

CRESCIMENTO E CONVERSÃO DA ENERGIA SOLAR DE *AZOLLA* SPP. CULTIVADA EM QUATRO DENSIDADES DO FLUXO RADIANTE¹

EDSON FERREIRA DE CARVALHO² e NEI FERNANDES LOPES³

RESUMO - O experimento foi conduzido com objetivo de analisar os efeitos da densidade do fluxo radiante (30, 50, 70 e 100% da radiação solar incidente) sobre o crescimento, eficiência de conversão da energia solar em três espécies de *Azolla* (*A. caroliniana*, *A. microphylla* e *A. pinnata*). A luz, solar plena, a *A. microphylla* apresentou maiores taxas de produção de matéria seca, crescimento relativo, assimilatória líquida, e eficiência de conversão da energia solar que *A. caroliniana*. A espécie *A. pinnata* apresentou valores mínimos dessas características de crescimento a luz solar plena e máxima a 50% da radiação solar incidente.

Termos para indexação: análise de crescimento, eficiência de conversão da energia solar, níveis de luz.

GROWTH AND SOLAR ENERGY CONVERSION IN *AZOLLA* SPP. GROWN UNDER FOUR SOLAR RADIATION LEVELS

ABSTRACT - Growth and efficiency of solar energy conversion were studied in three *Azolla* species (*A. caroliniana*, *A. microphylla* and *A. pinnata*) grown under four levels (30, 50, 70 and 100%) of solar radiation incidence under out door conditions. Under full sunlight, *A. microphylla* showed higher crop growth rate, relative growth rate, net assimilation rate and efficiency of solar energy conversion than *A. caroliniana*. *A. pinnata* exhibited minimal values of these growth characteristics under full exposure and maximal values at 50% of sunlight.

Index terms: growth analysis, efficiency of solar energy conversion, light levels.

INTRODUÇÃO

As espécies de *Azolla* comportam-se diferentemente quanto às exigências de luz, podendo ser cultivadas em monocultivo, antes do plantio do arroz, em consorciação com a cultura do arroz ou na combinação desses dois sistemas de cultivo. No sistema de monocultivo, a espécie cultivada deve ser tolerante à luz solar plena, enquanto no sistema consorciado deve ser tolerante ao sombreamento exercido pelas plantas de arroz.

Em condições de lavoura, dependendo da densidade populacional e do estágio de crescimento do arroz, sombreamento de 25 a 50% pode ocorrer

sem interferência na taxa fotossintética e na fixação do dinitrogênio. Entretanto, o crescimento e fixação de N₂ da associação *Azolla-Anabaena* em relação à densidade do fluxo radiante varia com a espécie.

Em condições controladas, a taxa de crescimento relativo e a atividade da nitrogenase de *A. filiculoides* são máximas a 50% de luz incidente (≈ 40 klux), enquanto para *A. caroliniana* 5 klux são suficientes para a fixação de N₂ máxima (Becking, 1979; Lumpkin & Plucknett, 1982).

É de suma importância saber se uma espécie de *Azolla* pode ser cultivada em monocultivo, consorciada, ou em ambos os sistemas, ou, ainda, se existem espécies adaptadas a cada sistema, bem como a causa da adaptabilidade a ambientes ensolarados e sombreados.

O objetivo deste trabalho foi analisar o efeito da densidade do fluxo radiante sobre o crescimento e a eficiência de conversão da energia solar em espécies de *Azolla*.

¹ Aceito para publicação em 31 de agosto de 1993.

² Eng. - Agr., D.Sc., Prof. - Titular, Dep. de Ciências Agrárias, Univ. Fed. do Acre, CEP 69900 Rio Branco, AC.

³ Eng. - Agr., Ph.D., Prof. - Adjunto, Bolsista do CNPq, Dep. de Biol. Veg., Univ. Fed. de Viçosa, CEP 36570 Viçosa, MG.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em condições de ambiente normal, conforme descrição prévia de Carvalho & Lopes (1994).

O delineamento experimental foi o de blocos ao acaso, em parcelas subdivididas, com três repetições. Cada parcela correspondia a uma época de coleta do material vegetal, que era constituída de três subparcelas, correspondentes às espécies de *Azolla* (*A. caroliniana*, *A. microphylla*, *A. pinnata*). Cada subparcela era formada por quatro subsubparcelas correspondentes aos níveis de 30, 50, 70 e 100% de radiação solar incidente.

As coletas foram efetuadas a intervalos regulares de quatro dias, num total de sete coletas, sendo a primeira realizada quatro dias após a inoculação.

A área foliar (A_f) da *Azolla* foi determinada medindo-se a superfície da bandeja coberta pela camada de *Azolla*. A matéria seca (W_t) da *Azolla* foi obtida em estufa de ventilação forçada, à temperatura de 75°C, até peso constante.

A partir dos dados primários de W_t e A_f foram efetuadas análises de variância e de regressão. Curvas de crescimento foram ajustadas aos dados primários de matéria seca total por meio de um programa interativo, para minimizar a variância residual. A equação logística empregada foi $W_t = W_m / (1 + Be^{-Ct})$, sendo W_m a estimativa assintótica do crescimento máximo, B e C constantes de ajustamento e t o tempo, em dias. Os dados de A_f foram melhor ajustados em função do tempo (t) pelo modelo potencial, $A_f = Bt^C$, em que B e C são constantes de ajustamento.

