



Efeito do ambiente luminoso em forrageiras de clima tropical em sistemas silvipastoris

Alyce Raiana Monteiro SANTOS^{1*}, Fagner Junior GOMES², Elen Silma Oliveira Cruz XIMENES³, Wesley Filipe Dutra Ximenes ARAGÃO³, Andréa Carvalho da SILVA³

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências (Energia Nuclear na Agricultura), Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, Brasil.

²Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal e Pastagens, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, Brasil.
(Orcid: 0000-0002-6671-4474)

³Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Mato Grosso, Sinop, MT, Brasil.
(Orcid: 0000-0003-4054-7441; 0000-0003-2341-2019; 0000-0003-2921-3379)

*E-mail: alycemonteiro@usp.br (Orcid: 0000-0002-1049-7597)

Recebido em 28/07/2020; Aceito em 15/09/2020; Publicado em 05/10/2020.

RESUMO: Alterações no ambiente luminoso provocam mudanças adaptativas nas plantas, na tentativa de manter o seu crescimento e desenvolvimento. Objetivou-se com esta revisão investigar e descrever o efeito do ambiente luminoso no crescimento e desenvolvimento de forrageiras de clima tropical em sistemas silvipastoris. A compreensão da influência do ambiente luminoso e, das mudanças biológicas que as diferentes intensidades do sombreamento podem causar nas forrageiras de clima tropical, possibilita fundamentar as alterações metabólicas das respostas das plantas na tentativa de se manterem persistentes em sistemas sombreados. A partir disso, entender quais são os níveis aceitáveis de radiação para que os sistemas de produção sombreados não entrem em colapso é fundamental para que tomadas de decisões sejam realizadas no tempo hábil do ciclo biológico das espécies vegetais. Em sistemas silvipastoris, a redução da luz incidente em forrageiras de clima tropical provoca alterações como aumento da área foliar específica, redução na densidade populacional de perfilhos e na relação raízes: parte aérea da planta. Cada espécie ou cultivar apresenta características adaptativas específicas ao sombreamento com a finalidade de aproveitar os recursos disponíveis em tecidos fotossintéticos e de suporte. No entanto, ainda assim o sombreamento intenso (>40%) afeta negativamente a produção forrageira de acordo com a variabilidade climática.

Palavras-chave: adaptação morfofisiológica; fotossíntese; luz; plantas C4.

Effect of the light environment in tropical climate forages in silvopastoral systems

ABSTRACT: Changes in the light environment cause adaptive changes in plants, to maintain their growth and development. The aim of this review is to investigate and describe the light environment effect on the growth and development of tropical forages in silvopastoral systems. The understanding of the influence of the light environment and the biological changes that different shading intensities can cause in tropical forages, makes it possible to substantiate the metabolic alterations of plant responses to remain persistent in shaded systems. From this, understanding what are the acceptable levels of radiation so that the systems do not collapse is essential for decision-making to be carried out in a timely manner in the plant's biological cycle. In silvopastoral systems, a light incidence reduction on tropical forages causes changes such as an increase in the leaf area index, reduction in the tiller population density, and shoot: root ratio. Each species or cultivar has adaptive characteristics specific to shading to take advantage of the resources available in photosynthetic and support tissue. However, even so, the intense shading (> 40%) negatively affects forage production according to climatic variability.

Keywords: morphophysiological adaptation; photosynthesis; light; C4 plants.

1. INTRODUÇÃO

As plantas que se desenvolvem em regiões de clima tropical, convencionalmente, tem disponibilidade abundante de recursos naturais, como água, temperatura e radiação solar. Tais recursos são essenciais para o crescimento e desenvolvimento das espécies vegetais. Dentre os fatores ambientais disponíveis para as plantas de metabolismo C₄, a radiação solar (quantidade e qualidade) destaca-se como o principal elemento determinante do potencial de crescimento e desenvolvimento, seja em culturas anuais ou perenes

(RIGHI; FOLTRAN, 2018; SANTOS et al., 2018a; GOMES et al., 2020a).

As plantas forrageiras de clima tropical apresentam respostas a diversos fatores ambientais determinantes no seu desenvolvimento. Não havendo limitação hídrica e com adequados níveis de fertilidade no solo, o manejo utilizado para essas forrageiras é baseado na máxima eficiência de interceptação luminosa (PEDREIRA et al., 2009).

