivo é dependente de inúmeras condições determinadas pelo clima, como temperatura adequada, disponibilidade de água, qualidade e intensidade da luz, assim como as características oriundas do solo, conforme se verifica na Figura 2.

Costa (1993), relata que os principais parâmetros climáticos que condicionam o desenvolvimento vegetal são a temperatura (ar e solo), precipitação pluvial, radiação solar e fotoperíodo, e que a sucessão diária das condições de clima numa região determina quais espécies vegetais podem ser cultivadas e o grau de sucesso de um empreendimento em função dos elementos meteorológicos. O ciclo de uma cultura, em geral, segue um ritmo definido em função do local. A duração das fases fenológicas das plantas ocorre em função da época de plantio, podendo, porém, ser alterada em função da variabilidade climática ou dos sistemas de produção utilizados, considerando-se aqui a rotação de culturas ou o cultivo de espécies em condições climáticas favoráveis ou marginais a elas.

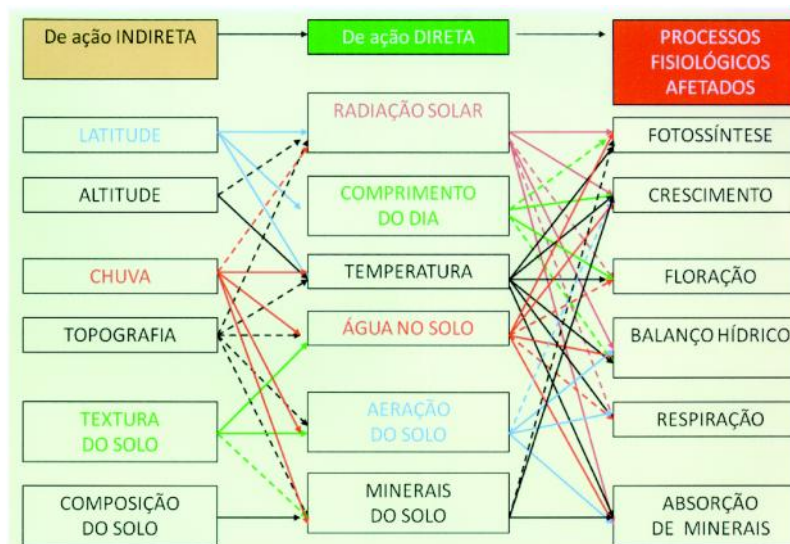


Figura 2 - Fatores de produção vegetal (ALVIM, 1962)

Em função das características intrínsecas e particulares de cada espécie vegetal, estas apresentam exigências climáticas e edáficas específicas, o que pode ser constatado ao se observar a vegetação clímax de locais que apresentam climas e/ou solos distintos.

Em solos considerados pouco aptos ao desenvolvimento vegetal, serão encontradas plantas mais rústicas, com menores exigências nutricionais e mais resistentes às condições estressantes, como a deficiência no suprimento de oxigênio às raízes ou salinidade, enquanto que em solos férteis e com boa aptidão, encontrar-se-ão plantas mais exigentes, porém, menos adaptadas aos fatores de estresse.

Além do solo, um dos fatores mais importantes na escolha dos materiais para determinada região é o clima, com todas as suas características específicas. Temperatura

média e amplitudes, precipitação anual e sua distribuição, além de outras variáveis, deverão ser atentamente levadas em consideração, na definição das espécies de adubos verdes a serem utilizadas, com o propósito de se obter grande êxito na implantação e desenvolvimento das mesmas.

A criteriosa escolha das espécies de plantas a serem utilizadas como adubo verde, quanto a sua adaptabilidade nas diferentes condições edafoclimáticas é de fundamental importância para o êxito da implantação da prática. Não é conveniente a realização de intervenções no solo de ordem química, física ou biológica, objetivando-se a implantação de uma determinada espécie, mas sim a escolha criteriosa e adequada de plantas adaptadas às condições em que o adubo verde será exposto, por mais adversas que possam ser.

De maneira geral, as características que devem ser observadas na escolha dos adubos verdes de outono-inverno e primavera-verão, sob o ponto de vista ecofisiológico e fitotécnico são:

- Serem resistentes à seca e às geadas;
- Apresentarem rápido crescimento inicial e eficiente cobertura do solo;
- Produzirem elevadas quantidades de massa verde e matéria seca;
- Apresentarem elevados teores de nitrogênio na fitomassa;
- Promoverem elevada reciclagem de nutrientes como P, K, Ca, Mg, S e micronutrientes;
- Tolerarem solos de baixa fertilidade e serem adaptados às condições de solo degradado;
- Serem de baixo custo, fácil implantação e condução;
- Serem pouco susceptíveis a pragas e doenças, além de não serem plantas hospedeiras;
- Apresentarem elevada produção de sementes e fácil colheita;

- Não terem características invasoras;
- Apresentarem sistema radicular profundo e bem desenvolvido;
- Apresentarem, preferencialmente, a possibilidade de múltipla utilização (adubação verde, forragem, e em alguns casos, serem opção para alimentação humana);
- Terem ciclo adaptado às culturas econômicas da região;
- Produzir resíduos vegetais adaptados ao preparo conservacionista (cobertura morta);
- Serem economicamente viáveis, com um retorno a curto ou médio prazo, de baixo custo, com redução no uso de insumos e reflexos positivos na produtividade das culturas subsequentes.

Difícilmente uma única espécie de adubo verde atenderá ao mesmo tempo a todos esses pré-requisitos, entretanto, em nível de propriedade agrícola, algumas dessas características serão de importância fundamental na seleção de adubos verdes.

Geralmente, em solos deficientes em nitrogênio, a suplementação ocorre em função da fixação biológica realizada pelas bactérias nos nódulos das leguminosas. Em casos extremos de carência de nitrogênio, permite-se recorrer à utilização de resíduos animais, industriais, ou ainda a fertilização nitrogenada química.

Entre os diferentes materiais de verão e inverno empregados, alguns se destacam pela sua rusticidade quanto à exigência em fertilidade do solo: ervilhaca-peluda (*Vicia villosa*), tremoço amarelo (*Lupinus luteus*), centeio (*Secale cereale*), azevém (*Lolium multiflorum*), nabo forrageiro (*Raphanus sativus* var. *oleiferus*), calopogônio (*Calopogonio mucunoides*), mucuna cinza (*Mucuna pruriens*) e mucuna preta (*Mucuna aterrima*), guandu (*Cajanus caja*), centrosema (*Centrosema pubescens*),

leucena (*Leucaena leucocephala*) e feijão de porco (*Canavalia ensiformis*).

Camargo e Hermann (1928), citados por Kiehl (1960), estudaram a produção da parte aérea e das raízes de várias espécies de adubo verde em diversas épocas de desenvolvimento e seu efeito na produção da cultura subsequente, e ressaltaram que a incorporação apenas de raízes apresentou resultados quase tão bons como quando se incorporou a planta inteira.

LABE-LABE



Ainda com relação ao desenvolvimento radicular de diversas espécies de leguminosas cultivadas, Inforzato e Mascarenhas (1967), citados por Costa (1993), estudando o sistema radicular do labe-labe (*Dolichos lab lab*) no início do florescimento (ao redor de 150 dias), em solo argiloso no

município de Monte Alegre do Sul - RS, encontraram raízes até a 3,4 metros (m) de profundidade. Fato a ser considerado com relação a essa espécie refere-se à configuração de seu sistema radicular: 28% das raízes encontravam-se nos primeiros 0,20 m de profundidade, e os 72% restantes se distribuíam uniformemente até os 3,4 m. Isso difere significativamente de outras espécies estudadas, onde parcela ponderável das raízes encontrava-se nas camadas mais superficiais.

Scaranari e Inforzato (1952), citados por Costa (1993), pesquisaram a profundidade e a distribuição do sistema radicular de diversas espécies de leguminosas recomendadas para a adubação verde de cafezais e constataram que aos 110 dias de idade, no florescimento, as raízes de feijão-de-porco atingiam 3 m de profundidade e 73% de sua massa localizavam-se nos primeiros 0,30 m. A crotalária (*Crotalaria juncea*), com 130 dias de idade, apresentava raízes a até 4,6 m de profundidade e com 79% da massa nos primeiros 0,30 m. Já a mucuna-anã (*Mucuna deeringiana*), aos 100 dias de idade, tinha raízes até 2,4 m de profundidade, com 72% da massa nos primeiros 0,30 m.

No que se refere à partição da fitomassa entre a parte aérea e raízes, parâmetro ligado à estratégia de sobrevivência da planta, Pastana et al. (1965) determinaram as relações de peso e volume entre a parte aérea e o sistema radicular (até 0,25 m de profundidade) de oito espécies forrageiras, sendo quatro gramíneas e quatro leguminosas. Nas condições em que os dados foram obtidos, as leguminosas soja perene (*Neonotonia wightii*), kudzu tropical (*Pueraria phaseoloides*), calopogônio e centrosema apresentaram valores de relação variando de 5 a 14, enquanto que para as gramíneas testadas, os valores situaram-se entre 0,56 a 2,68. Valores de relação elevados mostram que plantas com alta

produção na parte aérea são mais adequadas à cobertura do solo do que a sua fixação. Aleixo (2006), estudando a partição de biomassa e carbono em plantas de leucena de diferentes tamanhos, concluiu que 24% dos mesmos correspondem à porção da raiz, sendo o restante correspondente a parte aérea.

Outro aspecto a ser considerado com relação às espécies de adubos verdes é a sua adaptação aos diferentes níveis de fertilidade do solo, o que auxilia na estratégia de sua utilização. Assim, ao mesmo tempo em que a crotalaria mobiliza expressivas quantidades de nutrientes, ela é uma espécie de discreta resposta à adubação mineral, prescindindo da mesma apenas se as condições de fertilidade forem pobres, ou se não houver outro fator mais limitante.

