

ANÁLISE DE CRESCIMENTO E CONVERSÃO DA ENERGIA SOLAR EM FEIJOEIRO (*Phaseolus* *vulgaris* L.) SUBMETIDO A TRÊS NÍVEIS DE DENSIDADE DO FLUXO RADIANTE ^{1/}

Nei Fernandes Lopes ^{2/}

Marco Antonio Oliva ^{2/}

José Guilherme de Freitas ^{3/}

Elena Melges ^{4/}

Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão ^{5/}

1. INTRODUÇÃO

A resposta fotossintética das plantas é influenciada pela densidade do fluxo radiante em que estão crescendo (5, 7, 36). Plantas crescidas em diferentes densidades de fluxo radiante adaptam algumas propriedades de seu mecanismo fotosintético, como ponto de saturação e ponto de compensação luminoso.

No feijão sombreado artificialmente, a resistência difusiva do CO₂ para os cloroplastos é aumentada e o número e o tamanho dos estômatos por unidade de área foliar são reduzidos (9). Variações na ultra-estrutura dos cloroplastos e decréscimo na atividade de enzimas, como RuBPCase, desidrogenase málica e glicolato oxidase, reduzem a taxa fotossintética da planta.

^{1/} Recebido para publicação em 23-08-1982.

^{2/} Departamento de Biologia Vegetal da U.F.V. 36570 Viçosa, MG.

^{3/} Escritório Regional de Pesquisas, IAC. 19800 Assis, SP.

^{4/} Departamento de Biologia da UEM. 87100 Maringá, PR.

^{5/} Centro Nacional de Pesquisa do Algodão, EMBRAPA, 58100 Campina Grande, PB.

Muitos estudos alusivos ao sombreamento artificial mostram a importância da densidade do fluxo radiante na produção de matéria seca (11, 19, 33, 38, 39). Variações da superfície de interceptação da radiação solar, área foliar da planta, encontram-se estreitamente associadas com a penetração e atenuação da radiação no dossel de uma cultura. A importância da área foliar para a produtividade de uma cultura tem sido reconhecida por muitos pesquisadores (20, 34, 35, 40, 42, 43). Embora alta produtividade esteja associada a alta área foliar, valores supra-ótimos desta podem acarretar redução na biomassa, em consequência do sombreamento mútuo das folhas (1, 41). Segundo WATSON (42), parece ser pequena a possibilidade de aumentar apreciavelmente a taxa assimilatória líquida pelo melhoramento genético ou por tratos culturais. O autor considera que a maior produtividade deve ser procurada principalmente através do controle da área foliar.

Para aumentar a taxa fotossintética e, por extensão, a biomassa e produção de grãos, em condições ambientes limitantes, devem-se elevar os níveis dos fatores ambientes que sejam limitantes e/ou selecionar genótipos mais eficientes e resistentes a essas condições (35). Assim, plantas com maiores áreas foliares, arquitetura adequada e ambiente favorável seriam capazes de utilizar melhor a energia solar, com fotossíntese mais eficiente, dando, teoricamente, maiores rendimentos econômicos.

ALVIM e ALVIM (1) determinaram a eficiência fotossintética de milho e feijão, quando plantados em diferentes densidades, em condições de clima tropical. Em todas as densidades, o feijoeiro apresentou eficiência 1/3 menor que a do milho, variando de 0,6 a 2,9% durante os primeiros 27 dias, com índice de área foliar de 1,4 a 7,6 na cultura solteira. Em Viçosa, BRANDES *et alii* (6) determinaram, para feijão, eficiência máxima de conversão da energia solar em torno de 2%, para densidades de 50 e 100 plantas por metro quadrado.

Sendo a redução da densidade do fluxo radiante fator determinante de variações fisiológicas e morfológicas relacionadas com a produção, tem-se como algo importante avaliar essas mudanças mediante a conversão da energia solar em biomassa, numa espécie como *Phaseolus vulgaris*, freqüentemente usada em tratos culturais com manejo de radiação, como se faz com as culturas consorciadas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, em Viçosa, no período de 13 de agosto a 16 de novembro de 1981.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com três repetições, e os tratamentos corresponderam à plena exposição à radiação solar (100%), 62% de radiação solar e 30% de radiação solar dentro da casa de vegetação.

O sombreamento artificial foi obtido com telas de náilon de cor verde, com pequeno efeito sobre a qualidade espectral da luz transmitida, propiciando assim níveis de sombreamento de 38 e 70% da radiação solar total dentro da casa de vegetação.

Sob cada nível de luz foram distribuídos 30 vasos plásticos, com 1,5 kg de solo de estufa seco ao ar, com altos teores de fósforo (+ 70 ppm de P e potássio (+100 ppm de K), e de textura arenoso-franco-argilosa, com distanciamento de 0,30m um do outro, semeados com 5 sementes de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), variedade Negrito-897, por vaso. Cinco dias após a emergência selecionaram-se as duas plantas mais uniformes, que constituíram material para as análises correspondentes. No decurso do experimento, os vasos foram irrigados diariamente;

desse modo, foi possível manter o solo com teor d'água próximo à capacidade de campo. Além disso, os vasos foram irrigados com solução nutritiva completa a intervalos regulares de 10 dias.

Foram realizadas 9 colheitas, a intervalos regulares de 10 dias, durante todo o ciclo da cultura, e a primeira foi feita 10 dias após a emergência. O sistema radicular foi lavado até que ficasse totalmente livre do solo aderente. A matéria seca foi obtida em estufa de ventilação forçada, à temperatura de 75°C.

Os dados primários de matéria seca total (W_t) e área foliar (A_f) foram submetidos à análise de variância. Curvas logísticas de crescimento (32) foram ajustadas por um programa interativo, para minimizar a variância residual. A equação logística empregada foi $W_t = W_m / (1 + B e^{-Ct})$, sendo W_m a estimativa assintótica do crescimento máximo, t os dias de crescimento e B e C constantes de ajustamento. Regressão curvilinear das médias de A_f acumulada em cada coleta foi efetuada com o emprego de polinômios ortogonais (30). Procurou-se chegar ao polinômio que melhor se ajustasse aos valores de A_f observados, de acordo com o que foi proposto por RICHARDS (32).

Para determinar os valores instantâneos da taxa de produção da matéria seca (C_t), empregou-se a derivada da equação ajustada ao peso da matéria seca (W_t), em relação ao tempo (31, 32).

A_f foi estimada com o emprego de 10 folíolos por vaso, e a área da amostra foi determinada com o emprego de planímetro. Com base no peso da matéria seca da amostra e da matéria seca total das folhas foi calculada a área foliar. Para calcular a taxa de crescimento de área foliar (C_A) utilizou-se a derivada da equação ajustada de A_f .

Os valores instantâneos da taxa de crescimento relativo (R_w) e da taxa de crescimento relativo da área foliar (R_A) foram obtidos pelas fórmulas $R_w = Ct/W_t$ e $R_A = CA/A_f$.

Para calcular a taxa assimilatória líquida (E_A) foram usados os valores instantâneos de C_t e A_f .

A razão de área foliar (F), a área foliar específica (S) e a razão de peso foliar (P) foram determinadas a partir de valores instantâneos de A_f , W_t e W_f , empregados nas equações de $F = A_f/W_t$, $S = A_f/W_f$ e $P = W_f/W_t$, de acordo com RADFORD (31).