Os ajustes das curvas de crescimento, a taxa de produção de matéria seca (C_1), a taxa de crescimento relativo (R_w), a taxa de crescimento relativo foliar (R_A), a taxa assimilatória líquida (E_A) e a razão de área foliar (F_A) foram determinados pelo método descrito por Radford (1967) e Richards (1969).

A eficiência de conversão da energia solar (ξ) foi determinada pela equação $\xi = (100 \times C_1 \times \delta) / Ra$, na qual Ra representa o valor médio diário da radiação solar incidente, em $\text{cal.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$, registrada nos quatro dias anteriores ao C_1 correspondente. O valor calorífico (δ) utilizado foi determinado por meio de bomba calorimétrica em amostras dos quatro tratamentos, para as três espécies de *Azolla*. Como a diferença entre os valores determinados para os tratamentos e as espécies não foi significativa, utilizou-se o valor calorífico médio de $3782 \pm 113 \text{ cal.g}^{-1}$. A radiação solar total incidente foi obtida, no próprio local do experimento, com um solariômetro kipp-zonen.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O acúmulo de matéria seca total (W_t) das três espécies de *Azolla* apresentou tendência logística sob todos os níveis de radiação (Fig. 1), confirmando os resultados obtidos por vários autores (Lumpkin & Plucknett, 1982; Van Hove et al., 1983; Van Hove & Lopez, 1983).

O crescimento da *Azolla* apresentou três fases distintas: Inicialmente, uma fase lenta, até o quarto dia após a inoculação, provavelmente em razão da diminuta superfície de interceptação de energia solar, em consequência da pequena quantidade de inóculo. Uma segunda fase foi caracterizada por um crescimento acelerado, até o momento em que a população de *Azolla* cobriu a totalidade da superfície da solução nutritiva. Finalmente, uma terceira fase, onde o crescimento voltou a ser lento,

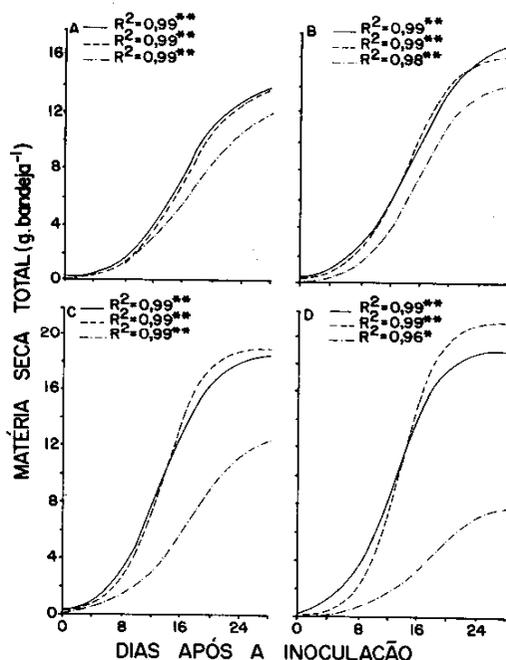


FIG. 1. Matéria seca total de *A. caroliniana* (—), *A. microphylla* (---) e *A. pinnata* (-.-.-), cultivadas em quatro níveis de radiação solar incidente (A = 30, B = 50, C = 70 e D = 100%). * e ** Significativos a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente.

com tendência assintótica. Geralmente, a taxa de crescimento acelerado da *Azolla* é alcançada após cinco dias, e continua além de 12 dias, até preencher todo o espaço disponível, observando-se camadas superiores a 2 cm de espessura, existindo uma terceira fase, caracterizada por crescimento estacionário e pequeno declínio de crescimento (Holst & Yopp, 1979).

Nas espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla*, cultivadas nos níveis de 70 e 100% de luz, a fase de crescimento acelerado teve menor duração, em consequência, provavelmente, da maior radiação solar incidente e da maior taxa fotossintética (Fig. 1-CD).

A fase exponencial de crescimento da *Azolla* é caracterizada pelo tempo requerido para duplicação de sua fitomassa. O tempo pode ser constante durante toda a fase exponencial, dependendo das condições de cultivo. Em condições adequadas, o tempo de duplicação é inferior a 48 horas. Entretanto, em condições de campo, é mais frequente um período de dez dias. A duração total da fase de crescimento exponencial depende da relação entre quantidade de inóculo inicial e superfície de crescimento disponível. Essa fase termina quando a densidade populacional corresponde a uma superfície de cobertura pouco superior a 100% (Lumpkin & Plucknett, 1982; Van Hove et al., 1983).

A terceira fase de crescimento indica o aparecimento progressivo de um fator limitante, no caso a superfície disponível para crescimento. A partir dessa fase, o crescimento diminuiu gradativamente, em razão de as plantas situadas na superfície superior das camadas de *Azolla* apresentarem sintomas de deficiência nutricional, uma vez que as raízes dificilmente atravessam as camadas superpostas de *Azolla*, enquanto situadas nas camadas inferiores recebem cada vez menos luz.

A produção de matéria seca total (W_t) das espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* aumentou com o incremento da DFRS, alcançando valores máximos a 100% e mínimos a 30% de luz. Já a *A. pinnata* alcançou o valor máximo de produção em 50% de radiação e o mínimo a 100%, sendo que os valores obtidos a 30 e a 70% foram semelhantes (Fig. 1). Tais resultados mostram que existem

diferenças entre as espécies de *Azolla* quanto à adaptação às condições de luz e sombra.

Nos quatro níveis de luz, as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* foram mais produtivas que a *A. pinnata*. Essa superioridade tornou-se mais evidente à medida que aumentaram os níveis de luz (Fig. 1).