Com o propósito de identificar os efeitos de alguns elementos meteorológicos na ecofisiologia dos adubos verdes, Santos e Campelo Júnior (2003) avaliaram os efeitos da radiação solar, temperatura, precipitações e fotoperíodo no rendimento de matéria seca e na época de florescimento da crotalaria juncea e mucuna preta, cultivadas em diferentes épocas do ano, no município de São Vicente da Serra - MT (15° 05' S e 5° 25' O; 780 m de altitude). Essa região possui condições edafoclimáticas representativas do Cerrado, apresentando temperatura média anual de 22°C e precipitação entre 1.500 mm e 1.750 mm. O clima é caracterizado, segundo os critérios de Köppen, como Aw (tropical chuvoso de savana), e solo identificado como Latossolo Vermelho-Escuro distrófico, com textura argilosa.

A produção de matéria seca da mucuna foi significativamente superior a crotalaria em cinco das oito épocas avaliadas (Tabela 1), assim como na produção média de cada espécie em todas as épocas, com valores de 7.387,5 kg ha⁻¹ para a mucuna e 3.146,3 kg ha⁻¹ para a crotalaria (diferença de 57,41%).

Tabela 1. Médias* de produção de matéria seca dos adubos verdes mucuna preta e crotalária juncea, em oito épocas de semeadura (adaptado de SANTOS; CAMPELO JÚNIOR, 2003)

Época de semeadura	Mucuna	Crotalária
	Kg ha ⁻¹	
(1) 05/11/99	15.700 Aa	8.820 Ab
(2) 04/12/99	12.700 Aa	8.640 Ab
(3) 05/01/00	12.830 Aa	2.760 Bb
(4) 04/02/00	4.230 Ba	2.950 BA
(5) 05/03/00	4.920 Ba	600 Cb
(6) 05/04/00	4.770 Ba	960 Bb
(7) 05/05/00	3.270 Ba	440 Ca
(8) 05/06/00	680 Ca	000 Ca

*Médias das colunas seguidos das mesmas letras maiúsculas e das linhas por letras minúsculas não diferem entre si pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade

Os rendimentos mais expressivos na produção de matéria seca para a mucuna foram obtidos nos tratamentos referentes às três primeiras épocas, diferindo significativamente das seguintes. Reduções acentuadas ocorreram entre a 3ª e 4ª épocas e entre a 7ª e 8ª épocas: 67,03 e 79,20%, respectivamente, enquanto que para a crotalária, as maiores produções foram obtidas nas duas primeiras épocas de semeadura, diferindo das demais, com reduções também acentuadas entre a 2ª e 3ª épocas (68,06%) e entre a 4ª e 5ª (79,66%).

As duas espécies apresentaram antecipação do florescimento, sendo mais acentuada a medida que se retardava a época de semeadura. A esse processo, atribuíu-

se as alterações acentuadas nos valores médios dos elementos meteorológicos, principalmente a precipitação e temperatura, no caso da mucuna, e fotoperíodo, para a crotalária.

CROTALARIA



A precipitação foi o elemento meteorológico de maior influência na variação da produção de matéria seca pela mucuna, tornando-se o fator limitante a partir da 4ª época, quando a queda de rendimento coincidiu com períodos de menor disponibilidade hídrica (Figura 3). Tal resultado pode ter sido intensificado pela ação indireta do estresse hídrico,

uma vez que a baixa disponibilidade de água também afeta a eficiência de uso da radiação, podendo causar queda de folhas, além de acelerar a senescência das folhas mais velhas, como estratégia para reduzir o consumo de água.

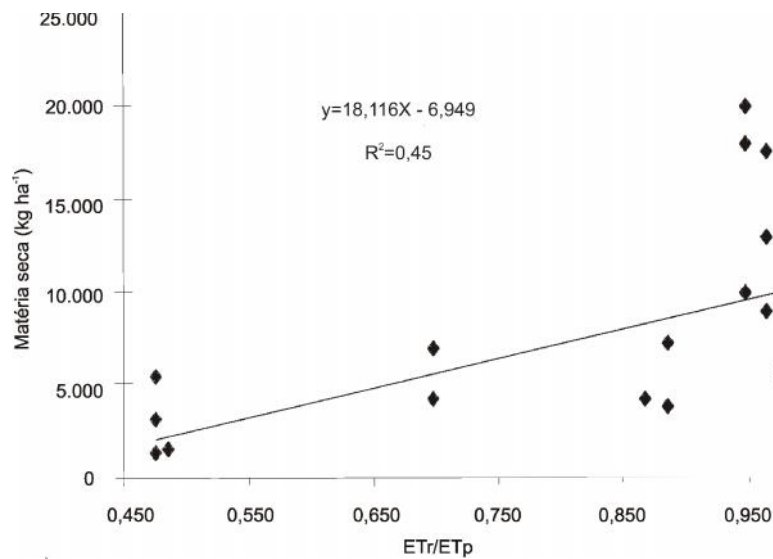


Figura 3 - Relação entre a produção de matéria seca e o consumo relativo de água (ETr/ETp) para a mucuna preta (adaptado de SANTOS; CAMPELO JÚNIOR, 2003).

A temperatura do ar, representada por soma térmica ou graus-dia (GD), foi o elemento meteorológico que melhor se correlacionou com a variação no número de dias para a mucuna completar o período que se estende da emergência até o florescimento (Figura 4), sugerindo que as variações no número de dias para esta espécie florescer são proporcionais às variações no acúmulo de GD, com uma relação linear entre aumento de temperatura e desenvolvimento vegetal.

O fotoperíodo foi o grande responsável pelas alterações na produção de matéria seca e no período compreendido entre a semeadura e o florescimento da crotalária (Figuras 5 e 6). As produções superiores a 4.000 kg ha⁻¹ ocorreram quando o período diurno foi acima de 13,8 horas, enquanto que nas épocas em que o fotoperíodo foi inferior a este valor, os rendimentos decresceram até atingir valores abaixo de 1.000 kg ha⁻¹.

À medida que os dias foram se tornando mais curtos, verificou-se a redução do tempo necessário para a crotalária atingir o florescimento, comprovando a sensibilidade dessa espécie às variações do fotoperíodo. O intervalo entre a emergência e o florescimento variou de 38 dias, na sétima época de semeadura, a 86 dias, na primeira época, resultado este semelhante aos obtidos por Bulisani e Roston (1993) e Campelo Júnior e Santos (2001), ambos citados por Santos e Campelo Júnior (2003), os quais mencionam que o fotoperíodo crítico da crotalária juncea é de 13,6 horas.

Observou-se baixa relação entre a produção de matéria seca e a razão ETr/ETp (evapotranspiração real e evapotranspiração potencial, respectivamente) da crotalária, a qual também pode ser atribuída à sensibilidade dessa espécie ao fotoperíodo pois, mesmo nas épocas em que o suprimento de água não apresentou redução relativamente significativa (ETr/ETp acima de 0,90), observou-se a diminuição em seu rendimento.

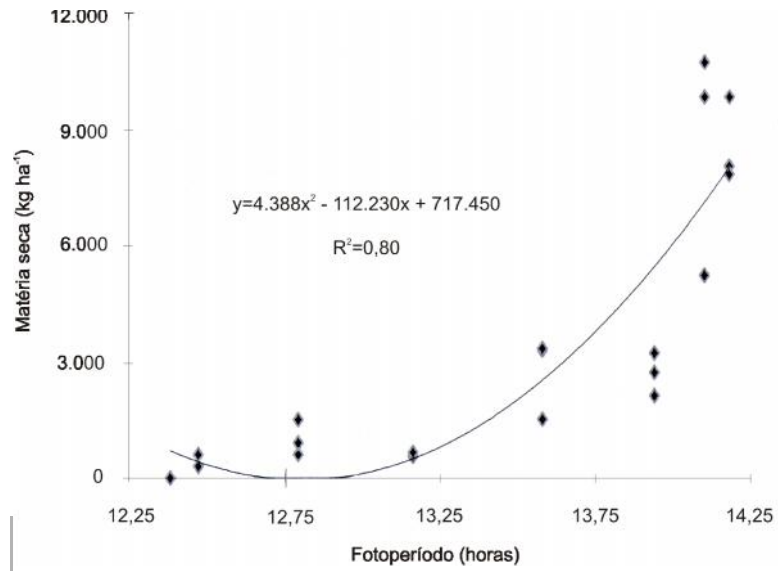


Figura 5 - Relação entre a produção de matéria seca e o fotoperíodo, para a crotalária, em oito épocas de semeadura (adaptado de SANTOS; CAMPELO JÚNIOR, 2003)

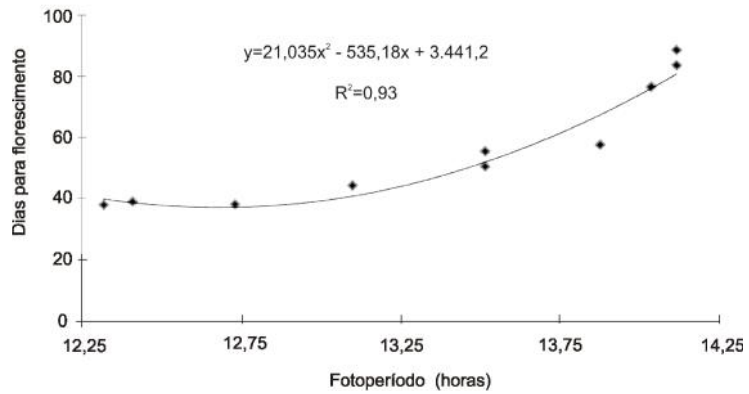


Figura 6 - Relação entre o número de dias necessários para o florescimento e o fotoperíodo para a crotalária, em oito épocas de semeadura (adaptado de SANTOS; CAMPELO JÚNIOR, 2003).