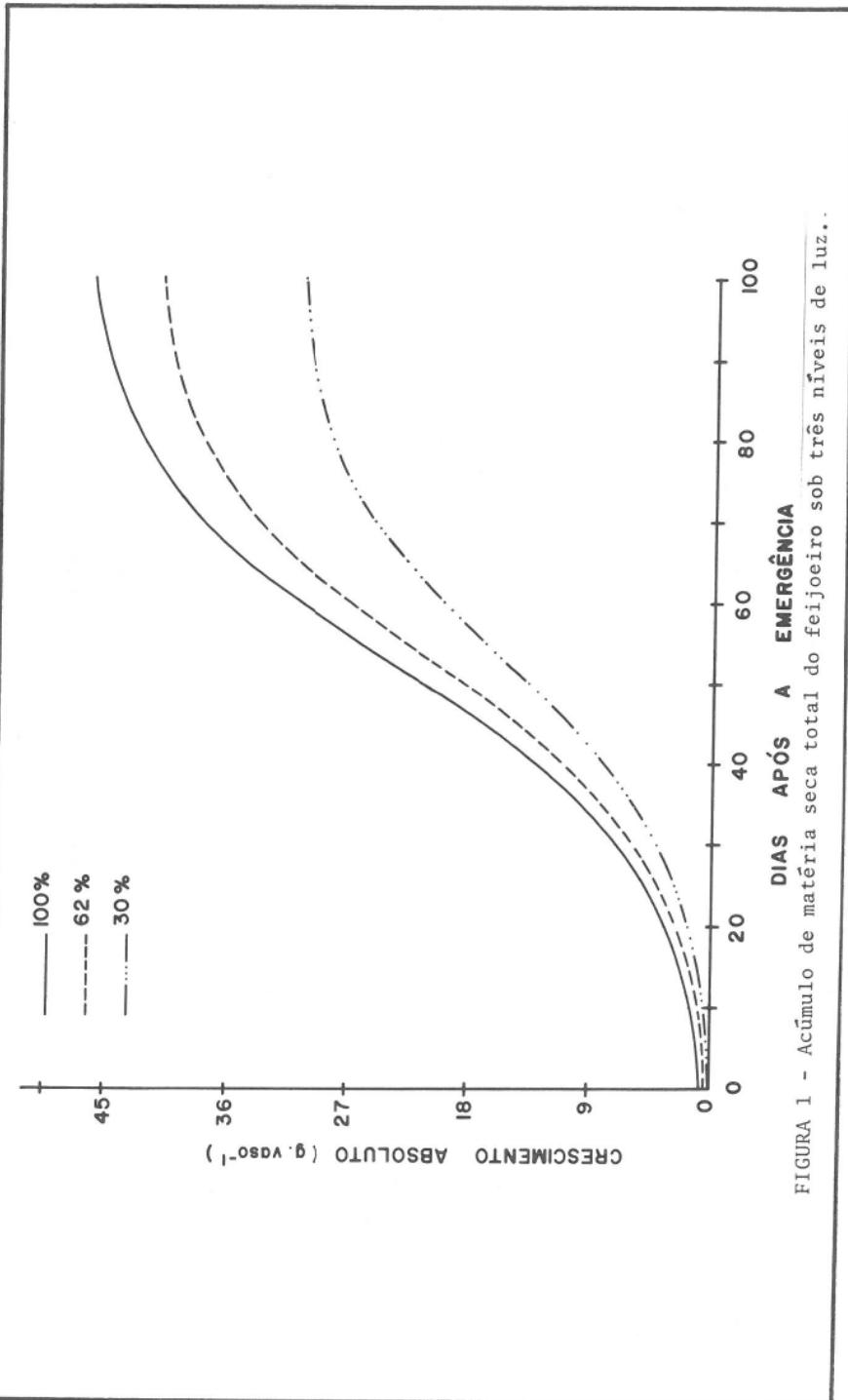
Os valores instantâneos da conversão da energia solar (ϵ) foram determinados pela equação $\epsilon \% = (100 C_t \times 4000)/R_A$, sendo R_A o valor médio diário da radiação solar total incidente, em cal/vaso. dia, registrados 5 dias antes do C_t correspondente; o valor calorífico utilizado foi de 4000 cal.g⁻¹ (15, 19).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

O acúmulo de matéria seca total (W_t) apresentou tendência logística para todos os níveis de luz (Figura 1). W_t diminuiu à medida que a densidade do fluxo radiante foi reduzida pelo sombreamento artificial. Tal interceptação da luz diminui, obviamente, o processo fotossintético, notoriamente W_t , no final do experimento.

A evolução de W_t em relação a mudanças ontogenéticas mostrou que as diferenças de W_t entre os três níveis de luz aumentaram com o desenvolvimento do feijoeiro. Essa resposta, provavelmente, reflete a influência da densidade do fluxo radiante na taxa de produção de matéria seca (C_t) (Figura 2). Há consenso geral de que as taxas de crescimento e fotossíntese, em plantas cultivadas, são fortemente reduzidas em condições de sombreamento (21, 45, 46).

O sombreamento prolongou o ciclo vegetativo das plantas de feijoeiro. Pos-



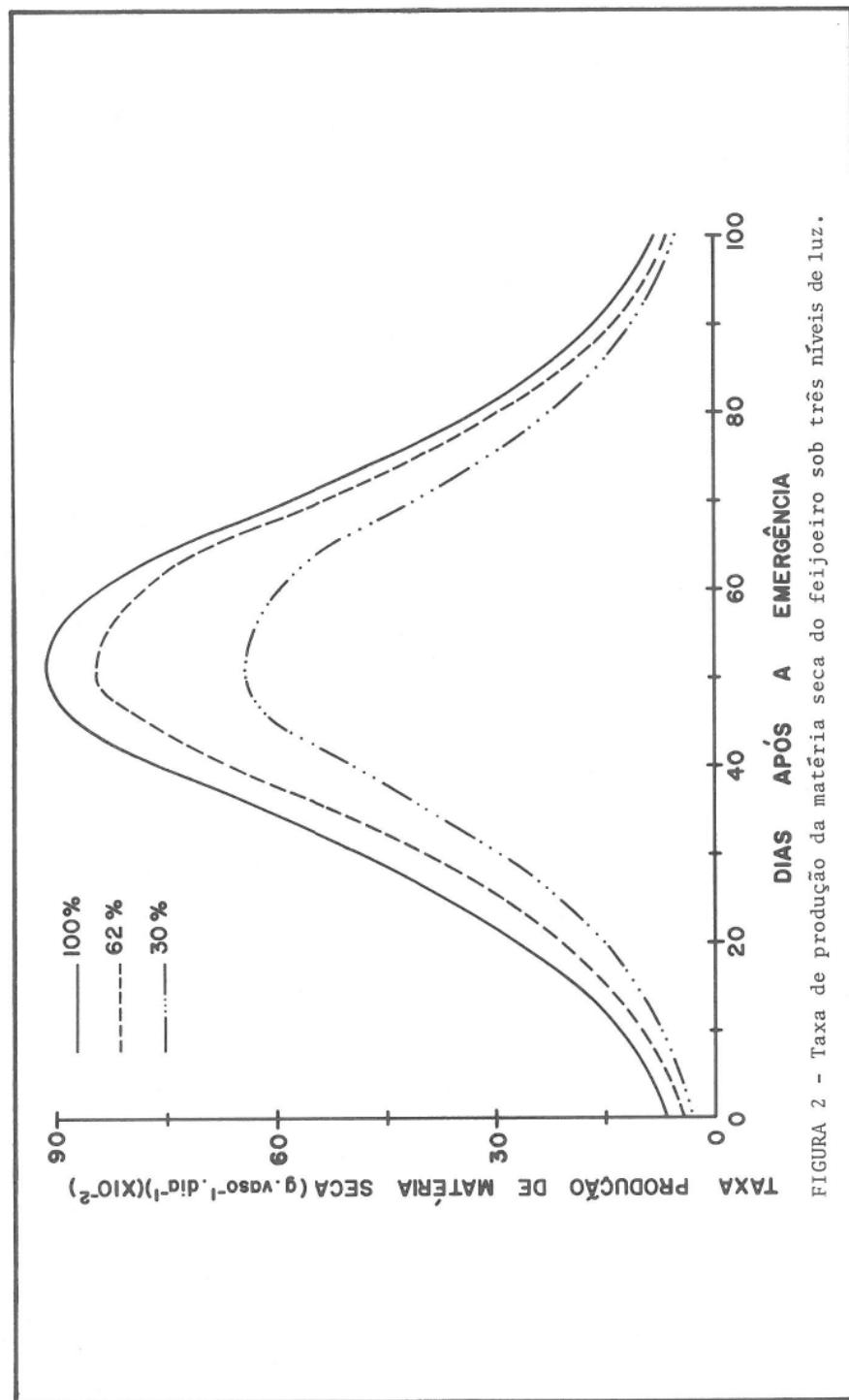


FIGURA 2 - Taxa de produção da matéria seca do feijoeiro sob três níveis de luz.

sivelmente, graças a uma série de adaptações ao meio, houve alteração no hábito de crescimento da planta, que mudou do tipo II para o tipo III, conforme a classificação do CIAT (8). É possível que alterações de «tipo» sejam causadas pelo aumento da dominância apical, originado por alterações no balanço hormonal, provavelmente provocadas pelo aumento no teor de auxina e/ou pela menor disponibilidade de fotoassimilados e nutrientes inorgânicos (4, 14, 16, 24, 25, 26).

Sendo assim, após a floração (42 dias após emergência) o feijoeiro reiniciou a emissão de folhas nos tratamentos sombreados. Essa resposta reflete a capacidade das plantas sombreadas para prolongar o incremento de W_t , o que demonstra a grande plasticidade da aludida leguminosa.