A constante interação das plantas forrageiras com fatores bióticos e abióticos do meio ambiente, fizeram com que essas

plantas evoluíssem para que os efeitos inerentes ao ambiente pudessem ser melhor aproveitados (SCHLÜTER; WEBER, 2020). A competição intraespecífica pelas forrageiras ocasiona heterogeneidade na quantidade e qualidade da luz incidente no perfil vertical dessa vegetação (YANG et al., 2018). Perceptivamente às alterações nos padrões quantitativos da luz, essas plantas podem apresentar mecanismos adaptativos para manter a perenidade produtiva das espécies (GOMES et al., 2020a).

Plantas classificadas fisiologicamente como de metabolismo C_4 possuem mecanismos bioquímicos para aumentar a concentração de dióxido de carbono (CO_2) disponível para serem metabolizados pela enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (RuBisCo) na bainha do feixe vascular (TAIZ et al., 2017). As plantas de metabolismo C_3 evoluíram para C_4 diante da pressão ambiental de redução de CO_2 e maior transpiração em ambientes semiáridos (SCHLÜTER; WEBER, 2020). Sob altas temperaturas e intensidades de luz, plantas C_4 apresentam maiores taxas fotossintéticas (SLATTERY et al., 2018).

Quando essas plantas estão sob restrição de luz, a assimilação de carbono diminui (NASCIMENTO et al., 2019; GOMES et al., 2019). As folhas sombreadas reduzem as atividades bioquímicas, aumentando o gasto energético para formação de adenosina trifosfato (ATP) (BELLASIO; GRIFFITHS, 2014). Em ambientes onde ocorrem a competição por luz, como os que caracterizam os sistemas silvipastoris e os sub-bosques de florestas nativas, a restrição de luz modifica os padrões da radiação fotossintética ativa (RFA) disponível à comunidade de plantas. Essa modificação leva ao comprometimento da capacidade fotossintética da vegetação sob tais circunstâncias (SANTIAGO-HERNÁNDEZ et al., 2015; NASCIMENTO et al., 2019).

As mudanças nos padrões da RFA de sistemas silvipastoris altera o espectro da luz (vermelho: vermelho distante) incidente nas gramíneas forrageiras (DEVKOTA et al., 2009). Com isso, grande parte do comprimento de onda na faixa do azul ao vermelho são absorvidos pelas folhas das copas das árvores, alterando a quantidade e a qualidade da RFA que a forrageira utilizaria para seu crescimento (RODRIGUES et al., 2014).

Em decorrência da projeção da sombra das copas das árvores nos sistemas silvipastoris, as forrageiras estão condicionadas a ambientes luminosos com distintos graus de alterações ao longo do dia, em diferentes épocas do ano e no decorrer dos anos (NASCIMENTO et al., 2019; GOMES et al., 2020a; GOMES et al., 2020b). Essas alterações resultantes do crescimento e posição das linhas das árvores acarretam variações constantes no padrão da RFA (PEZZOPANE et al., 2015; GOMES et al., 2020a).

Quando a luz utilizada no desenvolvimento das espécies vegetais é limitada, as respostas morfofisiológicas das forrageiras são alteradas (PACIULLO et al., 2011) na tentativa de aproveitar o máximo dos recursos naturais disponíveis. As mudanças nos padrões de respostas das plantas são estimuladas pela intensidade das alterações da luz solar incidente (SANTOS et al., 2016; GUENNI et al., 2017). Contudo, diversos mecanismos adaptativos a diferentes níveis de sombreamentos são relatados na literatura para que as espécies forrageiras consigam se manter produtivas.

Dentre os principais mecanismos, estão: aumento da área foliar específica (AFE) a fim de aumentar a exposição das folhas à luz solar (SANTOS et al., 2016; GOMES et al., 2019; GOMES et al., 2020a) e aumento do índice de área foliar

(IAF) (GOMES et al., 2020a; GOMES et al., 2020b); redução na densidade populacional de perfilhos (DPP) priorizando a sobrevivência das plantas (PACIULLO et al., 2016; GOMES et al., 2020b); mudanças na arquitetura do dossel, como redução no ângulo da folhagem (CRESTANI et al., 2017) e alongamento de colmo de modo a interceptar mais luz (LOPES et al., 2017a). Ressalta-se que esses mecanismos são inerentes à cada espécie e dependem do grau de redução na RFA.