A relação entre o florescimento e as épocas de semeadura da mucuna preta, crotalária juncea, feijão-bravo-do-Ceará (*Canavalia brasiliensis*) e guandu apresenta tendência linear de antecipação no florescimento e, conseqüentemente no ciclo, com o atraso na semeadura, em regiões com mesma classificação edafoclimática de São Vicente da Serra - MT. Verificou-se, nas duas primeiras épocas de semeadura (12/11/1991 e 08/01/1992), baixa influência das condições climáticas sobre o florescimento da mucuna preta e do feijão-bravo-do-Ceará, não apresentando diferenças significativas entre o florescimento e essas épocas, uma vez que houve uma redução mínima do período de germinação até o florescimento (Tabela 2). Entretanto, na terceira época de semeadura (01/03/1992), a redução do ciclo vegetativo para as duas espécies apresentou maior magnitude, devido à diminuição acentuada da precipitação, da ordem de 536,3 mm entre a primeira e terceira época. Com relação à crotalária juncea e guandu, estas espécies apresentaram redução significativa nas três épocas estudadas (AMABILE et al., 1996).

Os desempenhos apresentados pela mucuna preta e crotalária juncea confirmam aqueles observados por Santos e Campelo Júnior (2003), atribuindo ao déficit hídrico e ao fotoperíodo, respectivamente, a maior responsabilidade pela antecipação do período de florescimento.

As produções de matéria seca pelo guandu e crotalária juncea reduziram-se com o atraso na semeadura, em função da sensibilidade dessas leguminosas à ação fotoperiódica e pela redução na precipitação. A mucuna preta e o feijão-bravo-do-Ceará, por sua vez, com baixa sensibilidade ao fotoperiodismo e à precipitação, não mostraram relações de dependência entre produção de matéria seca e épocas de semeadura. O comportamento bastante homogêneo da

mucuna preta caracterizou a sua adaptabilidade às épocas de semeadura sob condições climáticas variáveis.

Tabela 2. Valores médios do número de dias para atingir 50% do florescimento e da produção de matéria seca, em kg ha⁻¹, de quatro espécies de adubos verdes, em três épocas de semeadura (adaptado de AMABILE et al., 1996)

Espécies	Épocas de semeadura					
	Florescimento			Matéria seca (kg ha ⁻¹)		
	12/11	08/01	01/03	12/11	08/01	01/03
C. Cajan	127 Aa	119 Ab	97 Ac	10.733 Aa	7.200 Aab	5.956 Ab
M. Aterrima	126 Aa	121 Aa	82 Bb	4.798 Ba	5.300 BCa	4.511 Aa
C. Brasiliensis	125 Aa	120 Aa	79 Bb	5.056 Ba	4.944 Ca	4.833 Aa
C. Juncea	103 Ba	96 Bb	77 Cc	12.367 Aa	7.012 ABb	5.178 Ab
C.V. (%)	1,13	0,49	0,42	13,9	9,9	17,8

Médias das colunas seguidas das mesmas letras maiúsculas e das linhas por letras minúsculas não diferem entre si pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade

A crotalária e o guandu apresentaram, nas duas primeiras épocas de semeadura, produções de matéria seca significativamente superiores às demais espécies (Tabela 2). Porém, na terceira época de semeadura, as quatro espécies tenderam a igualdade, mostrando que a crotalária e o guandu obtiveram rendimentos superiores em matéria seca apenas quando semeados na época de maior precipitação e de condições fotoperiódicas favoráveis. Esses resultados permitem recomendar (para regiões com características edafoclimáticas idênticas ou similares àquelas do local de condução do experimento) a semeadura da mucuna preta e o feijão-bravo-do-Ceará nos meses de janeiro e fevereiro, e a

crotalária e guandu para o início das chuvas, em dezembro.

De acordo com Giomo et al. (2001), o guandu tem se destacado no Brasil, entre outras leguminosas forrageiras, em função de sua notável tolerância à seca e adaptação aos solos pouco férteis, apresentando grande potencial de produção de fitomassa, mesmo em períodos de estiagem.

Trabalho semelhante aos anteriores foi desenvolvido por Amabile et al. (2000), na mesma região e período, entretanto, substituindo o feijão-bravo-do-Ceará por *Crotalaria ochroleuca*, além de avaliar cada tratamento sob duas densidades populacionais, mediante alteração no espaçamento entre linhas (0,4 e 0,5 m). Não houve diferença significativa entre espaçamentos e as outras variáveis estudadas, comprovando que as populações destas espécies adaptaram-se perfeitamente ao ambiente imposto pelas épocas de semeadura.

Análises de padrões da qualidade fisiológica de sementes de crotalária juncea obtidas de plantas semeadas em cinco épocas, com intervalo de 30 dias entre si (início em 15/11/2007 e término em 15/03/2008), evidenciaram que a menor qualidade fisiológica foi obtida nas semeaduras de novembro e dezembro, com colheitas realizadas em março e abril, em presença de chuva. Isto evidencia que as épocas de semeadura interferem também na qualidade fisiológica de sementes dessa espécie, conforme resultados obtidos por Ribeiro - Oliveira et al. (2008), em experimento realizado em Ipameri - GO, no ano agrícola de 2007-2008. Segundo Marcos Filho (2005), citado pelos autores, o ciclo de reumidecimento e secagem em uma semente desligada da planta-mãe pode ser apontado como fator preponderante no decréscimo de sua qualidade fisiológica.

A interação entre épocas e arranjos populacionais na produção de matéria seca e sementes, além do acúmulo total

de nitrogênio da crotalária juncea, foi estudada por Pereira et al. (2005), em Seropédica - RJ (22° 48' S e 43° 41' W; 33 m de altitude), em Argissolo vermelho-amarelo.

A produção de matéria seca e o conteúdo de nitrogênio total da crotalária foram elevados com o aumento de densidades de plantas e redução de espaçamentos entre sulcos de plantio, para ambos os períodos avaliados de outono-inverno e primavera-verão (datas de semeaduras não informadas). No período de outono-inverno, os maiores rendimentos foram obtidos com sulcos espaçados 0,3 m entre si, na densidade de 40 plantas por metro linear, alcançando produtividade de matéria seca de 6.800 kg ha⁻¹ e acúmulo de N de 189,3 kg ha⁻¹, sendo 74% provenientes da fixação biológica de nitrogênio (FBN), equivalente a 140,1 kg ha⁻¹. Já no período de primavera-verão, o maior rendimento deu-se com sulcos espaçados de 0,3 m, na densidade de 30 plantas por metro linear, alcançando 10.700 kg ha⁻¹ de matéria seca e 260,6 kg ha⁻¹ de nitrogênio (69% ou 179,8 kg ha⁻¹ provenientes da FBN).

O maior rendimento de sementes na semeadura de outono-inverno foi obtido com espaçamento entre sulcos de 0,3 m, na densidade de 40 plantas por metro linear, alcançando produtividade de 1.436,7 kg ha⁻¹, enquanto que não foram observados efeitos da densidade de plantas e do espaçamento entre sulcos de plantio no período de primavera-verão, os quais apresentaram produtividade média de 162,5 kg ha⁻¹, correspondente a apenas 11,31% do produzido na época anterior. Tais resultados implicam na possibilidade de utilizar as épocas de semeadura como uma eficiente ferramenta para atingir o objetivo principal desejado com a cultura, seja para produção de matéria seca (semeadura na primavera-verão) ou produção de sementes (semeadura no outono-inverno). Em estudos de população de

plantas e época de semeadura de guandu, Singh et al. (1971), citados por Giomo et al. (2001), obtiveram aumento significativo na produtividade de sementes com o incremento na densidade populacional e, embora não tenha sido observado o efeito da época de semeadura na produtividade, verificou-se a seguinte correlação: produtividade tendencialmente menor a medida que se atrasa a semeadura.

Resultados de trabalho realizado no Alto Vale do Itajaí (município de Votuporanga - SC), com o intuito de determinar as épocas e densidades de semeadura mais adequadas para aveia preta e azevém, mostraram não haver diferenças na produção de matéria seca entre as diferentes densidades de semeadura utilizadas, em ambas as culturas, podendo-se assim utilizar 60 kg de aveia preta e 15 kg de azevém por hectare. Entretanto, quanto às épocas de semeadura, aquela realizada em abril foi significativamente superior às outras, para ambas as espécies estudadas, sendo esta a melhor época para semeadura (FLARESSO et al., 2001). O trabalho estava localizado em região de clima subtropical úmido (Cfa) e solo identificado como Cambissolo distrófico álico, a 475 m de altitude.

Em se tratando da velocidade de cobertura de solos por adubos verdes, Kolling et al. (2007) avaliaram a curva de crescimento e produção de fitomassa de mucuna cinza em Chapecó - SC (27° 07' S e 52° 37' O; 679 m de altitude), em um solo classificado como Latossolo Vermelho distroférico.

A espécie, semeada em 26/10/2005, apresentou um crescimento inicial lento até o 35º dia após a semeadura (DAS), mostrando em seguida uma fase de rápido desenvolvimento e cobertura do solo (Figura 7). Aos 78 DAS, a superfície apresentava-se totalmente coberta pelo adubo verde (cerca de 87% da cobertura do solo em 38 dias).