O comportamento da taxa de produção de matéria seca (C_t) encontra-se na Figura 2. Os valores máximos obtidos foram de 0,64, 0,85 e 0,92 $\text{g.vaso}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$, em ordem crescente de densidade do fluxo radiante. Tais valores foram obtidos aos 50 dias após a emergência das plantas e as maiores diferenças de C_t entre os níveis de luz foram atingidas nesse tempo.

C_t , para uma cultura, pode ser expressa como o produto de sua área foliar (A_f) pela sua taxa assimilatória líquida (E_A). No caso presente, a diferença de amplitude nas curvas de C_t deve-se, principalmente, aos valores atingidos por E_A (Figura 3). Embora a A_f seja superior nas plantas sombreadas (Figura 4), não chega a compensar totalmente o efeito de E_A .

E_A , conforme mostra a Figura 3, apresenta pronunciada tendência de as menores densidades de fluxo luminoso darem valores inferiores. Marcadamente, E_A cresceu inicialmente até atingir os valores máximos de 0,028, 0,043 e 0,057 $\text{g.dm}^{-2} \cdot \text{dia}^{-1}$, em ordem crescente de densidade de fluxo radiante, aos 50 dias após a emergência, declinando gradativamente até o final do ciclo. WATSON (43) salienta que E_A varia mais com a idade da planta que com os fatores climáticos. Entretanto, neste ensaio, além dos efeitos ontogenéticos, E_A foi fortemente reduzido nas condições de sombreamento.

A tendência de A_f está representada na Figura 4. Observa-se, claramente, efeito gradativo do sombreamento sobre a área foliar: A_f aumentou com a diminuição da densidade do fluxo radiante. O declínio de todas as curvas de A_f a partir do 60.^º dia após a emergência leva a crer que a senectude das folhas deve ter sobrepujado a emissão de novas folhas.

Na Figura 5 evidenciam-se as diferenças obtidas, para a taxa de expansão de área foliar, entre os níveis de luz testados. Observa-se que até o 16.^º dia após a emergência das plântulas as maiores taxas foram obtidas com a redução de 38% da luminosidade, porém do 30.^º dia até o 60.^º dia a redução de 70% promoveu maior expansão de área foliar, evidenciando a adaptação vegetal, com referência ao princípio da efetividade máxima, ou seja, com baixo nível de luz, a planta procura a expansão máxima da superfície foliar, para que possa captar com maior eficiência a luz disponível. É claro que o incremento promovido na taxa de expansão vai diminuindo de acordo com a ontogenia da planta, aproximando-se da senectude; antes, porém, atinge os valores mínimos, em pleno processo de frutificação. O crescimento relativo da área foliar (R_A) atingiu, como era esperado, valores maiores quando as plantas eram mais jovens, sendo as taxas maiores à medida que se reduzia o nível de luminosidade. Foi, porém, maior com 38% de redução, embora, nesse caso, à medida que o tempo evoluiu, o decréscimo tenha sido maior que com 70% de redução, conforme pode ser visto na Figura 6, observando-se as inclinações das curvas obtidas.

MILTHORPE (23) assinala a importância da A_f como fator que influí na taxa de crescimento e minimiza a importância da taxa fotossintética. Entretanto,

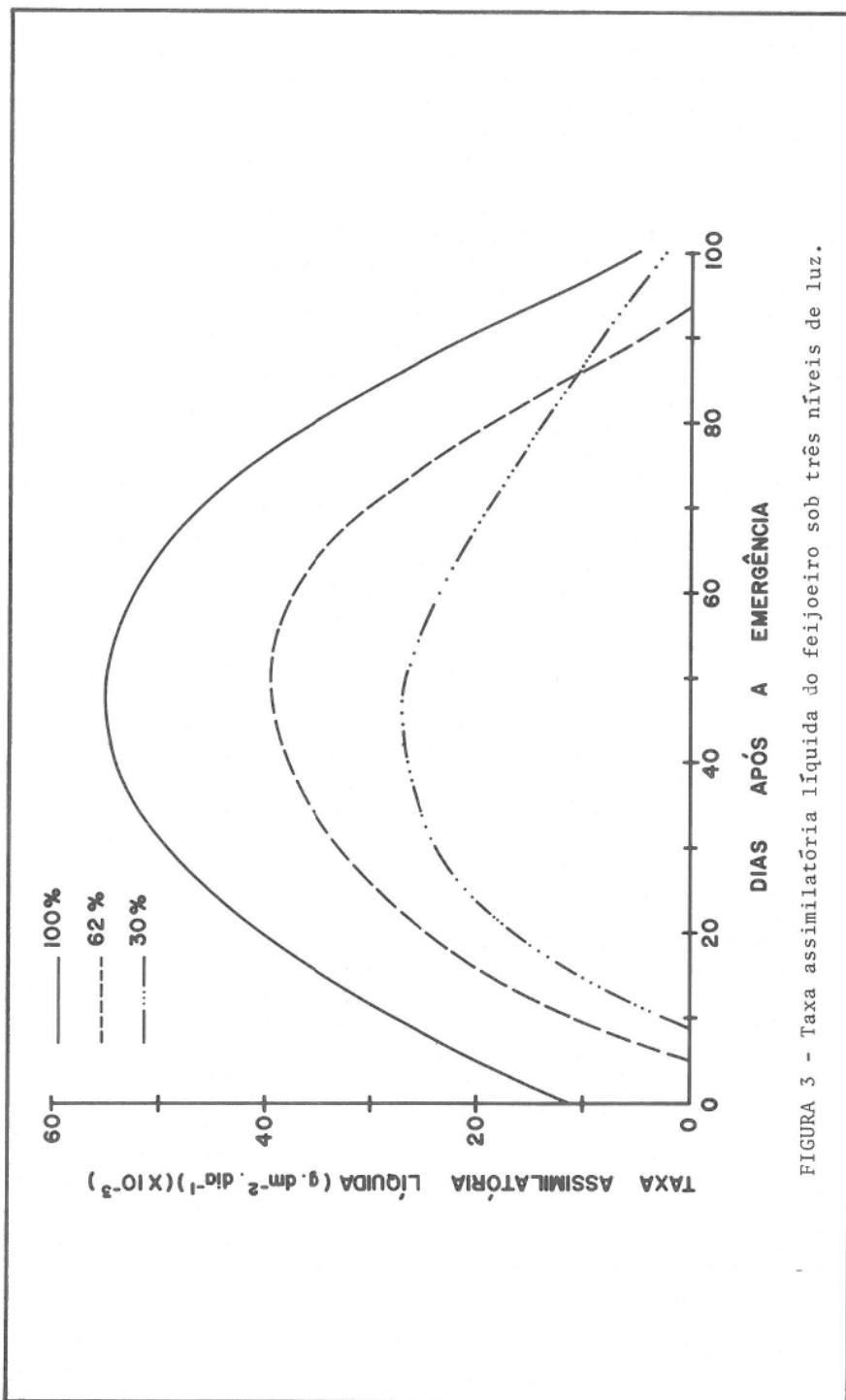


FIGURA 3 - Taxa assimilatória líquida do feijoeiro sob três níveis de luz.