Portanto, objetivou-se com esta revisão investigar e descrever o efeito do ambiente luminoso no desenvolvimento e crescimento de forrageiras de clima tropical (metabolismo C_4) em sistemas silvipastoris.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Ambiente luminoso

Os efeitos das condições climáticas estressantes para plantas e animais podem ser manejados através de sistemas de cultivo simultâneo ou sequencial de árvores, lavoura e pecuária, conhecidos como Integração Lavoura-Pecuária-Floresta (ILPF). Tais sistemas maximizam o uso da terra e proporcionam melhorias na qualidade do solo, diversificação da produção agrícola e recuperação de áreas degradadas (GIL et al., 2015). Quando o consórcio ocorre entre árvores e pastagens, denomina-se sistemas silvipastoris ou Integração Pecuária - Floresta (IPF). Essas consorciações são alternativas sustentáveis cujos benefícios ecológicos, econômicos e sociais tem sido investigado (MAGALHÃES et al., 2019).

Nos sistemas integrados, as árvores podem provocar alterações na qualidade e quantidade de luz disponível para as plantas que crescem sob e próximas a elas (DEVKOTA et al., 2009; RODRIGUES et al., 2014). Com a modificação do espectro de luz na relação do vermelho: vermelho distante, as respostas das plantas são alteradas principalmente nos locais mais sombreados dos sistemas silvipastoris (GOMES et al., 2020b).

A base de energia utilizada pela vegetação provém do fóton. Portanto, a dinâmica de crescimento das plantas em um sistema de produção será em relação à intensidade das alterações da quantidade e qualidade da luz. A radiação solar que chega ao nível do solo é utilizada pelas plantas via fotossíntese para converter o carbono atmosférico em componentes essenciais para o seu crescimento, desenvolvimento e demais processos metabólicos como respiração e reprodução (STIRBET et al., 2019).

A eficiência de conversão da energia luminosa em energia química determina a produção final de matéria seca de uma planta (BELLASIO; GRIFFITHS, 2014). A energia luminosa utilizada nessa conversão por meio da fotossíntese está restrita ao comprimento de onda do espectro da RFA, com picos de absorção em 680 e 700 nm (STIRBET et al., 2019).

A primeira etapa do processo fotossintético das plantas (etapa fotoquímica) consiste na formação de energia (ATP e $NADPH_2$) por meio da utilização da luz incidente (SLATTERY et al., 2018). A luz é essencial para que seja liberada energia para produção de ATP. Elétrons contidos nos fotossistemas das moléculas dos pigmentos fotossintetizantes (i.e., clorofila a, principalmente) passam por uma sequência de reações até a produção de ATP. As moléculas de clorofila e os demais pigmentos fotossintetizantes utilizam a RFA dos comprimentos de ondas, desse modo a quantidade da radiação incidente

determina a máxima eficiência fotossintética da planta (STIRBET et al., 2019).

A quantidade de luz incidente determina a taxa fotossintética que a planta pode atingir. Denomina-se ponto de saturação lumínica, a intensidade luminosa em que a planta é capaz de realizar fotossíntese máxima, que são divergentes entre as espécies forrageiras. Vítolo et al. (2012), encontraram pontos de saturação lumínica para a *Brachiaria* (sin. *Urochloa*) *brizantha* (Hochst ex. A. Rich) Stapf cv. Marandu de 680-750 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para espécies forrageiras de clima temperado como a *Centrosema* (DC.) Benth, os pontos de saturação lumínica foram de 600 – 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (GUENNI et al., 2017).

A quantidade de radiação que chega até as espécies do sub-bosque pode causar mudanças morfológicas nessas plantas (SANTOS et al., 2018b). Se os níveis de redução de luz forem muito intensos, poderá ultrapassar os limites de tolerância ao sombreamento das espécies coexistentes, passando a haver dominância total das copas das árvores.

A compreensão das respostas que as plantas desenvolvem quando o ambiente luminoso é alterado é essencial para estabelecer práticas adequadas de manejo. Mudanças nas respostas fotossintéticas e mecanismos de adaptação morfofisiológica são consequências comuns quando há restrição ou excesso de luz, porém essas modificações não respondem na mesma velocidade que as mudanças entre as alterações na quantidade e qualidade de luz incidente (SLATTERY et al., 2018).