Dentro dos níveis de 30, 50 e 70% de luz (Fig. 1-ABC), as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* apresentaram valores de produção de matéria seca semelhantes, porém superiores aos de *A. pinnata*. Dentro do nível de 100% de luz (Fig. 1-D), a espécie *A. microphylla* apresentou, inicialmente, menor produção de matéria seca do que a *A. caroliniana*, para em seguida, no meio do período experimental, ultrapassá-la, revelando-se a espécie mais adaptada, em termos de produção de matéria seca, a altas DFRS, vindo a seguir a *A. caroliniana*. A espécie *A. pinnata* mostrou-se a menos eficiente, fotossinteticamente, a altas DFRS, com grandes decréscimos na produção de W_t .

A redução de W_t com a diminuição da DFRS da espécie *A. caroliniana* e *A. microphylla* foi consequência, provavelmente, da redução da disponibilidade de energia a níveis infra-ótimos para a população de plantas manter alta atividade fotossintética, em razão de a *Azolla* formar camadas multiestratificadas, fazendo com que as plantas das camadas inferiores, além do sombreamento promovido pelas telas, fossem ainda auto-sombreadas pelas camadas superpostas. A *Azolla* pode formar quatro camadas de plantas sobrepostas (Van Hove & Lopez, 1983). Isso evidencia que não só o sombreamento promovido pelas telas, mas também que o auto-sombreamento exercido pelas camadas de *Azolla* reduziu significativamente a disponibilidade de energia, o que é comprovado pela redução das taxas de crescimento relativo (R_w) e assimilatória líquida (E_A).

O incremento de W_t das espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* foi com o aumento da DFRS, resultante, possivelmente, da maior adaptação dessas espécies a condições de maior DFRS, aliado ao menor auto-sombreamento. Mesmo havendo maior interceptação de luz na superfície da camada de *Azolla*, ainda uma parte dessa radiação

pode ter sido aproveitada pelas plantas dos estratos inferiores. É admissível também a hipótese de que essas duas espécies apresentam adaptação a maior densidade do fluxo radiante, por aumentarem as irradiâncias de compensação e de saturação. Sabe-se que os níveis necessários para a saturação luminosa podem mudar para a mesma espécie, se esta for cultivada em diferentes densidades de fluxo radiante. Já a espécie *A. pinnata* mostrou não se adaptar a altas DFRS, apresentando produtividade ótima de matéria seca a 50% da DFRS incidente, sugerindo que esta espécie possui baixas irradiâncias de compensação e de saturação.

Azolla é considerada uma planta de sombra, crescendo melhor a 50% da DFRS máxima (60 klux) e não tolerando a luz solar plena. Pelos resultados anteriores, observa-se que apenas a espécie *A. pinnata* apresentou esse comportamento; já as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* exibiram comportamento oposto, isto é, cresceram mais à luz solar plena. Tudo indica que a adaptação das espécies de *Azolla* à luz e à sombra é influenciada pelo genótipo, pela região de origem e pelas condições ambientais.

As espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* são originárias das Américas (regiões tropicais), e a *A. pinnata*, da Ásia. As duas primeiras espécies são classificadas botanicamente dentro da Seção Euazolla e a *A. pinnata* na Seção Rhizosperma. Como as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* são da mesma região de origem e geneticamente mais próximas que a *A. pinnata*, pode-se afirmar que, nas condições de Viçosa, a *A. pinnata* foi a menos adaptada.

Estudos anteriores com *A. filiculoides* (Ahmad, 1941; Moore, 1969; Ashton & Walmsley, 1976), *A. mexicana* (Holst & Yopp, 1979) e *A. pinnata* (Watanabe et al., 1977) indicaram que essa Pteridófito cresce mais em condições reduzidas de luminosidade e temperatura, não excedendo a 30°C.

A reação da *A. pinnata* à luz é influenciada pela aplicação de P. Em concentração de 20 ppm de P, a *Azolla* é capaz de tolerar alta DFRS e exibir bom crescimento à luz solar plena (Tung & Shen, 1981). O P parece exercer grande influência na adaptação das espécies de *Azolla* a elevadas

DFRS. Como o P encontra-se em baixa concentração na água de irrigação, torna-se o fator mais limitante, impedindo que certas espécies expressem o potencial genético, e diminuindo a tolerância à luz solar plena, como evidenciam os resultados obtidos neste estudo, confirmando os relatos por Tung & Shen (1981).

A curva da taxa de produção de matéria seca (Ct) apresenta ponto de máximo em torno do qual as variações são mínimas. Esse período de crescimento ótimo corresponde à fase linear da curva de crescimento (Fig. 2). Assim, com o objetivo de produzir o máximo em um mínimo de tempo, é necessário manter o cultivo da *Azolla* durante o período de crescimento linear, fase que situa em torno do topo da curva de produtividade. A duração do cultivo nessa fase dependerá de fatores econômicos locais e de fatores ambientais (Van Hove et al., 1983).