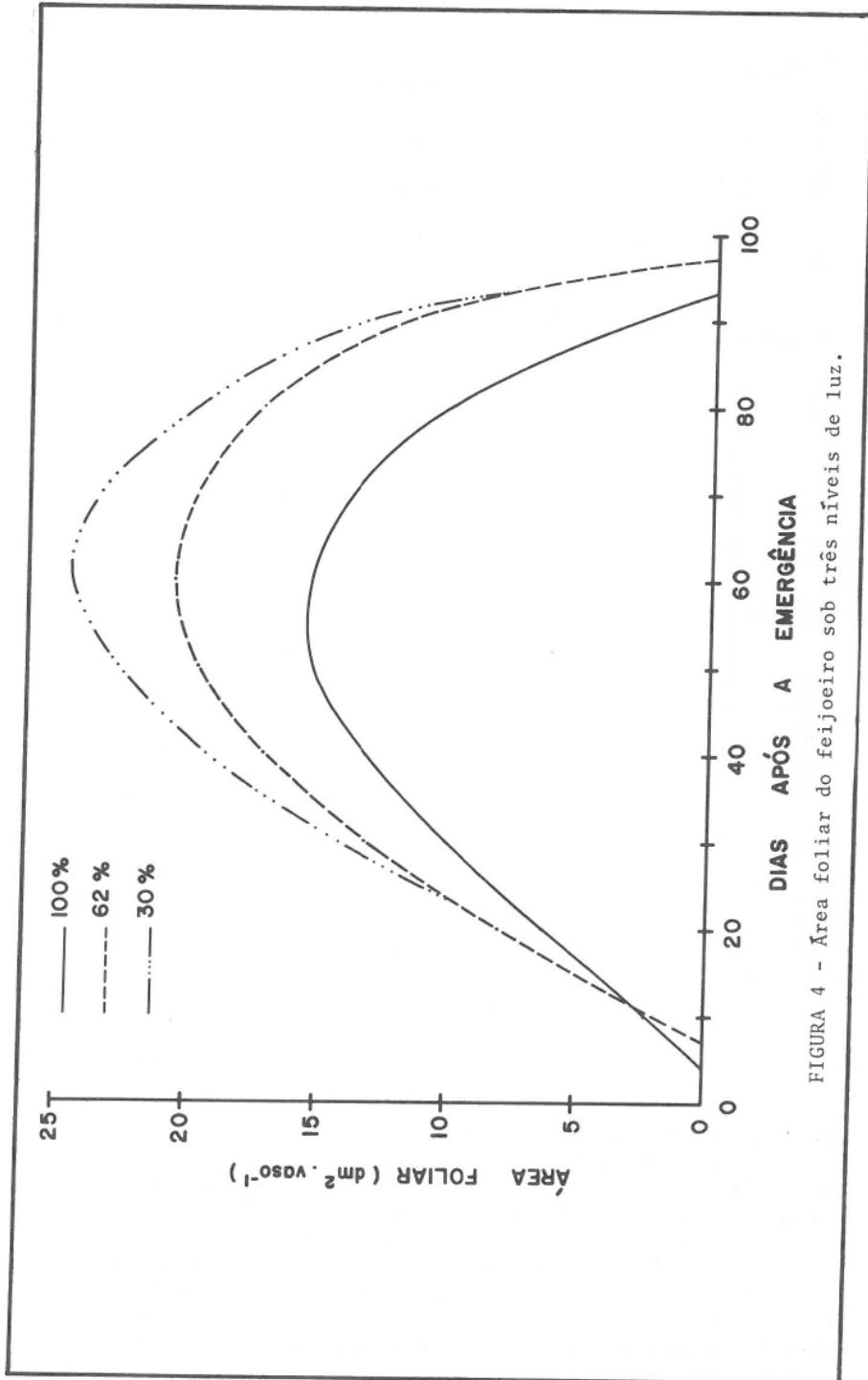
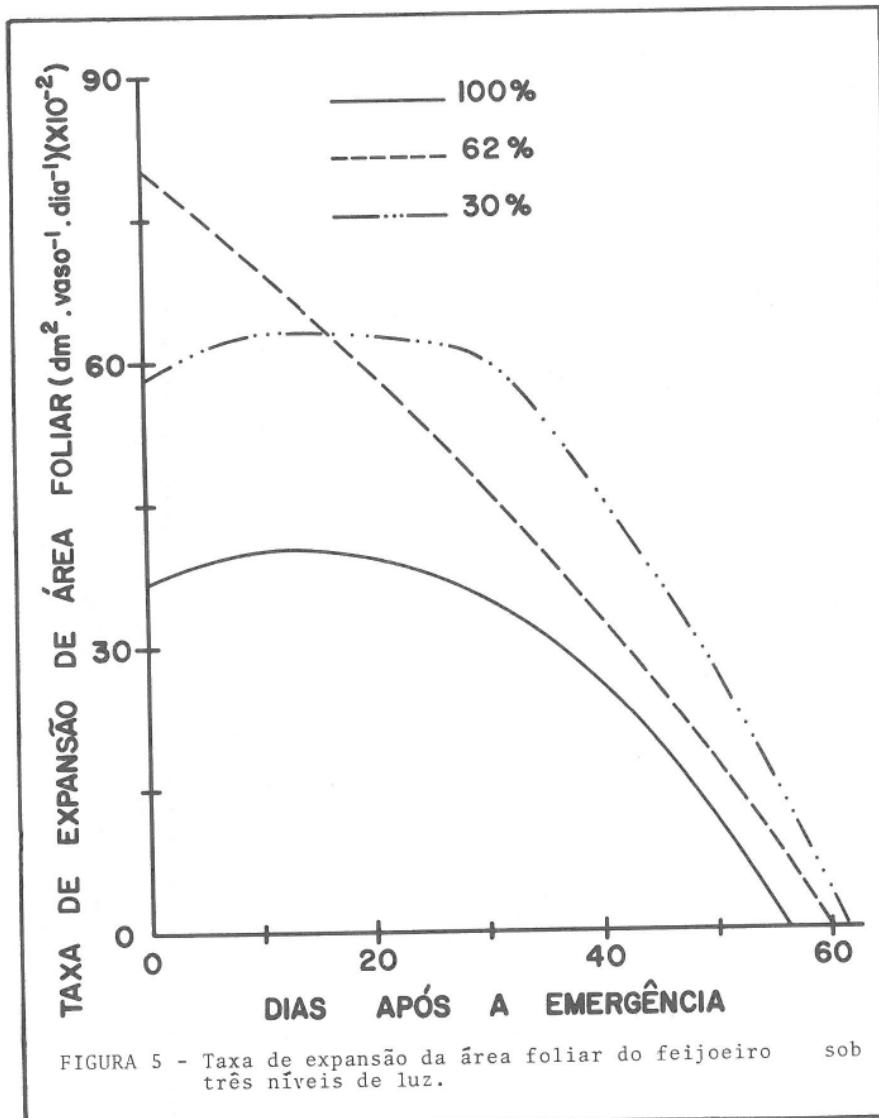


FIGURA 4 - Área foliar do feijoeiro sob três níveis de luz.



STOY (37) salienta que a taxa fotossintética pode ser muito importante na determinação de taxas de crescimento.

C_t e E_A atingiram valores máximos aos 50 dias e A_f aos 60 dias após a emergência. Provavelmente, C_t e E_A são mais influenciados pela senescência das folhas e A_f pela abscisão. Tecidos fotossintéticos apresentam pequena defasagem entre senectude e abscisão foliar, e o envelhecimento ocorre primeiro.

A taxa de crescimento relativo (R_w) tem sua tendência representada na Figura 7. Observa-se que os valores iniciais são relativamente altos, decrescendo rapidamente até 60º dia após a emergência, quando as curvas de R_w dos três níveis de radiação se confundem. Tal declínio continuou lentamente até o final do experimento, porém sempre apresentando valores positivos. De certa forma, a

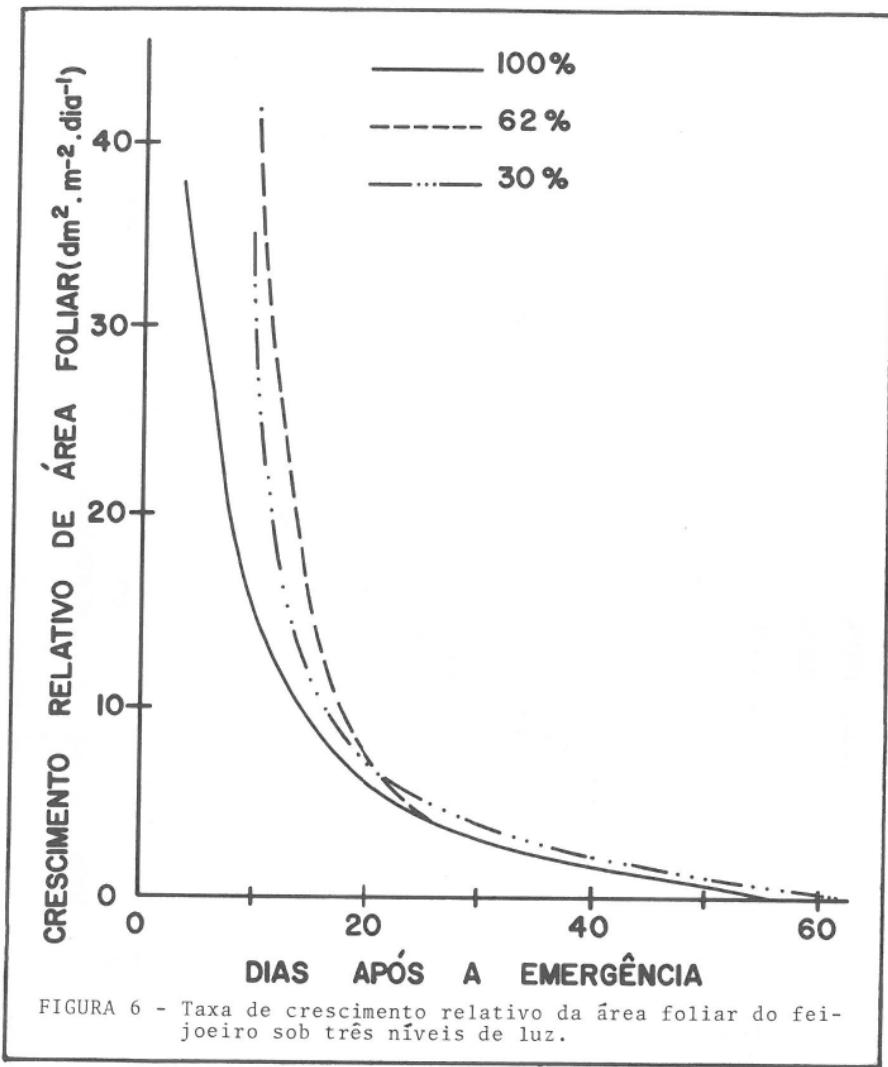


FIGURA 6 - Taxa de crescimento relativo da área foliar do feijoeiro sob três níveis de luz.

curva de R_w assemelha-se à da razão de área foliar (F) (Figura 8). Tanto R_w como F apresentam forte tendência de decréscimo de valores com a ontogenia das plantas (13, 44). O decréscimo de R_w com a idade, em parte, é resultado do aumento gradativo de tecidos não assimilatórios (44).