As folhas são os principais órgãos fotossintetizantes das plantas. Folhas que se desenvolvem em ambientes a pleno sol (PS) são constituídas por um aparato bioquímico e fisiológico de respostas à luz não restritiva do ambiente. Em condições sem restrições luminosas, os centros de reações nas moléculas de clorofilas contidas nos cloroplastos das plantas encontram-se em máximo estímulo nas reações fotoquímicas (BELLASIO; GRIFFITHS, 2014).

Quanto maior o tempo de exposição das plantas à sombra, maior a redução nas taxas fotossintéticas, podendo ocasionar a paralisação do processo metabólico vegetal. Esse efeito é conhecido como “desativação da fotossíntese” e ocorre por meio do fechamento dos estômatos. Isso ocorre porque os processos de influxo de solutos, necessários para o turgor das células guarda, são mediados pela luz azul e vermelha. Sob modificações na quantidade e qualidade de luz incidente, as concentrações de soluto diminuem, as células-guarda perdem água, o que decorre no fechamento estomático e consequentemente na redução das taxas fotossintéticas (SLATTERY et al., 2018).

Nascimento et al. (2019) observaram que as reduções de luz até 21 % não afetam as taxas de fotossíntese das folhas de *B. brizantha* cv. Marandu. Guenni et al. (2017), relataram que plantas de *Centrosema macroporum* quando submetidas a um sombreamento de 70% (30% de RFA do PS), tiveram a capacidade fotossintética reduzida e aumento de 13 para 18 mg g^{-1} da massa seca (38,5%) na produção de clorofila b nas plantas sombreadas. A clorofila b absorve a luz em espectros com menor comprimento de onda e em condições de sombreamento pode haver maior produção desse pigmento pelas plantas em resposta a absorção de RFA alteradas pela presença das árvores (LOPES et al., 2017b; NASCIMENTO et al., 2019).

O aparato fotossintético das plantas expostas ao sombreamento por um curto período, ao retornar à condição

de pleno sol (onde estas se desenvolveram) normalizam suas funções enzimáticas e bioquímicas em resposta a “ativação da fotossíntese”. O maior tempo de exposição ao sombreamento, aumenta o tempo para que as plantas retomem os processos fotossintéticos “nativos”. O atraso na resposta fotossintética está relacionado a um suprimento insatisfatório de CO_2 para o ciclo do carbono, devido a uma taxa lenta de abertura dos estômatos (SLATTERY et al., 2018).

A plasticidade fenotípica baseia-se na estratégia que as plantas possuem em alterar sua morfologia, características bioquímicas e fisiológicas decorrentes das variações ambientais (VALLADARES et al., 2016). Algumas das respostas ao sombreamento decorrem do alongamento do entrenó, afinamento do colmo, folhas mais delgadas, prejudicando também a biomassa do sistema radicular, comparativamente a plantas que se desenvolvem no PS (PACIULLO et al., 2016; CRESTANI et al., 2017).

Sem restrição à luz, desde a formação do primórdio foliar, até o metabolismo da forrageira estar com o aparato bioquímico completamente desenvolvido, as folhas das plantas apresentam-se com ótimas respostas ao ambiente em que ela se desenvolveu (BELLASIO; GRIFFITHS, 2014). Com restrição de luz, há respostas para desenvolver mecanismos de adaptação compensatória aos novos níveis de luz incidente (quantidade e qualidade). Ocorre assim, mudanças na estrutura anatômica das plantas, podendo aumentar o comprimento das folhas; modificar a massa, alterando a AFE, na tentativa de melhorar a área de exposição da folha para interceptar a luz incidente (SANTOS et al., 2016; PACIULLO et al., 2016; GOMES et al., 2019).

Quanto mais limitante os níveis de luz disponível às plantas, maiores serão as alterações que a planta adota na tentativa de se adaptar ao ambiente (PACIULLO et al. 2016), sendo que, cada espécie forrageira apresenta respostas distintas às alterações do ambiente luminoso (Tabela 1).

A alteração na AFE causa modificações na estrutura anatômica das células, tornando a parede celular mais delgada pelo alongamento celular e as células epidérmicas menos espessas (GOBBI et al., 2011). Os constituintes do citoplasma das células e relação celular são proporcionalmente alterados com a modificação estrutural da espessura da folha. Essas modificações diminuem a proporção de células bulbiformes, número e tamanho de estômatos e mesófilo (GOBBI et al., 2011).