As taxas de acúmulo de matéria seca e nitrogênio

apresentaram a mesma tendência observada pela cobertura do solo, porém, menos acentuada no período compreendido entre 35 e 78 DAS, e com maior duração (Figura 8 e 9). Segundo os autores, a máxima produção de matéria seca ocorreu aos 182 DAS (4.193 kg ha⁻¹), enquanto que aos 232 DAS, verificou-se o maior acúmulo de nitrogênio (97,31 kg ha⁻¹).

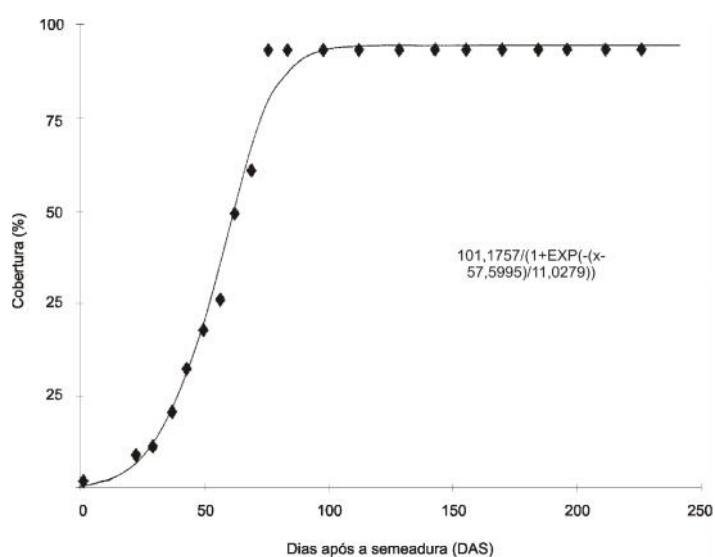


Figura 7 - Evolução da cobertura do solo pela mucuna cinza no período de novembro de 2005 a junho de 2006 (adaptado de KOLLING et al., 2007)

De acordo com as Figuras 6 e 7, aos 35 DAS, as plantas acumulavam, comparativamente ao máximo obtido, apenas 6% da matéria seca e 11,3% do nitrogênio. Aos 78 DAS, esses valores aumentaram respectivamente para 38 e 59,4%, enquanto que aos 182 dias, ocorreu o acúmulo máximo de matéria seca e 95,1% do nitrogênio.

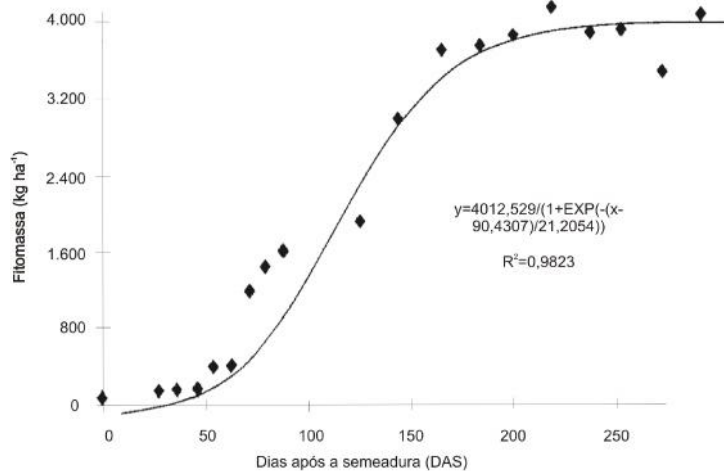


Figura 8 - Acúmulo de matéria seca de mucuna cinza, no período de novembro de 2005 a junho de 2006 (adaptado de KOLLING et al., 2007)

A interpretação fisiológica para o desenvolvimento apresentado pela mucuna cinza, com um período inicial de crescimento lento, seguido, na ordem, pelas fases de rápido crescimento e estabilização do acúmulo de matéria seca (como ocorre na maioria das espécies agrônômicas), refere-se ao fato de que inicialmente a planta dispõe apenas das reservas da semente para a produção dos órgãos que compõem a plântula e para o seu desenvolvimento inicial. Depois de estabelecidas as primeiras raízes e folhas, inicia-se um maior suprimento de substâncias energéticas, oriundas da atividade fotossintética, satisfazendo a alta demanda gerada pelo rápido crescimento. Finalmente, as plantas atingem o tamanho definitivo, ocorrendo simultaneamente a fase de compensação fotossintética (produção de fotoassimilados igual ao consumo) e de senescência, refletindo assim, na paralisação da produção de matéria orgânica ou perda de parte da fitomassa acumulada.

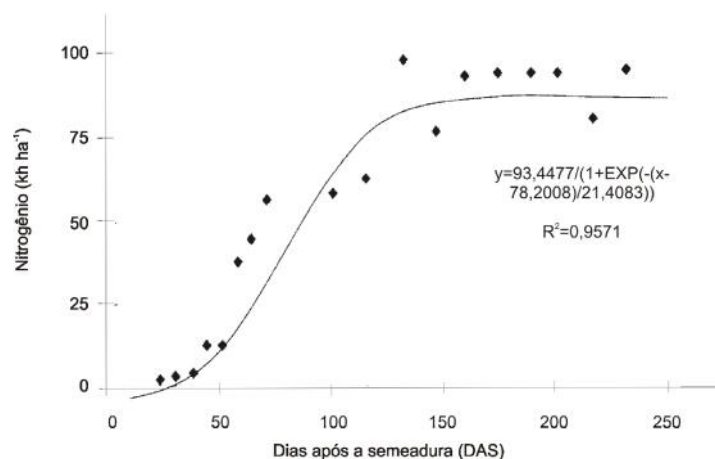


Figura 9 - Avaliação da quantidade de N (kg ha⁻¹) da mucuna cinza, no período de novembro de 2005 a junho de 2006 (adaptado de KOLLING, et al., 2007)

A relação entre a massa de folhas e talos da mucuna apresentou uma grande redução até os 110 DAS, em função do aumento do número de ramificações do caule, além de se tornarem mais lenhosos e lignificados com o tempo, e portanto, mais pesados (Figura 10). A estabilização da relação ocorreu a partir dos 110 DAS, estagnando-se em função da senescência das folhas da parte inferior da planta, devido à falta de luminosidade resultante da alta interceptação dos raios solares pelas folhas mais superficiais. Quanto maior a relação entre a massa de folhas e talos, mais rápida ocorre a decomposição, promovendo com rapidez a reciclagem de nutrientes, entretanto, não conferindo eficiência na cobertura do solo. Por outro lado, plantas com relação menor se decompõem mais lentamente, protegendo o solo por mais tempo.

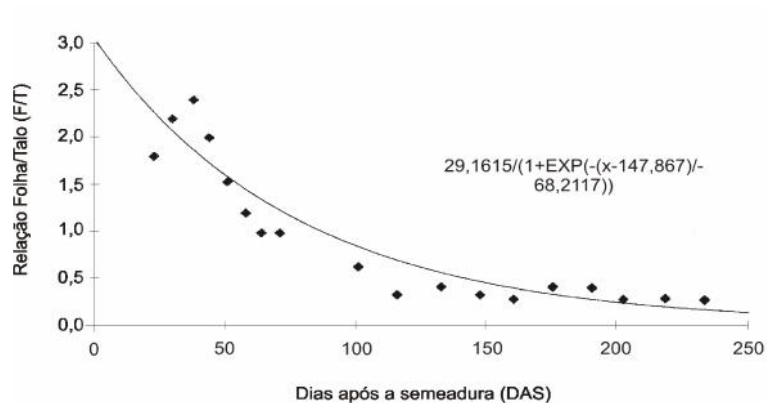


Figura 10 - Avaliação da relação entre massa de folha e talo da mucuna cinza, no período de novembro de 2005 a junho de 2006 (adaptado de KOLLING et al., 2007)

Entre os anos de 1998 e 1999, Pacheco e Campelo Júnior (2001) realizaram um experimento em Santo Antônio do Leverger - MT (15° 47' S e 56° 04' O; 95,1 m de altitude), com o propósito de determinar a necessidade hídrica da crotalária juncea. O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é Aw, com temperatura média mensal variando de 22,0°C a 27,2°C e precipitação média anual de 1.320 mm. A região apresenta déficit hídrico entre maio e outubro, sendo que nos meses de junho e agosto, a precipitação média mensal é inferior a 15 mm, enquanto que a evapotranspiração potencial média mensal ultrapassa os 75 mm. O solo do local foi identificado como Podzólico Vermelho-Amarelo.

A evapotranspiração máxima da crotalária, determinada por estágio fenológico, variou de 2,0 a 14,5 mm dia⁻¹, em média, e o consumo médio acumulado de água foi de 1.452 mm, equivalente a um consumo diário de 10,4 mm dia⁻¹. A eficiência do uso de água por parte da crotalária foi de 2g de matéria seca por kilo de água.

Estes resultados foram superiores aos encontrados na cultura do milho de acordo com Pacheco e Campelo Júnior (2001), onde o consumo médio diário foi de 5,2 mm, totalizando 668,19 mm, indicando assim que a crotalária é mais exigente em consumo de água que o milho.

Os maiores valores médios de evapotranspiração máxima foram de 14,5 e 14,0 mm dia⁻¹, ocorrendo respectivamente nos estádios IV e V da cultura (Tabela 3), sendo superiores aos encontrados para as culturas do feijão e milho, anteriormente cultivados no mesmo local.