F aumentou com a redução dos níveis de luz (Figura 8), resultado devido, conjuntamente, ao incremento na A_f e ao decréscimo no W_f . F pode ser interpretado como o produto da razão de peso foliar (P) pela área foliar específica (S) (13, 15, 31).

Praticamente, não houve diferenças em P (Figura 9) entre os três níveis de luz, o que mostra que P é uma característica conservadora e que o sombreamento não ocasionou alteração na partição de assimilados.

Já S (Figura 10) mostrou ser mais plástica, o que está de acordo com as informações de KVET (15). Tal característica de crescimento mostrou valores mais

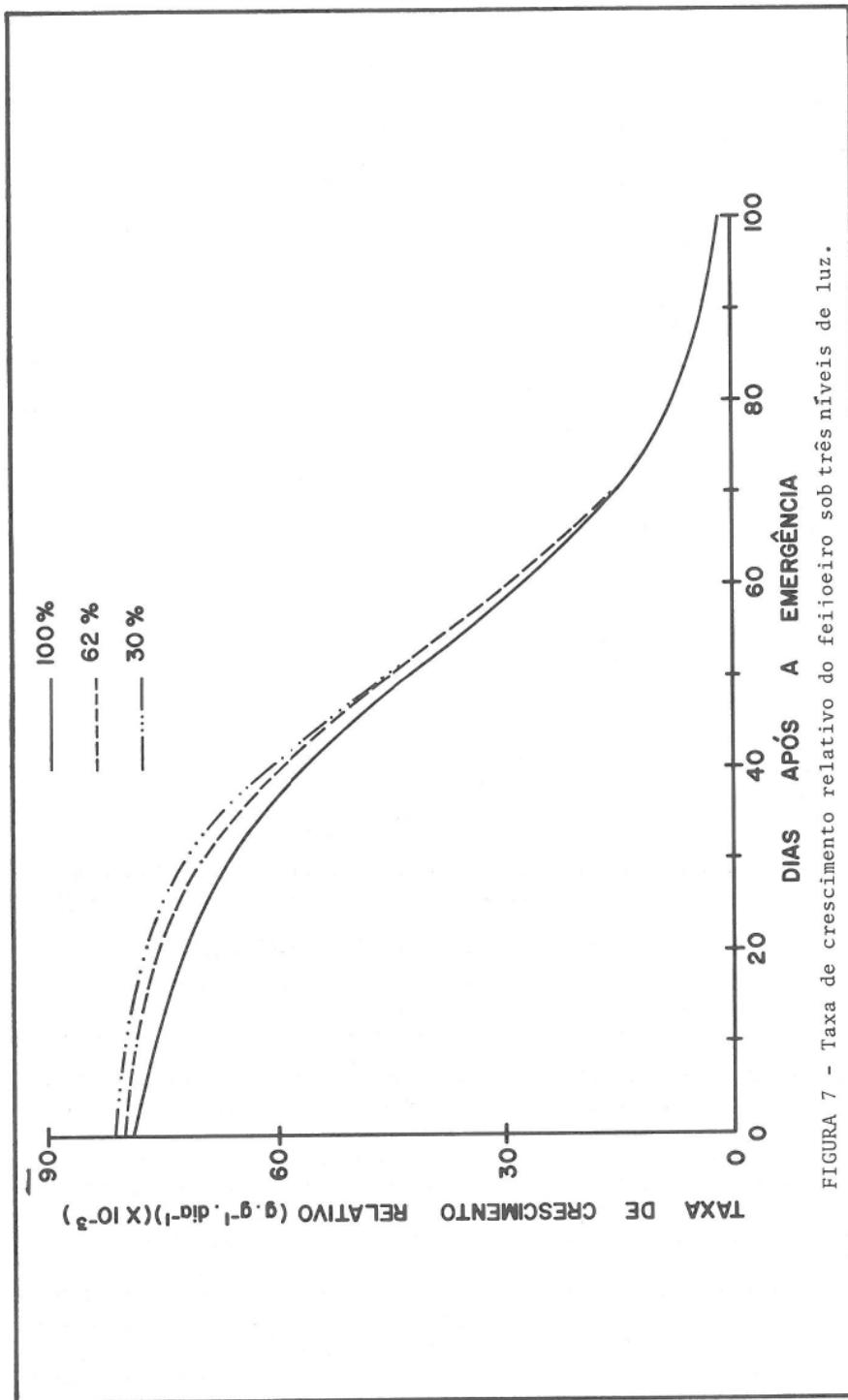


FIGURA 7 - Taxa de crescimento relativo do feijoeiro sob três níveis de luz.

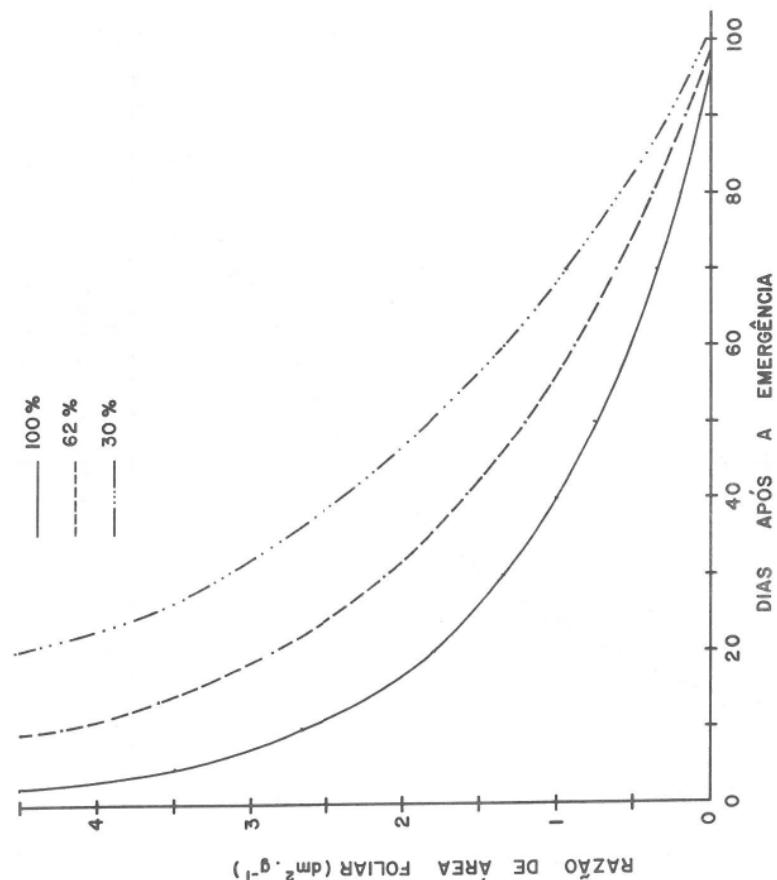


FIGURA 8 - Razão de área foliar do feijoeiro sob três níveis de luz.