O sombreamento reduziu significativamente a Ct de *A. caroliniana* e *A. microphylla*. Esse decréscimo de C_t decorreu das reduções observadas

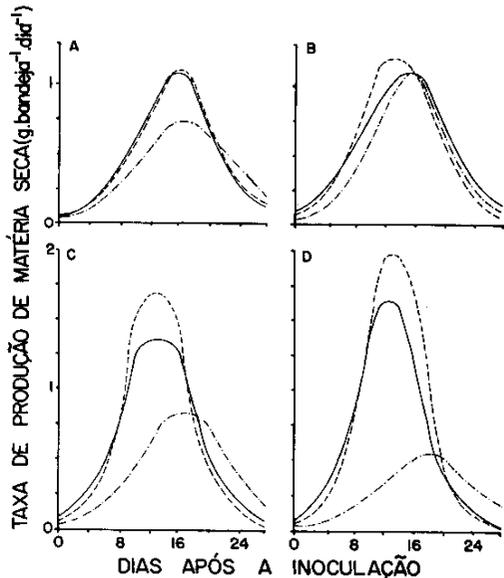


FIG. 2. Taxa de produção de matéria seca de *A. caroliniana* (—), *A. microphylla* (---) e *A. pinnata* (- . - . -), cultivadas em quatro níveis de radiação solar incidente (A = 30, B = 50, C = 70 e D = 100%).

em E_A e de uma diminuta influência de A_p , visto que as plantas sombreadas demoraram um pouco mais a cobrir toda a superfície das bandejas. Como C_1 pode ser expresso pelo produto de A_r por E_A , E_A contribuiu predominantemente para a determinação de C_1 , nesse experimento. *A. pinnata* alcançou valor máximo de C_1 a 50% da DFRS, e mínimo a 100%, sendo que os valores obtidos a 30 e a 70% da DFRS foram semelhantes (Fig. 2).

Nos quatro níveis de DFRS, as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* apresentaram maiores valores de C_1 do que *A. pinnata*, sendo esta diferença mais significativa a 100, 70, 50 e 30%, em ordem decrescente (Fig. 2).

À medida que aumentaram os níveis de DFRS, diminuiu o tempo para *A. caroliniana* e *A. microphylla* alcançarem C_1 máximos. Já *A. pinnata* alcançou C_1 máximo em menor tempo a 50% da DFRS, e o valor mínimo em maior período de tempo a 100%, prolongando o ciclo e evidenciando baixa adaptação à luz solar plena. A tendência geral observada para as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* sombreadas foi o retardamento nas taxas máximas de C_1 .

Nos níveis de 30 e 50% de DFRS (Fig. 2-AB), houve menor variação dos valores de C_1 entre as três espécies que a 70 e 100% de DFRS (Fig. 2-CD). Nestes dois últimos níveis, a *A. microphylla* apresentou maiores valores máximos de C_1 que a *A. caroliniana*, e estas duas com valores de C_1 superiores aos da *A. pinnata*. Isso indica que houve melhor desempenho da *A. microphylla* à luz solar plena, vindo, a seguir, a *A. caroliniana*, e, por último, a *A. pinnata*.

O desempenho de um ecótipo de *Azolla*, expresso em taxa de crescimento relativo (R_w) em dada condição ecológica é, provavelmente, o mais importante critério para a seleção de uma espécie ou variedade como adubo verde (Lumpkin & Bartholomew, 1986).

As curvas de R_w apresentaram valores decrescentes da inoculação das plantas até a colheita final (Fig. 3). Inicialmente, houve rápido declínio de R_w , para, em seguida, entrar numa fase mais lenta de declínio, porém com valores bastante diminutos. Esse comportamento parece ser típico de plantas de ciclo curto. Dados relatados por Ashton (1974) mostram que a densidade de plan-

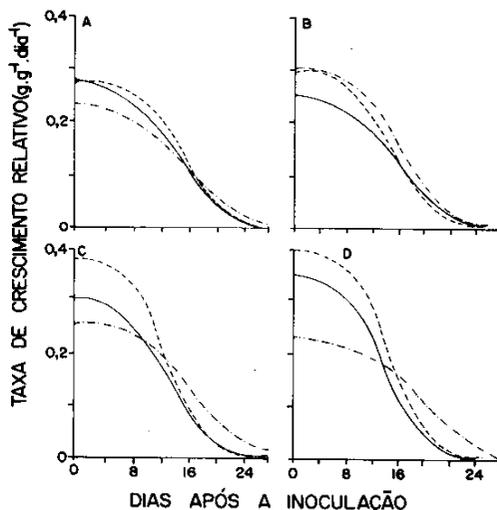


FIG. 3. Taxa de crescimento relativo de *A. caroliniana* (—), *A. microphylla* (---) e *A. pinnata* (- . - .), cultivadas em quatro níveis de radiação solar incidente (A = 30, B = 50, C = 70 e D = 100%).

tas influencia significativamente R_w . Quando as plantas se sobrepuseram em camadas, R_w decresceu de 0,23 g.g⁻¹.dia⁻¹, na fase de crescimento exponencial, para 0,032 g.g⁻¹.dia⁻¹, na fase de crescimento limitante, o que confirma os dados obtidos neste experimento.

A 100% de DFRS (Fig. 3-D), os valores de R_w das três espécies apresentaram tendência semelhante a 70%, variando apenas a amplitude das diferenças. A 70%, a diferença entre *A. microphylla* e *A. caroliniana* foi maior que a 100%, e a diferença entre estas duas e *A. pinnata* foi bem maior a 100% que a 70%, evidenciando maior adaptabilidade da *A. microphylla* à luz solar plena do que *A. caroliniana*, e esta, maior que *A. pinnata*. Taxas máximas de R_w registradas pelas espécies de *Azolla* diferem consideravelmente. Os valores máximos de R_w , segundo Becking (1979), para as espécies *A. caroliniana*, *A. filiculoides*, *A. mexicana* e *A. pinnata* var. *imbricata*, foram 0,413; 0,239; 0,248 e 0,334 g.g⁻¹.dia⁻¹, respectivamente.