Tabela 3. Média de evapotranspiração máxima da crotalária (ETm), em mm dia⁻¹, para cada estágio fenológico da cultura (adaptado de PACHECO; CAMPELO JÚNIOR, 2001)

Estádio*	Dias após a semeadura	ETm médio (mm dia ⁻¹)
I	1 - 6	2,0
II	7 - 22	3,1
III	23 - 53	6,2
IV	54 - 88	14,5
V	89 - 140	14,0
Média	---	8,0
Total	---	1452,0

*De acordo com Doorembos e Pruitt (1977), citados por Pacheco e Campelo Júnior (2001)

Atribui-se a esses resultados o valor relativamente elevado de radiação solar incidente no período (com média de 16,8 MJ m⁻² dia⁻¹), e a área foliar da cultura, com valores de IAF próximos de 10, superior, portanto aos valores médios

encontrados em trabalhos realizados com outras culturas anuais (variando de 3 a 5).

O efeito da temperatura na embebição de sementes de *Crotalaria spectabilis* (*Crotalaria spectabilis*) não se mostrou evidente, não sendo significativo na porcentagem de germinação (ALBUQUERQUE et al., 2000), entretanto, esta variável climática exerce influência no estabelecimento inicial de outras espécies de adubos verdes. Segundo Souza Filho (2000), o maior índice de germinação e velocidade de emergência de plântulas de leucena ocorre a 35° C, em temperatura contínua, ou no intervalo entre 20 e 35° C, respectivamente para temperaturas noturnas e diurnas, além de não sofrerem qualquer influência pela luz solar, seja por sua presença ou ausência, enquanto que Cavalcante e Perez (1995) consideram a temperatura ótima para germinação em torno de 30° C, com extremos mínimo e máximo de germinação entre 10 e 15° C e entre 40 e 45° C, respectivamente.

As sementes de leucena apresentaram germinação de 30% em condições de baixo potencial osmótico (1,2 MPa), sendo esta proporção considerada satisfatória, tendo em vista que sementes de algodão não germinaram sob potencial osmótico de 0,6 MPa (PRISCO et al., 1992). Hadas (1976) atribui ao estresse osmótico a ocorrência de reduções nas atividades enzimáticas, promovendo conseqüentemente um menor desenvolvimento meristemático (ambos os trabalhos citados por Souza Filho, 2000).

De acordo com Goldfarb e Saibro (1996), a temperatura ótima para o crescimento da leucena varia de 22 a 30°C, com raro crescimento em temperaturas abaixo de 15°C. São escassas as informações disponíveis sobre o comportamento de espécies de adubos verdes sob condições de estresse por resfriamento, onde sua habilidade para sobreviver em

condições extremas de baixas temperaturas é um fator crítico na sua adaptação e produção.

Resultados de pesquisas identificaram diferenças no grau de resistência ao estresse por baixa temperatura entre diferentes cultivares de leucena (GOLDFARB; SAIBRO, 1996; GOLDFARB; CASCO, 1997), sendo que plantas em ativo crescimento, quando submetidas de forma abrupta a temperaturas de resfriamento (30 para 15°C e de 20 para 2°C, respectivamente para temperaturas diurnas e noturnas), sofreriam danos diretos ("cold shock") mais intensos do que plantas expostas a condições normais de resfriamento (gradativo), limitando sua posterior recuperação, ainda que sob condições favoráveis. Nas condições normais de resfriamento, a planta desenvolveria um "endurecimento", construindo barreiras de proteção ou pela preparação prévia, reparando os danos através da utilização de sua energia metabólica.

A hipótese levantada pelos autores para a maior resistência a temperaturas de resfriamento por parte de alguns cultivares de leucena refere-se ao maior acúmulo de carboidratos de reserva, sendo que Goldfarb e Saibro (1996), afirmam que o acúmulo é maior quando as temperaturas são favoráveis a fotossíntese, porém, sub-ótimas para o crescimento das folhas.

Com o objetivo de comparar a tolerância de 17 leguminosas utilizadas como adubo verde ao íon Al^{+3} , Meda e Furlani (2005), conduziram experimento em Campinas - SP, através da utilização de solução nutritiva, em casa de vegetação. O comprimento de raiz foi o melhor parâmetro para a avaliação da tolerância das diferentes espécies ao Al^{+3} .

A presença de Al^{+3} na solução nutritiva causou retardamento no crescimento vegetativo das plantas, com

menor emissão de folhas e menor desenvolvimento da parte aérea. Os sintomas de toxicidade nas raízes foram evidentes dois dias após o transplante das plantas para solução, como inibição de raízes laterais, escurecimento e enrugamento.

O comprimento líquido de raízes, o qual representa o crescimento efetivo de raízes durante o período experimental, variou significativamente entre as diferentes espécies estudadas, enquanto que não houve diferenças significativas com relação a produção de matéria seca, tanto de raízes quanto da parte aérea.

A classificação dos diferentes materiais quanto a reação a toxicidade pelo Al^{+3} deu-se pela comparação das respostas dos mesmos a dois cultivares de milho, sendo um tolerante e outro sensível a este íon. As espécies que apresentaram comportamento igual ou superior ao cultivar de milho tolerante, obtiveram a mesma classificação deste, sendo que o mesmo critério foi adotado para as espécies com reação similar ou inferior ao cultivar sensível (Figura 11).

Ainda com respeito a resistência de diferentes espécies ao Al^{+3} , Wenzl et al. (2001), verificaram que a concentração de Al^{+3} necessária para inibir o comprimento das raízes de *brachiaria ruziziensis* (*Brachiaria ruziziensis*) em 50% foi similar a necessária para genótipos de outras espécies, consideradas resistentes, confirmando esta espécie como resistente ao referido íon.

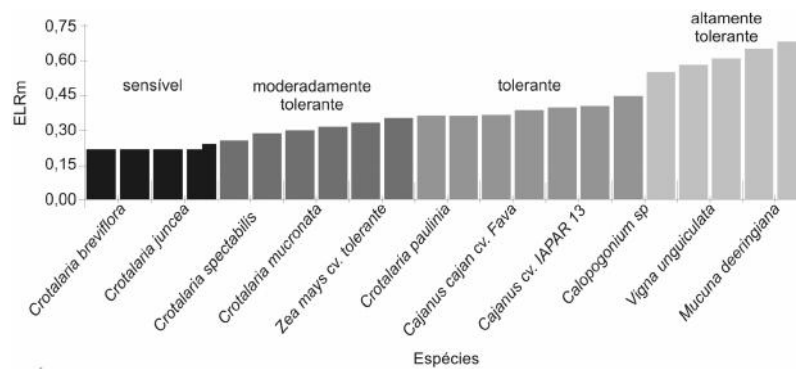


Figura 11 - Alongação líquida relativa de raiz (ELRm) de 20 leguminosas e dois cultivares de milho após 9 dias de cultivo em solução nutritiva contendo Al+3 (adaptado de MEDA; FURLANI, 2005)

BRACHIARIA X COCO DA BAHIA



Mesmo apresentando resistência, constatou-se algumas alterações morfofisiológicas nas raízes da brachiaria, como maior diâmetro do ápice (de 0,39 para 0,55 mm), além do aumento da exsudação de vários ácidos orgânicos, entre os quais, citrato e oxalato. A presença de Al^{+3} também estimulou a secreção de íons fosfato a partir dos ápices radiculares, diminuindo seu poder de alcalinização da rizosfera.

Segundo diversos autores citados por Meda e Furlani (2005), a tolerância diferencial ao Al^{+3} pelas espécies testadas no experimento pode estar relacionada com mecanismos de exclusão deste elemento e/ou tolerância simplástica (WATANABE et al., 2001). Os últimos autores demonstraram, em *Melastoma malabathricum* (uma espécie com alta tolerância e acumuladora de Al), que o ácido oxálico era um importante agente de ligação ao Al^{+3} no simplasto e apoplasto celular, permitindo sua acumulação sem sérios prejuízos ao crescimento.

Mecanismos de exclusão estão baseados na redução da atividade do Al^{+3} nas extremidades radiculares, por exemplo, através da exsudação de compostos orgânicos de baixo peso molecular, como o citrato, malato, polipeptídios e flavonóides, os quais podem formar complexos estáveis com o íon, reduzindo sua toxicidade às raízes.

A aveia preta (*Avena strigosa*) é muito utilizada no Sul do Brasil em sucessão ao arroz irrigado, sendo cultivada como forrageira de inverno. Entretanto, sabe-se pouco sobre o correto manejo e gerenciamento do lençol freático para esta cultura. Desta forma, Silveira e Klar (2001) desenvolveram um estudo visando avaliar o efeito de seis níveis freáticos, em condições de casa de vegetação, sobre a produção de matéria seca total da aveia preta.

A maior produção de matéria seca total ocorreu no tratamento com nível freático mais superficial (0,17 m), havendo queda gradativa à medida que se aprofundava o

mesmo (Tabela 4). A mesma tendência foi citada por Silveira e Klar (2001), ao avaliarem 16 diferentes genótipos de aveia.

Mesmo considerando o elevado teor de umidade e a consequente diminuição da concentração de oxigênio em todo o perfil do solo, em decorrência do nível freático mais superficial, a planta apresentou grande capacidade de adaptação, pela emissão de maior quantidade de raízes, resultando na melhor exploração do solo, e consequentemente, em maior aquisição de nutrientes necessários a maior produção apresentada por este tratamento.

Tabela 4. Matéria seca de parte aérea, raiz, total (g vaso⁻¹) e evapotranspiração total (mm) de aveia preta, cultivada sob diferentes profundidades do lençol freático (adaptado de SILVEIRA; KLAR, 2001)

Variáveis	Profundidade do lençol freático (m)					
	0,17	0,31	0,45	0,59	0,73	0,87
MS aérea	8,77a	7,59b	3,87c	3,72cd	2,77de	2,41e
MS raízes	2,35a	1,90b	1,44c	1,43c	1,36c	0,82d
MS total	11,12a	9,49b	5,32c	5,15c	4,13cd	3,23d
ETr total	591,62a	468,64b	351,65c	256,64d	235,46e	215,48f

Médias das linhas seguidas das mesmas letras minúsculas não diferem entre si pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade

À medida em que se diminuía a profundidade freática, reduzia-se o gasto energético para aprofundar as raízes em busca de teores adequados de umidade, possibilitando à planta utilizar maior quantidade de compostos energéticos para a produção da parte aérea.