Em decorrência das células vegetais menores e mais delgadas em ambientes sombreados, há um aumento na disponibilidade de nitrogênio total nas plantas devido a maior concentração desse nutriente por unidade de massa, quando comparado às plantas sem restrição à luz (ARAÚJO et al., 2017). Além disso, a fertilidade do solo pode aumentar em decorrência da maior mineralização da matéria orgânica do solo em ambientes sombreados, aumentando teores de proteína bruta (PB) da forragem (PEZZOPANE et al., 2019). Barros et al., (2018) observaram que 60% de redução na luminosidade aumentou os teores de PB de *B. brizantha* cv. Xaraés comparando-se com as plantas do PS.

Outra consequência do sombreamento, é a redução na concentração dos carboidratos, possivelmente pelo aumento na espessura da parede celular (LOPES et al., 2017b). A relação entre a concentração de nitrogênio e carboidratos nas plantas pode estar associada à intensidade de sombreamento, decorrente do aumento na concentração de fibras na parede

celular. Além da dependência que essas respostas tenham com a espécie ou a cultivar, também serão determinadas pelos níveis de fertilidade do solo e da época do ano (PACIULLO et al., 2016).

No ambiente em que a forrageira se desenvolve sem restrição à luz, a maior taxa de assimilação líquida de CO₂ e a intensificação dos processos fisiológicos da comunidade vegetal ocorre quando o dossel atinge 95% de interceptação da luz (IL), resultando no ponto em que ocorre máxima taxa de acúmulo de forragem (HODGSON, 1990). Após 95% de

IL (IAF crítico) a forrageira passa a apresentar auto sombreamento. Dentre as características estruturais que determinam a resposta competitiva das plantas, a altura destaca-se por gerar importantes impactos na competição entre as folhas do dossel forrageiro pela luz, visto que qualquer incremento na altura causa sobreposição das folhas e altera todo o perfil vertical da planta, modificando o ambiente luminoso proporcionado pelo auto sombreamento (PONTES et al., 2017).

Tabela 1. Efeitos do sombreamento sobre espécies forrageiras de clima tropical.

Table 1. Effects of shading on tropical forage species

| Referência | Espécie | % Sombra | Efeito |
|---------------------------|--|----------|---|
| Paciullo et al. (2010) | <i>Brachiaria decumbens</i> Stapf. Prain. | 29-60% | Redução da biomassa de raiz. |
| Paciullo et al. (2011) | <i>Brachiaria decumbens</i> , Stapf. Prain. | 54% | Maior alongamento de folha e colmo, redução de perfilhos. |
| Baldissera et al. (2016) | <i>Axonopus catharinensis</i> , Valls. | 25-52% | Maior alongamento de folha. |
| Paciullo et al. (2016) | <i>Panicum maximum</i> Jacq. cv. Massai e Tanzânia | 37% -58% | Morte de perfilhos, alongamento de folha e colmo. |
| Crestani et al. (2017) | <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Piaã | 51% | Redução na massa de forragem |
| Kimura et al. (2018) | <i>Panicum virgatum</i> L. | 49% | Redução do IAF e da produção de forragem. |
| Righi; Foltran, (2018) | <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench | 51-58% | Redução da produção de forragem. |
| Santos et al. (2018b) | <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Piaã | 39,5% | Redução na relação folha: colmo. |
| De Oliveira et al. (2020) | <i>Andropogon gayanus</i> Kunth | 21- 46 % | Redução no número de perfilhos; maior taxa de alongamento foliar. |
| Gomes et al. (2020a) | <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Marandu | 8-40% | Aumento do IAF e AFE. |

636

Como mecanismo de resposta ao auto sombreamento, a forragem alonga o colmo para aumentar a busca por luz (PACIULLO et al., 2016). Interceptações de luz maiores que 95% aumentam as taxas de crescimento e senescência, as quais podem diminuir o valor nutritivo da forrageira (PEDREIRA et al., 2017). As folhas que antes estavam expostas à RFA, vão estar auto sombreadas e, intensificam as taxas respiratórias, aumentando a proporção de material morto e alongando o colmo na tentativa de interceptar a luz (PEDREIRA et al., 2009). Quando 95% da luz é interceptada pela forrageira, a produção de folhas é maior e, conseqüentemente, maior é o valor nutritivo (PEDREIRA et al., 2017). O bom manejo e as respostas ótimas das plantas, contribuí para o aumento das taxas de consumo pelos animais em pastejo, com melhor produtividade dos sistemas pecuários (GEREMIA et al., 2018).