A *Azolla* reproduz-se vegetativamente por fragmentação e possui potencial para manter uma taxa de crescimento exponencial em condições

ótimas. Peters et al. (1980) obtiveram valores de R_w de 0,36 a 0,39 $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$, em condições de laboratório, usando quatro espécies de *Azolla*. Talley & Rains (1980) obtiveram valores máximos de R_w de 0,25 a 0,28 $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$, cultivando *A. filiculoides* em casa de vegetação em regime de temperatura 25/15°C e 35/25°C em 500 a 1.000 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Em experimentos conduzidos por Lumpkin & Plucknett (1982) foram obtidos, em recipientes de cerâmica, R_w máximos de 0,26; 0,26; 0,24; 0,25; 0,22; 0,25 e 0,18 $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$, para as espécies *A. caroliniana*, *A. filiculoides*, *A. mexicana*, *A. microphylla*, *A. nilotica* e *A. rubra*, respectivamente.

A produção de matéria seca depende da massa de inóculo inicial, da taxa de crescimento relativo e do período de crescimento. A área fotossintética inicial é determinada pela massa de inóculo inicial. Como a massa de inóculo inicial e o período de crescimento foram os mesmos para as três espécies, a produção subsequente foi, provavelmente, determinada por R_w . Como no início do período experimental a DFRS incidente foi pequena, as plantas sombreadas podem ter sido mais afetadas que as plantas mantidas à luz solar plena (100% de DFRS) e a 70% de iluminação, o que resultou em menores taxas assimilatória líquida (E_A) e de crescimento relativo (R_w), e, conseqüentemente, menor produção de matéria seca (W_t). Portanto, o período inicial de baixa DFRS incidente (Carvalho & Lopes, 1994) pode ter favorecido um rápido crescimento de A_f (Fig. 4) e de W_t (Fig. 1) das plantas menos sombreadas e desfavorecido o crescimento das sombreadas, pois, além do sombreamento exercido pelas telas, houve coincidência de um período de baixa densidade do fluxo radiante.

Os dados de área foliar (A_f) foram mais bem ajustados pelo modelo potencial (Fig. 4). As espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* apresentaram valores semelhantes de A_f nos quatro níveis de DFRS. A_f da *A. pinnata* não diferiu significativamente dessas espécies nos níveis de 30 e 50% de luz; entretanto, foi significativamente inferior nos níveis de 70 e 100%. *A. caroliniana* e *A. microphylla* alcançaram valores de A_f máximos em menor tempo com o incremento do nível de luz, atingidos aos 16, 20 e 24 dias, em ordem decres-

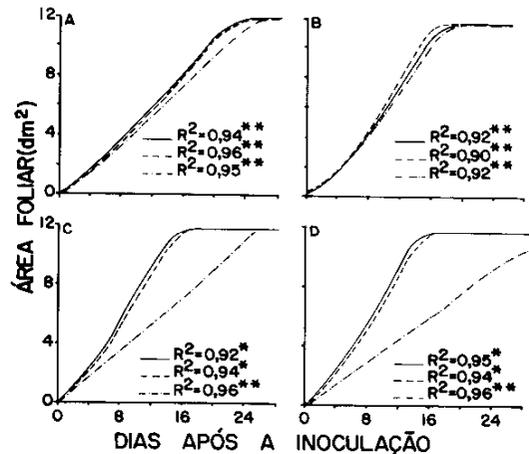


FIG. 4. Área foliar de *A. caroliniana* (—), *A. microphylla* (---) e *A. pinnata* (- . - . -), cultivadas em quatro níveis de radiação solar incidente (A = 30, B = 50, C = 70 e D = 100%). * e ** Significativos a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente.

cente de DFRS, enquanto *A. pinnata* alcançou valores máximos de A_f aos 25, 20, 25 dias, para os níveis de 30, 50 e 70% de DFRS, respectivamente. Normalmente, as plantas sombreadas mostram tendência em expandir a superfície foliar mais rapidamente e para maximizar a interceptação e a absorção da luz disponível, o que sugere uma adaptação a ambiente sombreado. Somente *A. pinnata* apresentou tal comportamento. Ao alcançar o valor de A_f máximo, a população de plantas de *Azolla* cobriu toda a superfície da lâmina de solução nutritiva, passando o espaço disponível a ser um fator limitante, possibilitando apenas o crescimento da *Azolla* em estratos, formando camadas sobrepostas de plantas entrelaçadas. *A. pinnata*, no nível de 100% de luz, não chegou a cobrir toda a superfície da solução, possibilitando o surgimento de algas nessas unidades experimentais, favorecidas pela disponibilidade de nutrientes e luz, estabelecendo, possivelmente, competição por fatores de crescimento, e agravando ainda mais seu desempenho em maior DFRS.

A taxa de crescimento relativo da área foliar (R_A) foi máxima nos primeiros dias após a inoculação, decrescendo até valor zero, ponto no qual

toda a superfície da solução nutritiva encontrava-se coberta (Fig. 5). O maior valor de R_A da *A. pinnata* no final do período experimental, nos níveis de 70 e 100% de luz, deveu-se à existência de espaço disponível nas bandejas, em consequência do menor crescimento dessa espécie nesses níveis de luz. Os maiores valores de R_A alcançados pela *A. caroliniana* e *A. microphylla* foram no nível de 100% de luz. *A. pinnata* alcançou seu maior valor de R_A a 50% de luz e menor a 100%.