Explicações para tais resultados em condições de baixa concentração de oxigênio podem ser atribuídas a uma

provável formação de parênquimas aeríferos nas raízes, à medida que a aeração no ambiente radicular atinge níveis críticos, além da formação de grande quantidade de raízes superficiais mais ramificadas, sendo este também um eficiente mecanismo para o desenvolvimento de plantas em solos saturados. Tais modificações parecem não ocorrer na *brachiaria*, a qual submetida a alagamento, apresentou redução na taxa de alongamento e biomassa foliar, no número médio de perfilhos, taxa relativa de crescimento, fotossíntese líquida, condutância estomática, evapotranspiração e produção de raízes, além de diminuir o percentual de biomassa alocado para as raízes (CAETANO, 2006).

A demanda hídrica da aveia amarela (*Avena byzantina*) para a região Sudeste foi obtida, entre outros, por Bacchi et al. (1996), através de experimento realizado em São Carlos – SP, considerando-se sua utilização como forrageira. Para os dois ciclos de produção dessa forragem, o primeiro com aproximadamente 60 dias e o segundo com 120 dias, o consumo de água pela planta foi de cerca de 240 e 450 mm, respectivamente, com uma média de consumo diário de 4 mm, enquanto que picos de demanda hídrica ocorreram respectivamente aos 40 dias após o plantio e entre 30 e 60 dias após o corte, atingindo valores da ordem de 5 a 6 mm dia⁻¹.

O nabo forrageiro tem sido empregado nas regiões Sul e Centro-Oeste do Brasil e no estado de São Paulo, como adubo verde de inverno ou planta de cobertura, em sistemas de cultivos conservacionistas. Lima et al. (2007) avaliaram o seu comportamento como adubo verde, no município de Pariquera-Açú, SP (24° 35' S e 47° 50' O; 25,0 m de altitude). O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é Af, com transição para Cfa, sem estação seca definida, enquanto que o solo onde o presente experimento foi realizado é

caracterizado como Latossolo Vermelho-Amarelo. A semeadura foi realizada no início de junho de 2005, utilizando 30 kg ha⁻¹ de sementes.

As plantas atingiram 50% de florescimento aos 66 dias após a semeadura, com altura média de 87,7 cm e 18,5 folhas por planta (correspondendo a uma área foliar de 309,2 cm²), com produção de matéria seca de 5.480,5 kg ha⁻¹, considerada alta quando comparada a resultados obtidos por outros autores. Vale ressaltar que no período de duração do presente trabalho, a precipitação acumulada foi de apenas 143,5 mm.

A relação C/N igual a 29,2 e os teores dos macronutrientes N, P, K, Ca e Mg acumulados na parte aérea das plantas (25,4; 1,8; 31,4; 14,2 e 10,5 g kg⁻¹, respectivamente) são próximos aqueles encontrados em outros trabalhos com nabo forrageiro. Lima et al. (2007), ao comparar o acúmulo de nutrientes na parte aérea dessa espécie com diferentes espécies de adubos verdes, em cultivo de inverno, destacaram o nabo como cultura recicladora de nutrientes, por apresentar altos teores de P, K, Ca e Mg. A relação C/N desta espécie é inferior as apresentadas por espécies como o milho (*Pennisetum glaucum*) e aveia preta, de modo que o material vegetal tende a permanecer por um menor período na superfície do solo, entretanto, ocorre um rápido retorno dos nutrientes para a solução do solo, estando disponíveis para serem absorvidos pela próxima cultura.

NABO FORRAGEIRO X AVEIA



A matéria seca produzida pela parte aérea do nabo forrageiro correspondeu a cerca de 75% do total produzido pela planta, e do qual 2/3 correspondia às folhas.

A maioria das espécies vegetais apresenta o déficit hídrico como o fator de maior limitação ao desenvolvimento e produção. A grande capacidade de adaptação às condições ambientais adversas faz do feijão-de-porco e tremoço (*Lupinus spp.*) importantes espécies para a produção de alimentos proteicos ou para cobertura de solo em locais pouco favoráveis ao desenvolvimento satisfatório de outras espécies (PINHEIRO et al., 2001; ZANELLA et al., 2004). Estas espécies são frequentemente submetidas a períodos de déficit hídrico (sendo mais ou menos prejudicial em função da quantidade e taxa de água perdida, além do tempo de duração do estresse e o estágio de desenvolvimento da

planta), entretanto, seus metabolismos parecem exibir adaptações a esta condição.

Rodrigues et al. (1995), citados por Pinheiro et al. (2001), propuseram que, durante o déficit hídrico, o caule de *Lupinus* spp. pudesse contribuir para a sobrevivência da planta, agindo como um órgão de armazenamento temporário. As mudanças induzidas por tal agente estressor no conteúdo de proteínas e açúcares em folhas e caules, podendo implicar em uma resposta estratégica geral para atenuar o estresse, foram estudadas por Pinheiro et al. (2001), os quais detectaram redução gradativa na concentração de proteína e biomassa de folhas e pecíolos, em plantas submetidas a déficit hídrico por 6, 9 e 13 dias, enquanto que não se detectou quaisquer alterações nos caules (Figura 12). Com relação aos nutrientes nitrogênio e enxofre, houve um aumento gradativo na quantidade total destes elementos no caule, permanecendo inalteráveis nas folhas. Detectou-se também acúmulo gradativo de N no pecíolo, durante o período de déficit hídrico.

As concentrações de glicose, frutose e sacarose da lâmina foliar e pecíolo aumentaram expressivamente nos primeiros 6 dias do déficit hídrico, decrescendo em seguida (com exceção da sacarose, a qual aumentou sua taxa de concentração em quase 7 vezes, após o 6º dia).

Em função da presença de déficit hídrico, ocorre a formação de espécies reativas de oxigênio, como H_2O_2 , extremamente prejudiciais às células, ocasionando oxidação de moléculas e estruturas como membranas celulares, podendo levá-las ao colapso. Para contornar esta situação, as plantas tendem a aumentar a atividade das enzimas peroxidases (conforme constatado por Pinheiro et al. (2001), nas lâminas foliares e pecíolos), as quais atuam diminuindo os danos causados pelas espécies reativas.

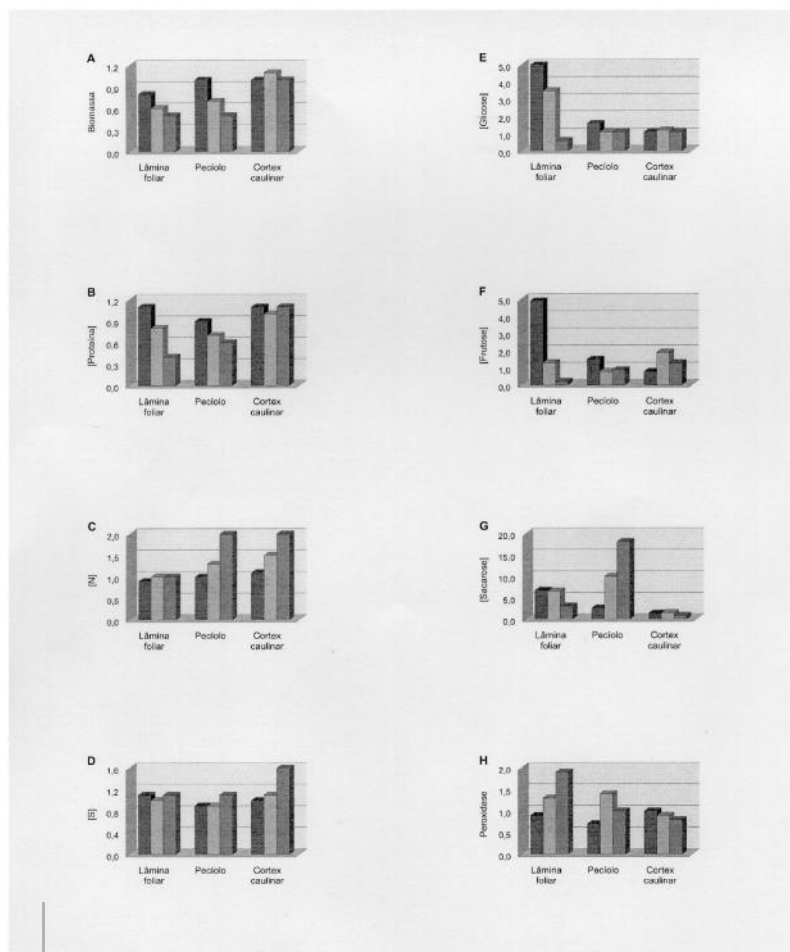


Figura 12 - Alteração da biomassa (A) e concentração de proteínas (B), nutrientes (C e D), açúcares (E, F e G) e peroxidase (H) na lâmina foliar, pecíolo e córtex caulinar de *Lupinus* spp. em função do tempo de exposição. Colunas: plantas após 6, 9 e 13 dias de estresse hídrico, respectivamente para as colunas escura, clara e intermediária (adaptado de PINHEIRO et al., 2001)

Valores de potenciais hídricos críticos para a maioria das espécies vegetais de interesse econômico são a algum tempo conhecidos, entretanto, poucas informações foram até hoje geradas com relação aos potenciais hídricos limitantes para as espécies utilizadas como adubos verdes. Quando se refere ao comportamento da planta após o término do déficit hídrico, são ainda mais escassas as informações. Em função disso, Zanella et al. (2004) realizaram um experimento com o objetivo de verificar os efeitos do déficit hídrico e da posterior reidratação em plantas de feijão de porco apresentando potenciais hídricos foliares de -1,0 MPa e -2,3 MPa (déficit hídrico moderado e severo, respectivamente).