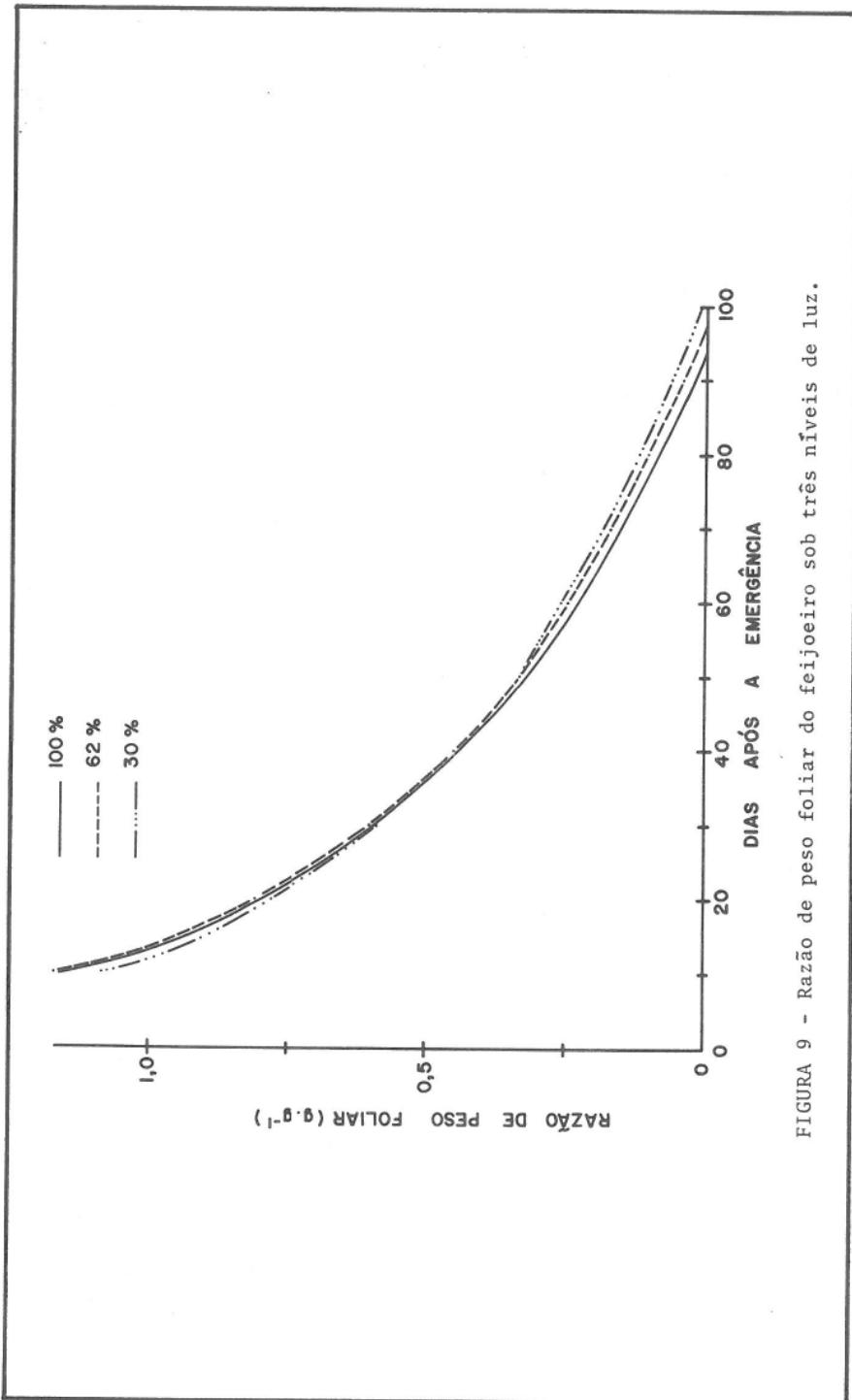


FIGURA 9 - Razão de peso foliar do feijoeiro sob três níveis de luz.

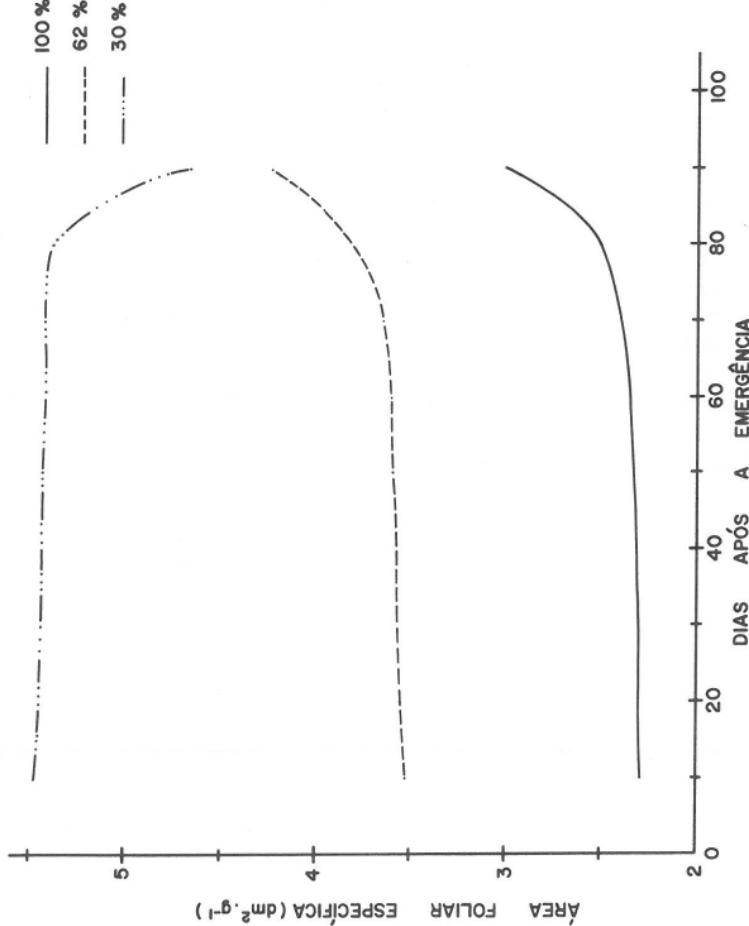


FIGURA 10 - Área foliar específica do feijoeiro sob três níveis de luz.

elevados à medida que aumentou o nível de sombreamento, o que denota, novamente, o auto-ajustamento da planta, para captar o máximo possível da energia solar disponível para assimilação clorofílica. S foi praticamente estável até o 70.^º dia, em todos os tratamentos. Posteriormente, houve aumento nas curvas de 100 e 62% de radiação, porém a de 30% de luz decresceu. Provavelmente, isso foi ocasionado pelo início da senescência das folhas.

Geralmente, folhas sombreadas apresentam maior A_p porém são mais finas, têm valores baixos para ponto de compensação e saturação de luz e, provavelmente, são mais susceptíveis ao «stress» causado pela radiação excessiva, sendo mais propensas a sofrer «Strains» elásticos, como a solarização, e plásticos, como a fotooxidação.

Os níveis de luz para saturação fotossintética podem mudar para a mesma espécie crescida em diferentes densidades de fluxo de luz. A saturação de luz para plantas crescidas em altas densidades de fluxo luminoso é maior que para as submetidas a baixos níveis de luz. Resultados semelhantes foram encontrados para *Atriplex patula*(2), *Panicum maximum* (18), *Phaseolus atropurpurea* e *Phaseolus vulgaris* (7).

Taxas de respiração e fotossíntese bruta decrescem com a redução da densidade do fluxo radiante (46). Teoricamente, há fortes indicações de que a redução na taxa respiratória seja o fator primário da adaptação ao sombreamento. Plantas resistentes promovem um reajuste no processo respiratório em função da densidade do fluxo radiante e, indiretamente, da temperatura.

A respiração escura, mitocondrial ou oxidativa (R_D), pode ser separada em dois componentes, um associado com atividades de manutenção (R_M) e outro com o crescimento (R_G). McCREE (22) desenvolveu uma equação a partir de dados experimentais obtidos por troca gasosa, para plantas inteiras de trevo-branco, como segue: $R_D = kP_G + cW$, sendo P_G a fotossíntese bruta, W a matéria seca da planta e k e c constantes de ajustamento da equação. PENNING DE VRIES (27, 28, 29) acoplou R_G à taxa de produção de matéria seca (C_t), sendo R_M dependente do tamanho da biomassa (W) (10, 12), originando a equação

$$R_D = G_R \frac{dw}{dt} + M_R W, \text{ em que } G_R \text{ e } M_R \text{ são coeficientes respiratórios aco-}$$

plados ao crescimento e à manutenção, respectivamente.

Com base nesses modelos, ocorreu forçosamente uma redução na taxa respiratória das plantas sombreadas, porque R_M está diretamente associado ao acúmulo de matéria seca (W) e R_G à taxa de produção de matéria seca (C_t) ou à fotosíntese bruta (P_G). Como W_t e C_t foram menores nas plantas submetidas a sombreamento, a taxa respiratória (R_D), consequentemente, deve ser decrescida.