A razão de área foliar (F_A) das três espécies de *Azolla* decresceu com a ontogenia das plantas (Fig. 6), confirmando a tendência predita por Hunt & Loomis (1979) para diferentes espécies. A 30% de DFRS (Fig. 6-A), não houve diferenças significativas de F_A entre as três espécies. A diferença de F_A no início do crescimento entre a *A. microphylla* e as outras duas espécies foi em virtude do maior W_t que A_f (Fig. 6-BCD).

Normalmente, a redução de luz aumenta F_A , pois incrementa A_p e, ao mesmo tempo, reduz W_t . Entretanto, os dados obtidos com *Azolla* revelaram tendência contrária, visto que, após a ocupa-

ção de todo o espaço disponível nas bandejas, a superfície assimilatória permaneceu constante, mas a população continuou a multiplicar, aumentando a produção de W_t . Assim, os valores de F_A dessas espécies foram menores à medida que aumentaram os níveis de luz. Isso é uma prova inequívoca de que a *Azolla* multiplica-se em camadas sobrepostas.

As curvas de taxas assimilatórias líquidas (E_A) das três espécies de *Azolla*, nos quatro níveis de DFRS, são apresentadas na Fig. 7. Os maiores valores de E_A (Fig. 7-CD) obtidos pela *A. pinnata* no final do período experimental indicam que ainda havia espaço disponível para as plantas continuarem fotossintetizando e crescendo, não havendo efeito limitante de auto-sombreamento, de nutrientes e nem de espaço. Portanto, essa espécie, além de mostrar menor capacidade fotossintética que as outras duas espécies, apresentou baixíssima eficiência fotossintética nos maiores níveis de DFRS, o que refletiu na taxa de fixação de N_2 e no conteúdo de N (Carvalho & Lopes, 1994), C_t (Fig. 2-CD) R_w (Fig. 3-CD), produção de W_t (Fig. 4-CD) e na eficiência da conversão da energia solar (Fig. 8-CD).

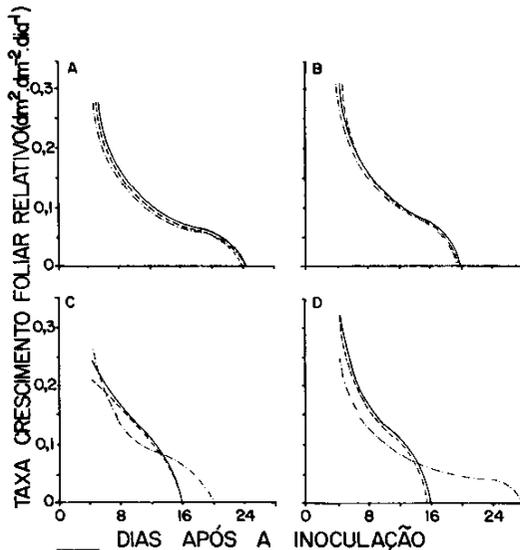


FIG. 5. Taxa de crescimento foliar relativo de *A. caroliniana* (—), *A. microphylla* (---) e *A. pinnata* (-.-.-), cultivadas em quatro níveis de radiação solar incidente (A = 30, B = 50, C = 70 e D = 100%).

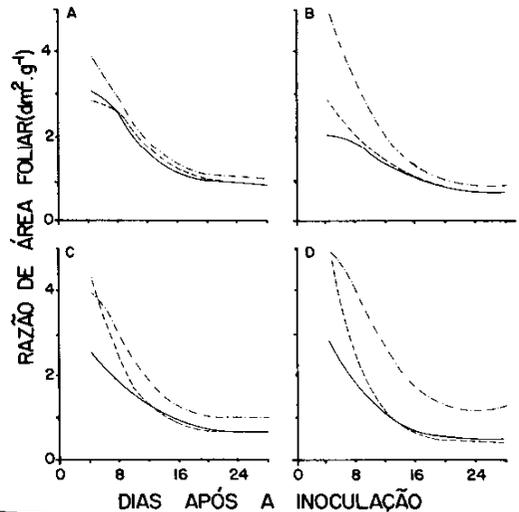


FIG. 6. Razão de área foliar de *A. caroliniana* (—), *A. microphylla* (---) e *A. pinnata* (-.-.-), cultivadas em quatro níveis de radiação solar incidente (A = 30, B = 50, C = 70 e D = 100%).

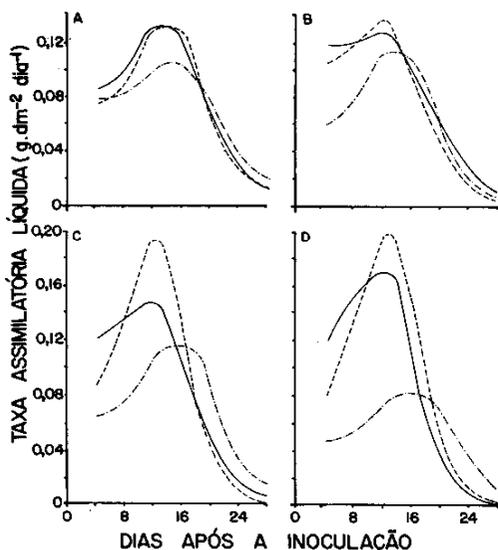


FIG. 7. Taxa assimilatória líquida de *A. caroliniana* (—), *A. microphylla* (---) e *A. pinnata* (-.-.-), cultivadas em quatro níveis de radiação solar incidente (A = 30, B = 50, C = 70 e D = 100%).