Todos os parâmetros relacionados às trocas gasosas nas plantas submetidas ao déficit hídrico decresceram, quando comparados ao controle, sendo este comportamento atribuído, direta ou indiretamente, ao fechamento estomático. Entretanto, tais parâmetros retornaram aos seus níveis normais após 24 horas de reidratação (Figura 13).

Embora o déficit hídrico afete negativamente a assimilação de carbono, não há a ocorrência de danos ao aparato fotossintético desta espécie, sem redução em sua atividade fotoquímica, demonstrando a resistência do mesmo a este agente estressor.

A quantidade de energia fotoquímica gerada e não utilizada na assimilação de CO₂ é consumida por vias alternativas, de maneira a manter a integridade do sistema. Uma das possibilidades de dissipação desta energia refere-se à perda por calor (KRAUSE; WEIS, 1991), enquanto que Casper et al. (1993) sugerem que mecanismos de proteção como o ciclo da zeaxantina previnem dano ao aparato fotossintético (ZANELLA et al., 2004).

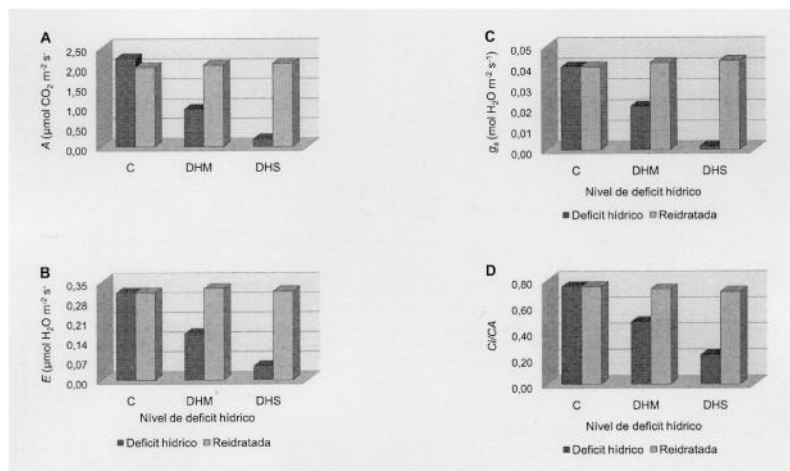


Figura 13 - Parâmetros relacionados a trocas gasosas em plantas da espécie feijão-de-porco submetidas a estresse hídrico. (A) Taxa de assimilação de carbono; (B) Transpiração; (C) Condutância estomática, e (D) Relação C_i/CA . C: Controle; DHM: Déficit hídrico moderado, e DHS: Déficit hídrico severo. Colunas escuras: plantas após estresse hídrico. Colunas claras: plantas após estresse hídrico e reidratação. Obs.: Plantas controle não foram expostas a déficit hídrico (Adaptado de ZANELLA et al.; 2004)

As folhas de leucena parecem ser mais sensíveis ao déficit hídrico do que as raízes, entretanto, a redução da área foliar, seja pela inibição do desenvolvimento inicial, redução do tamanho e número das folhas, ou pela antecipação da senescência, é considerada um mecanismo adaptativo pelo qual plantas reduzem a perda de água. O crescimento longitudinal das raízes também contribui para a manutenção da absorção hídrica, por potencialmente penetrar em camadas mais profundas no solo, além de reforçar o crescimento proporcionalmente a parte aérea. Entretanto, a diminuição na proporção de matéria seca alocada para as

folhas pode ser a principal razão do decréscimo da taxa de crescimento relativo da leucena sob condições de estresse hídrico (EL-JUHANY; AREF, 1999).

A produção de biomassa para cobertura do solo é sem dúvida um dos fatores que mais influenciam na utilização de algumas espécies para a prática da adubação verde. As plantas com metabolismo fotossintético C_4 são mais eficientes que as plantas C_3 na redução do CO_2 atmosférico, produzindo, via de regra, maiores quantidades de fitomassa. Ludlow e Wilson (1970) avaliaram o comportamento calopogônio, kudzu tropical e centrosema, espécies C_3 , e brachiária ruziense, uma espécie C_4 com fotoperíodo responsivo a dia curto (LOCH, 1980), nos estádios iniciais de crescimento das plantas (três primeiras semanas). Os resultados obtidos foram condizentes com a eficiência fotossintética das espécies estudadas.

A taxa relativa de crescimento da brachiária ruziense foi entre 38 e 57% superior a encontrada para as outras espécies, enquanto que a taxa de assimilação líquida de CO_2 variou positivamente entre 41,4 e 96,8%. Segundo os autores, os resultados superiores apresentados pela brachiária deram-se em função da elevada taxa de fotossíntese líquida, e não de maiores taxas fotossintéticas.

ALBUQUERQUE, M.C.F.; RODRIGUES, T.J.D.; MENDONÇA, E.A.F. Absorção de água por sementes de *Crotalaria spectabilis* Roth determinada em diferentes temperaturas e disponibilidade hídrica. *Revista Brasileira de Sementes*, Brasília, v. 22, n.1, p. 206-215, 2000.

ALEIXO, V. Relações alométricas em *Leucaena leucocephala* (Lam.) De Wit. 2006. 60 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Centro de Ciências Agrárias, Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Marechal Cândido Rondon, 2006.

ALSCHER, R.G.; CUMMING, J.R. Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms. New York: Wiley-Liss, 1990. 407 p.

ALVIM, P.T. Los factores de la productividad agrícola. In: CURSO INTERNACIONAL DE BASES FISIOLÓGICAS DE LA PRODUCCIÓN AGRÍCOLA, 1962, Lima. Lima: IICA, 1962.

AMABILE, R.F.; FANCELLI, A.L.; CARVALHO, A.M. Comportamento de espécies de adubos verdes em diferentes épocas de semeadura e espaçamentos na região dos Cerrados. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 35, n. 1, p. 47-54, 2000.

AMABILE, R.F. et al. Efeito de épocas de semeadura na fisiologia e produção de fitomassa de leguminosas nos cerrados da região do Mato Grosso de Goiás. *Scientia Agrícola*, Piracicaba, v. 53, n. 2/3, p. 296-303, maio/dez. 1996.

BACCHI, O.O.S. et al. Balanço hídrico em cultura de aveia forrageira de inverno na região de São Carlos-SP. *Scientia Agrícola*, Piracicaba, v. 53, n. 1, p. 172-178, jan./abr. 1996.

CAETANO, L.P.S. Tolerância de seis acessos de *Brachiaria* spp. ao alagamento. 2006. 62 p. Dissertação (Mestrado em Botânica Tropical) - Museu Paraense Emílio Goeldi, Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, 2006.

CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. Ecofisiologia da produção agrícola. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1987. 249 p.

CAVALCANTE, A.M.B.; PEREZ, S.C.J.G.A. Efeitos da temperatura sobre a germinação de sementes de *Leucaena leucocephala* (LAM.) DE WIT. *Revista Brasileira de Sementes*, Brasília, v. 17, n. 1, p. 1-8, 1995.

COSTA, B.B. Adubação verde no sul do Brasil. 2. ed. Rio de Janeiro: AS-PTA, 1993. 346 p.

EL-JUHANY, L.I.; AREF, I.M. Growth and dry matter partitioning of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. trees as affected by water stress. *Alexandria Journal of Agricultural Research*, Alexandria, v. 44, n. 2, p. 237-259, 1999.

FANCELLI, A.L.; DOURADO NETO, D. Sistemas de produção de feijão irrigado. Piracicaba: ESALQ, Departamento de Produção Vegetal, 2001. 211 p.

FLARESSO, J.A.; GROSS, C.D.; ALMEIDA, E.X. Época e densidade de semeadura de aveia preta (*Avena strigosa* Schreb.) e azevém (*Lolium multiflorum* Lam.) no Alto Vale do Itajaí, Santa Catarina. *Revista Brasileira de Zootecnia*, Viçosa, v. 30, n. 6S, p. 1969-1974, 2001.

GIOMO, G.S.; RAZERA, L.F.; NAKAGAWA, J. Espaçamentos para produção de sementes de guandu em semeadura tardia. *Bragantia*, Campinas, v. 60, n. 2, p. 121-126, 2001.

GOLDFARB, M.C.; CASCO, J.F. Selection and agronomic characterization of *Leucaena* spp genotypes for cold tolerance. I. Dry matter yield. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONFERENCE, 18., 1997, Winnipeg. *Proceedings...* Winnipeg, 1997.

GOLDFARB, M.C.; SAIBRO, J.C. Efeito de temperaturas prévias sobre o crescimento de leguminosas forrageiras tropicais submetidas a estresse por resfriamento. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 31, n. 2, p. 147-152, 1996.

IGUE, K. Dinâmica da matéria orgânica e seus efeitos na propriedade do solo. In: FUNDAÇÃO CARGILL. *Adubação verde no Brasil*. Campinas, 1984. p. 232-267.

KIEHL, E.J. Contribuição para o estudo da poda e da decomposição de adubos verdes. 1960. 113 p. Tese (Livre-Docência) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1960.

KOLLING, D.F. et al. Curva de crescimento, de cobertura de solo e de absorção de nitrogênio da mucuna rajada (*Mucuna pruriens* var. *utilis* (Wall. Ex. Wight) Baker ex Burk = *Mucuna deeringiana* (Bort), Merr.). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO, 31., 2007, Gramado. Anais... Gramado: SBCS, 2007.