Com relação à eficiência de conversão da energia solar (ϵ) em fotoassimilados, a Figura 11 mostra que ϵ aumenta com a redução do nível de luz. Tal aumento da eficiência está de acordo com as observações de BONNER (3) e LOOMIS e WILLIAMS (17). A ϵ máxima foi de 10,6%, sob o menor nível de luz (30%), registrado em torno do 60.^º dia após a emergência. Os valores médios de ϵ foram de 1,2, 1,7 e 2,7%, em ordem decrescente de densidade do fluxo radiante, durante todo o ciclo da cultura.

O problema é que, além de ser maior a eficiência sob baixos níveis de luz, o feijoeiro é uma planta de metabolismo fotossintético C_3 , logo, ineficiente em relação as C_4 , de modo que apresenta baixo ponto de saturação luminoso (aproximadamente 1/3 da luz solar máxima), ponto de compensação de CO_2 elevado e taxa fotossintética menor que as C_4 .

A eficiência, em todos os tratamentos, embora sempre maior com 70% de re-

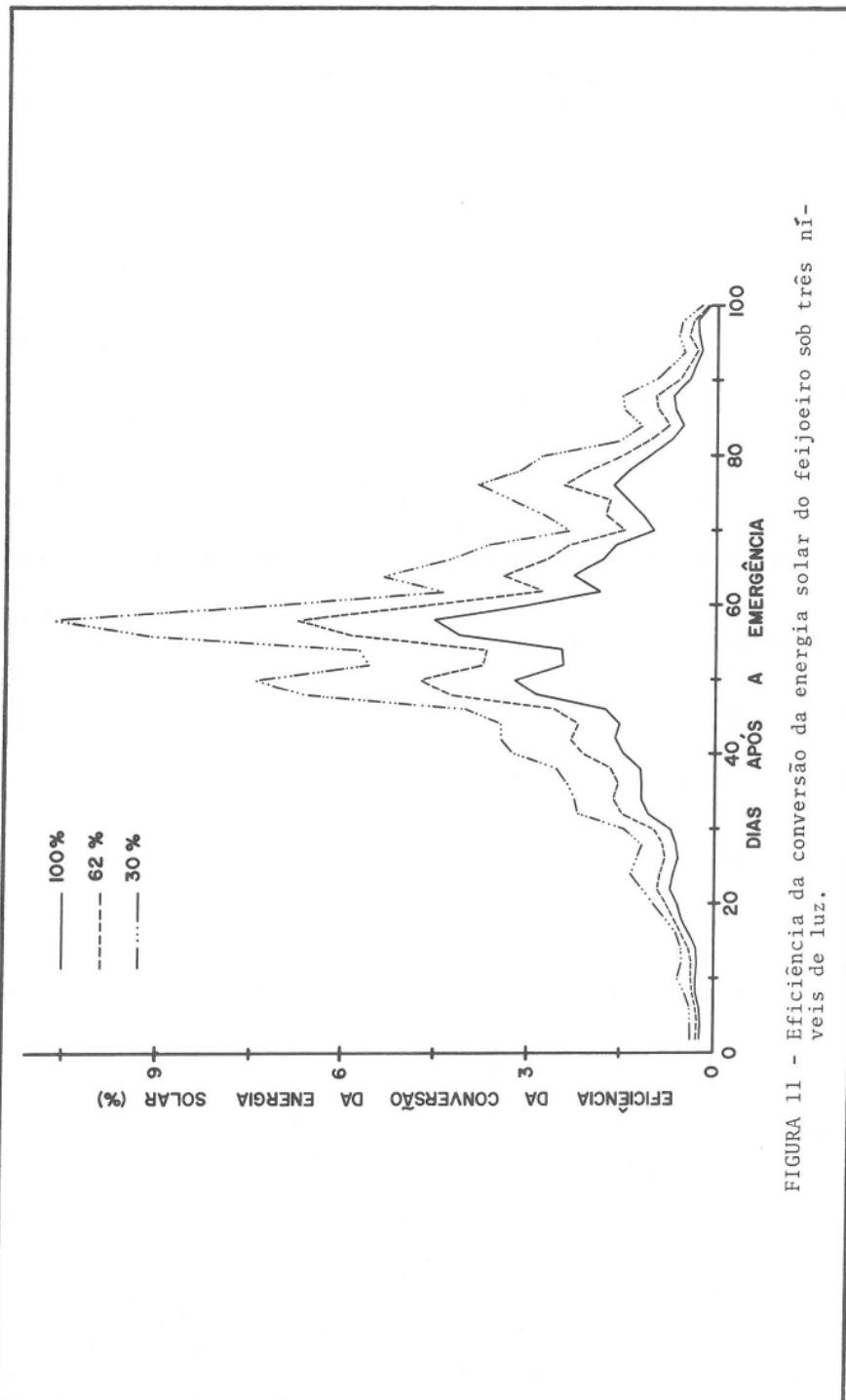


FIGURA 11 - Eficiência da conversão da energia solar do feijoeiro sob três níveis de luz.

dução, depois 38% e 0%, aumentou até 58 dias da emergência; a partir daí começou a declinar, pelas razões já expostas, ou seja, o metabolismo vai sendo alterado, as taxas de degradação trofofilar superam as de síntese e a eficiência do aparato fotossintético vai declinando à medida que o sistema biológico vegetal envelhece.

4. RESUMO

O crescimento e a eficiência na conversão da energia solar, sob três níveis de radiação solar incidente (100, 62 e 30%), foram estudados em feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), cv. Negrito 897, cultivado em casa de vegetação. As colheitas de material foram realizadas a intervalos regulares de 10 dias. As taxas máximas de produção de matéria seca total foram de 0,64, 0,85 e 0,92 g.vaso⁻¹. dia⁻¹, em ordem crescente de densidade de fluxo radiante, tendo sido registradas no 50.^º dia após a emergência, em todos os tratamentos. As diferenças entre as taxas de produção de matéria seca total foram devidas, principalmente, aos valores da taxa assimilatória líquida. Ao inverso da área foliar, a taxa assimilatória líquida aumentou com o decréscimo do sombreamento. Os valores máximos de área foliar foram de 15,6, 20,6 e 24,5 dm². Vaso⁻¹, em ordem crescente de nível de radiação, obtidos em torno do 60.^º dia após a emergência. A taxa de crescimento relativo e a razão de área foliar apresentaram decréscimo acentuado à medida que as plantas envelheceram. A razão de área foliar aumentou com a redução nos níveis de luz. Essas diferenças foram devidas, principalmente, aos valores da área foliar específica, pois, praticamente, os níveis de densidade de fluxo radiante não influenciaram a razão de peso foliar. A eficiência máxima da conversão da energia solar foi de 10,6%, para 70% de redução da radiação. Os valores da eficiência média de conversão da energia solar durante todo o ciclo da cultura foram de 1,2, 1,7 e 2,7%, em ordem decrescente de densidade do fluxo de luz. Houve mudança no hábito de crescimento das plantas submetidas a sombreamento, que passaram do tipo II para o tipo III. O feijoeiro mostrou grande plasticidade de adaptação às condições ambientes.

5. SUMMARY

Growth analysis and evaluation of solar energy efficiency were carried out with common bean (*Phaseolus vulgaris* L), variety Negrito 897, under three light levels (30, 62 and 100% of sunlight) in the greenhouse. The plants were harvested at 10-day intervals. Maximum rates of dry matter production were 0.64, 0.85 and 0.92 g.pot⁻¹. day⁻¹, in order of increasing light level. These were recorded 50 days after emergence for all treatments. Differences in dry matter production rates at the three light levels were due mainly to the values of the net assimilation rate which decreased, while leaf area increased, as light decreased. Maximum leaf area for each treatment was 15.6, 20.6 and 24.5 dm². pot⁻¹, in order of decreasing light level. The relative growth rate and leaf area ratio decreased as a curvilinear function of plant age. Shading increased leaf area ratio, and this was due to the values assumed by specific leaf area which was markedly enlarged by shading. Maximum efficiency of solar energy conversion was 10.6% for shaded plants (70% of light cut off). The average efficiency of solar energy conversion throughout the entire crop cycle was 1.2, 1.7 and 2.7% for the 100, 62 and 30% light treatments, respectively. Plant growth habit changed from type II to type III by shading. Bean

plants showed a high plasticity and great ability to change canopy structure in response to environment.