À medida que o nível de DFRS aumentou, o tempo para que as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* alcançassem o ponto máximo de E_A diminuiu. *A. pinnata* alcançou E_A máxima em menor tempo a 50% de DFRS e em maior tempo a 100%. E_A durante a fase de crescimento ativo está relacionada linearmente com o logaritmo da densidade do fluxo luminoso (Burnside & Böhning, 1957). A percentagem de interceptação da radiação solar e a taxa de produção de matéria seca aumentam com o desenvolvimento de A_f (Shibles & Weber, 1965).

Verifica-se a tendência de os maiores níveis de radiação solar propiciarem valores superiores de E_A para as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla*. O declínio de E_A em plantas que receberam menor radiação solar é devido, possivelmente, ao aumento do auto-sombreamento exercido pelas camadas sobrepostas de *Azolla*, intensificando ainda mais o sombreamento já exercido pelas telas. Isso indica decréscimos das taxas fotossintéticas líquidas, uma vez que E_A é um índice fisiológico estreitamente relacionado com a fotossíntese

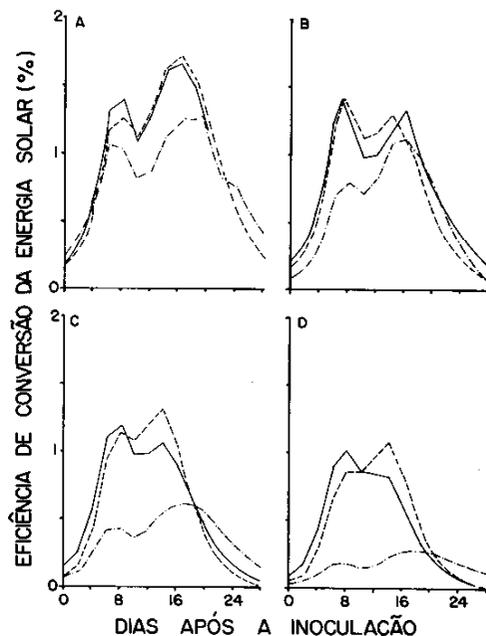


FIG. 8. Eficiência de conversão da energia solar de *A. caroliniana* (—), *A. microphylla* (---) e *A. pinnata* (-.-.-), cultivadas em quatro níveis de radiação solar incidente (A = 30, B = 50, C = 70 e D = 100%).

(Evans, 1972). Segundo Watson (1952), E_A varia mais com a idade da planta do que com o clima, mas foi fortemente reduzido pelo sombreamento. Os resultados demonstram que essas duas espécies apresentaram maior eficiência fotossintética, indicando melhor adaptação a condições de luz solar plena.

A eficiência de conversão da energia solar (ξ) aumentou com a redução da radiação solar (Fig. 8). As curvas de ξ mostraram-se irregulares, possivelmente em razão das grandes oscilações da radiação solar entre os dias na época do ano em que se realizou o experimento. Em todos os níveis de DFRS, *A. pinnata* foi a espécie menos eficiente na conversão da energia solar, enquanto *A. caroliniana* e *A. microphylla* foram as mais eficientes. O declínio de ξ a partir do 16º dia, aproximadamente, sob todos os níveis de radiação solar, provavelmente foi causado pela competição por espaço e nutrientes disponíveis para o crescimento, o que

pode ter acelerado o envelhecimento do sistema biológico das plantas deficientes e, assim, o declínio da eficiência do aparelho fotossintético. Além disso, as plantas localizadas nas camadas inferiores podem ter sofrido alterações no metabolismo de suas folhas, fazendo com que as taxas de degradação fossem maiores que as de síntese.

Nos menores DFRS (Fig. 8-AB), as espécies *A. caroliniana* e *A. microphylla* apresentaram valores semelhantes de ξ e superiores aos da *A. pinnata* até o 16º dia; a partir daí, os valores de ξ das três espécies não sofreram grandes variações. Os valores máximos de ξ foram 1,66; 1,72; 1,28 e 1,39; 1,39; e 1,13%, alcançados aos 16, 16, 19, 8, 8 e 16 dias após a inoculação, para *A. caroliniana*, *A. microphylla* e *A. pinnata*, a 30 e a 50% de DFRS, respectivamente. Nos maiores DFRS (Fig. 8-CD), *A. microphylla* apresentou valores de ξ máximo superiores aos da *A. caroliniana*, que foram significativamente superiores aos da *A. pinnata*. Os menores valores de ξ da *A. pinnata* foram em decorrência dos menores valores de C_i . Os valores máximos de ξ foram: 1,26; 1,31; 0,63 e 1,05; 1,08; 0,29%, alcançados aos 7, 14, 17 e 8, 14, 19 dias após a inoculação, para *A. caroliniana*, *A. microphylla* e *A. pinnata*, a 70 e a 100% de DFRS, respectivamente. Os valores médios de ξ foram 0,94; 0,69; 0,46 e 0,43%, em ordem decrescente de DFRS, durante todo o período experimental.

As plantas, mesmo as mais produtivas, são ineficientes na utilização da energia solar, em razão das limitações causadas pela capacidade do sistema fotossintético, disponibilidade de CO_2 e modo pelo qual a folhagem das plantas aumenta em área e se distribui para o aproveitamento da luz (Loomis & Williams, 1975). Os resultados mostram claramente que *A. caroliniana* e *A. microphylla* apresentam alta capacidade fotossintética e adaptação à luz solar plena, enquanto a *A. pinnata* é muito ineficiente na utilização da energia solar em altos níveis de DFRS (Fig. 8).