LIMA, J.D. et al. Comportamento do nabo forrageiro (*Raphanus sativus* L.) e da nabiça (*Raphanus raphanistrum* L.) como adubo verde. Pesquisa Agropecuária Tropical, Goiânia, v.37, n. 1, p. 60-63, 2007.

LOCH, D.S. Selection of environment and cropping system for tropical grass seed production. Tropical Grasslands, Brisbane, v. 14, n. 3, p. 159-168, 1980.

LUDLOW, M.M.; WILSON, G.L. Studies on the productivity of tropical pasture plants. II. Growth analysis, photosynthesis and respiration of 20 species of grass and legumes in a controlled environment. Australian Journal of Agricultural Research, East Melbourne, v. 21, n. 2, p. 183-194, 1970.

LÜTTGE, U. Physiological ecology of tropical plants. Berlin: Springer, 1997. 384 p.

MEDA, A.R.; FURLANI, P.R. Tolerance to aluminum toxicity by tropical leguminous plants used as cover crops. Brazilian Archives of Biology and Technology, Curitiba, v. 48, n. 2, p. 309-317, 2005.

MELOTTO, M. Metabolismo de nitrogênio em plantas noduladas. Piracicaba: ESALQ, CPG Fisiologia e Bioquímica de Plantas, 1992. 38 p.

PACHECO, J.M.; CAMPELO JÚNIOR, J.H. Necessidades hídricas da *Crotalaria juncea* L. Revista Brasileira de Agrometeorologia, Santa Maria, v. 9, n. 1, p. 51-58, 2001.

PASTANA, F.I.; SCARANARI, H.; ROCHA, T.R. Travamento do solo. estudo envolvendo algumas plantas forrageiras. Bragantia, Campinas, v. 24, p. lxxxi-lxxxiii, 1965.

PEREIRA, A.J. et al. Desempenho agronômico de *Crotalaria juncea* em diferentes arranjos populacionais e épocas do ano. Seropédica: EMBRAPA Agrobiologia, 2005. 4 p. (Comunicado Técnico, 82).

PINHEIRO, C.; CHAVES, M.M.; RICARDO, C.P. Alterations in carbon and nitrogen metabolism induced by water deficit in the stems and leaves of *Lupinus albus* L. Journal of Experimental Botany, Oxford, v. 52, n. 358, p. 1063-1070, 2001.

RIBEIRO-OLIVEIRA, J.P. et al. Avaliação do potencial fisiológico de sementes de crotalária oriundas de diferentes épocas de cultivo. In: SEMINÁRIO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE GOIÁS, 6., 2008, Anápolis. Anais... Anápolis: Universidade Estadual de Goiás, 2008.

SANTOS, V.S.; CAMPELO JÚNIOR, J.H. Influência dos elementos meteorológicos na produção de adubos verdes, em diferentes épocas de semeadura. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, Campina Grande, v. 7, n. 1, p. 91-98, 2003.

SILVEIRA, M.H.D.; KLAR, A.E. Produção de matéria seca e evapotranspiração real da aveia preta (*Avena strigosa* S.) em seis níveis freáticos. *IRRIGA – Brazilian Journal of Irrigation and Drainage*, Botucatu, v. 6, n. 2, 2001.

SOUZA FILHO, A.P.S. Influência da temperatura, luz e estresses osmótico e salino na germinação de sementes de *Leucena leucocephala*. *Pasturas Tropicales*, Cali, v. 22, n. 2, p. 47-53, 2000.

VANCE, C.P. Root-bacteria interactions: symbiotic N₂ fixation. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). *Plant roots: the hidden half*. Boca Raton: CRC Press, 2002. p. 839-868.

WENZL, P. et al. The high level of aluminum resistance in signalgrass is not associated with known mechanisms of external aluminum detoxification in root apices. *Plant Physiology*, Rockville, v. 125, n. 3, p. 1473-1484, 2001.

ZANELLA, F. et al. Photosynthetic performance in jack bean [*Canavalia ensiformis* (L.) D.C.] under drought and after rehydration. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, Londrina, v. 16, n. 3, p. 181-184, 2004.

INFORMAÇÕES AOS AUTORES

A Série Produtor Rural é editada desde 1997 pela Divisão de Biblioteca da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP e tem como objetivo publicar textos acessíveis aos produtores com temas diversificados e informações práticas, contribuindo para a Extensão Rural.

Pode publicar

- Pesquisadores e docentes da ESALQ e CENA;
- Alunos cujos textos serão revisados por orientadores ou quem o Presidente da Comissão de Cultura e Extensão designar;
- Demais pesquisadores, porém, com a chancela da Comissão de Cultura e Extensão que avaliará os textos previamente.

Requisitos para publicação

- Texto redigido em Word, com linguagem simples, acessível e didática a ser encaminhado para: referencia.esalq@usp.br
- Ilustrações e figuras em alta resolução, facilitando a compreensão do texto.

www.esalq.usp.br/biblioteca/publicacao.php

CONHEÇA TAMBÉM NOSSOS OUTROS TÍTULOS

	Série Produtor Rural (\$ 5,00)
SP/01	Cultivo hidropônico de plantas
SP/03	Cultura do quiabeiro: técnicas simples para hortaliça resistente ao calor
SP/04	Rabanete: cultura rápida para temperaturas amenas e solos areno-argilosos
SP/07	Da piscicultura à comercialização: técnicas de beneficiamento do pescado de água doce
SP/08	A cultura da rúcula
SP/10	A cultura do maracujá azedo (<i>Passiflora edulis</i>) na região de Vera Cruz, SP
SP/11	Adobe: como produzir o tijolo sem queima reforçado com fibra de bananeira
SP/12	Carambola: fruto com formato e sabor únicos
SP/13	Turismo rural
SP/14	Fundamentos da criação de peixes em tanques-rede
SP/15	Como preparar a silagem de pescado
SP/16	Cultivo de camu-camu (<i>Myrciaria dubia</i>)

SP/17	Cultivo ecológico da ameixeira (<i>Prunus salicina</i> Lind)
SP/18	Cultura da batata
SP/19	Maxixe: uma hortaliça de tripla forma de consumo
SP/20	O cultivo da acerola
SP/21	A cultura do pessegueiro: recomendações para o cultivo em regiões subtropicais
SP/22	Mel
SP/23	A cultura do caquizeiro
SP/25	Manejo da fertirrigação utilizando extratores de solução do solo
SP/26	A cultura da lichia
SP/27	Kiwi: cultura alternativa para pequenas propriedades rurais
SP/28	Produção de <i>Gypsophila</i>
SP/29	A cultura do marmeleiro
SP/30	Adubação verde: do conceito à prática
SP/31	Mirtáceas com frutos comestíveis do Estado de São Paulo: conhecendo algumas plantas
SP/33	Manual de desidratação solar de frutas, ervas e hortaliças

SP/34	A Cultura do pimentão
SP/35	Colheita e climatização da banana
SP/36	A cultura do manjericão
SP/37	Geléia Real: composição e produção
SP/38	Utilização de fosfitos e potencial de aplicação dos aminoácidos na agricultura tropical
SP/39	Aspectos técnicos do cultivo de nêspersas
SP/40	Métodos empregados no pré-resfriamento de frutas e hortaliças
SP/41	Processo tecnológico de industrialização do surimi
SP/42	A cultura do pinhão manso
SP/43	Rotação de culturas: princípios, fundamentos e perspectivas
SP/44	Propriedades rurais e código florestal: esclarecimentos gerais sobre áreas de preservação permanente
SP/45	Mirtáceas com frutos comestíveis do Estado de São Paulo: conhecendo algumas plantas - Parte 2
SP/46	Boas práticas para manipuladores de pescado: o pescado e o uso do frio
SP/47	Tomilho: uma importante planta aromática

SP/48	Cultura do Mirtileiro
SP/49	Alecrim (<i>Rosmarinus officinalis</i> L.)
SP/50	Fertirrigação em mudas de citros utilizando microtubos: concepções para projeto e manejo

CONHEÇA TAMBÉM NOSSOS OUTROS TÍTULOS

	Série Produtor Rural Especial (\$ 10,00)
2000	Cultivo do cogumelo shiitake (<i>Lentinula edodes</i>) em toras de eucalipto: teoria e prática
2002	Cultivo hidropônico do meloeiro
2003	Plantas visitadas por abelhas e polinização
2004	Enxames: coleta, transferência e desenvolvimento
2005	Suplementação de bovinos de corte em pastejo: aspectos práticos
2006	Soja: colheita e perdas
2007	Aplicação de fertilizantes via pivô central: um exemplo direcionado à produção de pastagens
2009	Agroquímicos de controle hormonal, fosfitos e potencial de aplicação dos aminoácidos na agricultura tropical
2010	Compostagem e reaproveitamento de resíduos orgânicos agroindustriais: teórico e prático

Acesse nosso site

www.esalq.usp.br/biblioteca

Para adquirir as publicações, depositar no Banco do Brasil, Agência 0056-6, C/C 306.344-5 o valor referente ao(s) exemplare(s), acrescido de R\$ 7,50 para o envio, posteriormente enviar via fax (19) 3429-4371, e-mail ou correspondência o comprovante de depósito, o(s) título(s) da(s) publicação(ões), nome e endereço completo para fazermos o envio, ou através de cheque nominal à Universidade de São Paulo - ESALQ.

Série Produtor Rural USP/ESALQ/DIBD

A Série Produtor Rural é editada desde 1997 pela Divisão de Biblioteca da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP e tem como objetivo publicar textos acessíveis aos produtores com temas diversificados e informações práticas, contribuindo para a Extensão Rural.