6. LITERATURA CITADA

1. ALVIM, R. & ALVIM, P. de T. Efeito da densidade de plantio no aproveitamento da energia luminosa pelo milho (*Zea mays*) e pelo feijão (*Phaseolus vulgaris*), em culturas exclusivas e consorciadas. *Turrialba* 19:389-393. 1969.
2. BJÖRKMAN, O., BOARDMAN, N.K., ANDERSON, J.M., THORNE, S. W., GOODCHILD, D.J. & PYLIOTIS, N.A. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure. *Carnegie Institute Year Book* 71: 115-135. 1972.
3. BONNER, J. The upper limit of crop yield. *Science* 137:11-15. 1962.
4. BOTTELIER, H.P. *Ageratum houstonianum* Mill. as test object for growth substances. I. The relation between the epinastic curving for the leaf petioles and the concentration of indoleacetic acid and the effect of light thereon. *Ann. Bogoriensis* 1: 185-200. 1954.
5. BOWES, G., OGREN, W.L. & HAGEMAM, R.H. Light saturation, photosynthesis rate, RUDP carboxilase activity, and specific leaf weight in soybeans grown under different light intensities. *Crop Sci.* 12: 77-79. 1972.
6. BRANDES, D., MAESTRI, M., VIEIRA, C. & GOMES, F.R. Efeitos da população de plantas e da época de plantio do crescimento do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) III. Intercepção de luz e eficiência de conversão de energia solar. *Experientiae*, 15: 23-30. 1973.
7. BURNSIDE, C.A. & BÖHNING, R. H. The effect of prolonged shading on the light saturation on curves of apparent photosynthesis in sun plants. *Plant Physiol.* 32:61-63. 1957.
8. CIAT. *Annual report 1977*. Cali, Colombia, Centro Int. Agric. Trop., 1978 p.B93.
9. CROOKSTSON, R.K., THEARNE, K.J., LUDFORD, P. & OZBUN, J.L. Response of beans of shading. *Crop. Sci.* 15:412-416. 1975.
10. DE WIT, C.T., BROUWER, R. & PENNING DE VRIES, F.W.T. The simulation of photosynthetic systems. In: SETLIK, I. (ed). *The prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Wageningen, Proc. IBP/PP Tech. Meet. Trebon. Pudoc. 1970. p.47-70.
11. EARLEY, E.B., MILLER, R.J., REICHERT, G.L., HAGEMAM, R. H. & SEIF, R.D. Effects of shade on maize production under field conditions. *Crop Sci.* 6:1-7. 1966.
12. HESKETH, J.D., BAKER, D.N. & DUNCAN, W.G. Simulation of growth and yield in cotton: respiration and carbon balance. *Crop Sci.* 11:394-398. 1971.

13. HUNT, W.F. & LOOMIS, R.S. Respiration modeling and hypothesis testing with a dynamic model of sugar beet growth. *Ann. Bot.* 44: 5-17. 1979.
14. JANKIEWICZ, L.C., SZPUNAR, H., BARANSKA, R., RUMPLOWA, R. & FIUTOWSKA, K. The use of auxin to widen crotch angles in young apple trees. *Acta Agrobot.* 10:151-159. 1961.
15. KVÉT, J., ONDOCK, J.P., NEČAS, J. & JARVIS, P.G. Methods of growth analysis. In: SESTAK, Z., CATSKY, J. & JARVIS, P.G. (eds.). *Plant photosynthetic production. Manual of methods.* The Hague, Dr. W. Junk N.V. Publishers 1971. p 343-391.
16. LEIKE, K. & von GUTTENBERG, H. Über die Bedeutung des Auxins für die epinastische Bewegung plagiotroper Seitensprosse. *Die Naturwiss.* 48:604-605. 1961.
17. LOOMIS, R.S. & WILLIAMS, W.A. Maximum crop productivity: An estimate. *Crop Sci.* 67-72. 1975.
18. LUDLOW, M.M. & WILSON, G.L. Photosynthesis of tropical pastures plants. II. Temperature and illuminance history. *Aust. J. Biol. Sci.* 24: 1065-1075. 1971.
19. MAGALHÃES, A.C. & MONTOJOS, J.C. Effect of solar radiation on the growth parameters and yield of two varieties of common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Turrialba* 21: 165-168. 1971.
20. MAGALHÃES, A.C., MONTOJOS, J.C. & MIYASAKA, S. Effect of dry organic matter on growth and yield of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Expl. Agric.* 7:137-143. 1971.
21. McCREE, K.J. & TROUGHTON, J.H. Prediction of growth rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration rates. *Plant Physiol.* 41:559-566. 1966.
22. McCREE, K.J. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: SETLIK, I. (ed). *Prediction and measurement of photosynthetic productivity.* Wageningen, PUDOC. 1970. p. 221-229.
23. MILTHORPE, F.L. The relative importance of the different stages of leaf growth in determining the resultant area. In: MILTHORPE, F.L. (ed). *The growth of leaves.* London, Butterworths Scientific Publications. 1956. p. 141-150.
24. PALMER, J.H. & PHILLIPS, I.D.J. The effect of the terminal bud, indolacetic acid, and nitrogen supply on the growth and orientation of the petiole of *Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.* 16:572-584. 1963.
25. PALMER, J.H. Comparative study of the effects of applied indolacetic acid and horizontal orientation of the primary shoot upon internode extension and petiole orientation in *Helianthus annuus*, and the modifying influence of gibberellic acid. *Planta* 61:283-297. 1964.

26. PALMER, J.H. Roles of ethylene and indol-3-y1 — acetic acid in petiole epinasty in *Helianthus annuus* and the modifying influence of gibberellic acid. *J. Exp. Bot.* 23:733-743. 1972.
27. PENNING DE VRIES, F.W.T. Respiration and growth. In: REES, A.R., COCKSHULL, K.E., HAND, D.W. & HURD, R.G. (eds). *Processes in controlled environments*. London, Academic Press, 1972. p. 327-347.
28. PENNING DE VRIES, F.W.T. The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* 39:77-92. 1975.
29. PENNING DE VRIES, F.W.T. Use of assimilates in higher plants. In: COOPER, J. P. (ed.). *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1975. p. 459-480.
30. PIMENTEL GOMES, F. *Curso de Estatística Experimental*. 4.^a edição. Piracicaba. ESALQ, 1970. p. 299-308.
31. RADFORD, P.J. Growth analysis formulae. Their use and abuse. *Crop Sci.* 7:171-175. 1967.
32. RICHARDS, F.J. The quantitative analysis of growth. In: STEWARD, F.C. (ed). *Plant physiology. A treatise*. New York, Academic Press, 1969. p. 3-76.
33. SCHMIDT, W.H. & COLVILLE, W.L. Yield and yield components of *Zea mays* L. as influenced by artificially induced shade. *Crop Sci.* 7: 137-140. 1967.
34. SHIBLES, R.M. & WEBER, C.R. Leaf area, solar radiation and dry matter production by soybeans. *Crop Sci.* 5:575-577. 1965.
35. SHIBLES, R.M. & WEBER, C.R. Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns. *Crop Sci.* 6:55-59. 1966.
36. SING, M., OGREM, W.L. & WIDHOLM, J.M. Photosynthetic characteristics of several C₃ and C₄ plant species grown under different light intensities. *Crop Sci.* 14: 563-566. 1974.
37. STOY, U. The translocation of C¹⁴ labelled photosynthetic products from the leaf to the ear in wheat. *Physiol. Plant.* 16:851-866. 1963.
38. TRANG, K.M. & GIDDENS, J. Shading and temperature as environmental factors affecting growth, nodulation, and symbiotic N₂ fixation by soybeans. *Agron. J.* 72:305-308. 1980.
39. WAHUA, T.A.T. & MILLER, D.A. Effects of shading on the N₂-fixation, yield, and plant composition of field-grown soybeans. *Agron. J.* 70:387-392. 1978.
40. WALLACE, D.H. & MUNGER, H.M. Studies of the physiological basis for yield differences. I. Growth analysis of six dry bean varieties. *Crop Sci.* 5:343-348. 1965.

41. WALLACE, D.H. & MUNGER, H.M. Studies of the physiological basis for yield differences. II. Variations in dry matter distribution among aerial organs for several dry bean varieties. *Crop. Sci.* 6:503-507. 1966.
42. WATSON, D.J. The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.* 4:101-145. 1952.
43. WATSON, D.J. The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Ann. Bot. (n.s.)* 22: 37-54. 1958.
44. WILLIAMS, R.F. The physiology of plant growth with special reference to the concept of net assimilation rate. *Ann. Bot.* 10:41-72. 1946.
45. WONG, C.C. & WILSON, J.R. Effects of shading on the growth and nitrogen content of green panic and siratro in pure and mixed swards defoliated at two frequencies. *Aust. J. Agric. Res.* 31:269-285. 1980.
46. YAMAGUCHI, J. Respiration and the growth efficiency in relation to crop productivity. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.* 59:59-129. 1978.