CONCLUSÕES

1. À luz solar plena, a *Azolla microphylla* apresentou maiores valores de eficiência de conversão de energia solar, produção de matéria seca, taxas

de crescimento de biomassa, crescimento relativo e assimilatória líquida do que a *Azolla caroliniana*. Enquanto *Azolla pinnata* exibiu valores mínimos desses parâmetros à luz solar plena e máxima a 50% de DFRS.

2. A espécie *A. microphylla* mostrou ser mais adaptada à luz solar plena vindo a seguir a *A. caroliniana*, ao passo que *A. pinnata* foi a que mais se adaptou a sombra (50% da luz solar incidente).

3. A taxa assimilatória líquida foi a característica mais influente na taxa de produção de biomassa.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo suporte financeiro para esta pesquisa.

REFERÊNCIAS

- AHMAD, G. Effect of light intensity and temperature on the growth of *Azolla filiculoides*. *Journal of Indian Botanical Society*, v.20, p.313-326, 1941.
- ASHTON, P.V. The effects of some environmental factors on the growth of *Azolla filiculoides* Lam. In: INSTITUTE FOR ENVIRONMENTAL SCIENCE. *The oranger river progress report*. Boen Foutein; University of the O.F.S., 1974. p.123-138.
- ASHTON, P.V.; WALMSLEY, R.D. El helecho acuático *Azolla* y su simbiote Anabaena. *Endeavour*, v.35, p.39-43, 1976.
- BECKING, J.H. Environmental requirements of *Azolla* for use in tropical rice production. In: IRR. *Nitrogen and rice*. Los Baños, 1979. p.345-374.
- BURNSIDE, C.A.; BÖHNING, R.H. The effect of prolonged shading on the light saturation on curves of apparent photosynthesis in sun plants. *Plant Physiology*, v.32, p.61-63, 1957.
- CARVALHO, E.F. de; LOPES, N.F. Crescimento, pigmentação e fixação de nitrogênio em *Azolla* spp. cultivadas em quatro níveis de densidades do fluxo radiante. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.29, n.2, p.221-236, fev. 1994.

- EVANS, G.C. **The quantitative analysis of plant growth**. Berkeley: University of California Press, 1972. 734p.
- HOLST, R.W.; YOPP, J.H. Studies of the *Azolla-Anabaena* symbiosis using *A. mexicana*. I. Growth in native and laboratory. **American Fern Journal**, v.69, p.17-25, 1979.
- HUNT, W.T.; LOOMIS, R.S. Respiration modeling and hypothesis testing with a dynamic model of sugar beet growth. **Annals of Botany**, v.44, p.5-17, 1979.
- LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. Maximum crop production: an estimate. **Crop Science**, v.3, p.67-72, 1975.
- LUMPKIN, T.A.; BARTHOLOMEW, D.P. Predictive models for the growth response of eight *Azolla* accessions to climatic variables. **Crop Science**, v.26, p.107-111, 1986.
- LUMPKIN, T.A.; PLUCKNETT, D.L. ***Azolla* as green manure**; use and management in crop production. [S.l.]: Boulder Westview Press, 1982. 229p.
- MOORE, A.W. *Azolla*: biology and agronomic significance. **The Botanical Review**, v.35, p.17-35, 1969.
- PETERS, G.A.; TOIA, R.E.; EVANS, W.R.; CHRIST, D.K.; MAYNE, B.C.; POOLE, R.E. Characterization and comparisons of five N₂-fixing *Azolla-Anabaena* associations. I. Optimization on growth conditions for biomass increase and N content in a controlled environment. **Plant and Cell Environment**, v.3, p.261-269, 1980.
- RADFORD, P.J. Growth analysis formulae. Their use and abuse. **Crop Science**, v.7, p.171-175, 1967.
- 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.
- SHIBLES, R.M.; WEBER, C.R. Leaf area, solar radiation and dry matter production by soybeans. **Crop Science**, v.5, p.575-577, 1965.
- TALLEY, S.N.; RAINS, D.W. *Azolla filiculoides* Lam as fallow-season green manure for rice in a temperature climate. **Agronomy Journal**, v.72, p.11-18, 1980.
- TUNG, H.F.; SHEN, T.C. Studies of the *Azolla pinna-ta-Anabaena azollae* symbiosis: growth and nitrogen fixation. **The New Phytologist**, v.87, p.743-749, 1981.
- VAN HOVE, C.; DIARA, H.F.; GODARD, P. ***Azolla* en Afrique de L'ouest**. Louvain-La-Neuve: Oleffe, 1983. 52p.
- VAN HOVE, C.; LOPEZ, F.Y. Fisiologia de *Azolla*. In: CURSO SOBRE LA UTILIZACIÓN DE *AZOLLA* EN LATINO-AMÉRICA TROPICAL. Lima: [s.n.], 1983. 56p.
- WATANABE, I.; ESPINAS, C.R.; BERJA, N.S.; ALI-MAGNO, B.V. **Utilization of the *Azolla-Anabaena* complex as a nitrogen fertilizer for rice**. Los Baños: [s.n.], 1977. 15p. (IRRI Research Paper Series, 11).
- WATSON, D.J. The physiological basis of variation in yield. **Advances in Agronomy**, v.4, p.101-145, 1952.