A IL é uma resposta importante para verificar o padrão adequado para que a forrageira se mantenha com perenidade semelhante a ambientes não sombreados, portanto, uma importante ferramenta para o manejo do pastejo ou planejamento do distanciamento entre as fileiras das árvores de sistemas silvipastoris (BALDISSERA et al., 2016).

Através de um mecanismo que a planta desenvolve, denominado compensação tamanho/DPP (SBRISIA; DA SILVA, 2008), a IL em sistemas silvipastoris pode ser semelhante ao PS quando atrelado aos mecanismos de adaptação morfofisiológicas da planta, como o aumento da AFE e IAF (GOMES et al., 2020b). Estes autores estudando o capim marandu manejado a 30 cm de altura sob pastejo, encontraram em um experimento após 3 anos da implantação, 98% de IL no sistema silvipastoril (~ 27% de redução de luz) comparado ao sistema PS com 95% de IL. Isso indica que à médio e longo prazo, manejando a planta

na mesma altura, a interceptação de luz pode ser a mesma ou maior que no sistema PS. Entretanto, Machado et al. (2020), avaliando *B. decumbens* em sistema silvipastoril com 10 meses de implantação, constatou que aos 95% de IL o capim sombreado apresentou 40 cm de altura, enquanto no PS a altura foi de 20 cm. Com isso, é possível constatar que a IL em sistema silvipastoril não seja a resposta da planta mais ideal a ser utilizada como meta de manejo, uma vez que o manejo por altura proporciona adaptações morfofisiológicas à planta para estabilização do IAF e conseqüentemente da IL.

Nos sistemas silvipastoris, as maiores variações na produção de forragem ocorrem em função dos níveis de redução da RFA dentro do sistema, ou seja, em relação ao tamanho, orientação e espaçamento das árvores. Quanto maior a competição entre árvores e forrageira, maior será a variação na produção de forragem (PACIULLO et al., 2011; SANTOS et al., 2016).

As diferentes respostas da forrageira em sistemas silvipastoris podem ser explicadas pela mudança da radiação incidente, causadas pelo componente arbóreo, porém, influenciadas por demais fatores como água e nutrientes (LOPES et al., 2017b). Bosi et al. (2014), avaliando os efeitos do sombreamento na produção de *B. decumbens* em diferentes distâncias em sistema silvipastoril, concluíram que a produção de forragem foi mais afetada pelas deficiências hídricas e temperatura do ar do que pelo sombreamento. Segundo esses autores, durante os ciclos de rebrotação da forragem, se houver déficit hídrico, a influência do sombreamento deixa de ser o principal fator limitante no desenvolvimento da forrageira. Portanto, na estação seca, o estresse hídrico é mais limitante para a produção de forragem que a redução na disponibilidade de RFA (GOMES et al., 2020a).

A eficiência do uso da água é dependente da espécie forrageira e das condições ambientais (HATFIELD; DOLD, 2019). O potencial de resposta que a forragem poderá expressar a campo é influenciada pela capacidade adaptativa das plantas e das condições microclimáticas do sistema (GOMES et al., 2020a). Em ambientes sombreados, as folhas que se desenvolvem mais próximas às copas das árvores podem ser beneficiadas devido a diminuição da temperatura das folhas, reduzindo a evapotranspiração (NASCIMENTO et al., 2019).

Com menores perdas do vapor d'água, a eficiência do uso da água é maior (NASCIMENTO et al., 2019). Folhas com maiores condições hídricas apresentam maior condutância estomática, por consequência maior taxa de difusão de CO₂ (HABERMANN et al., 2019). Todavia, se diante do sombreamento, a resposta estomática for lenta, podem ocorrer demasiadas perdas de água por falta de coordenação entre a demanda de assimilação de CO₂ e a condutância estomática. Assim, a água é perdida desproporcionalmente em relação ao carbono assimilado (SLATTERY et al., 2018).

É constatado que a infiltração de água aumenta no perfil do solo de sistemas silvipastoris (PEZZOPANE et al., 2015). O componente arbóreo dos sistemas integrados como, por exemplo, árvores de eucalipto, permite uma maior exploração do sistema radicular em profundidade, indicando que sistemas silvipastoris possuem maior capacidade de explorar recursos hídricos (BOSI et al., 2020). O crescimento dessas raízes em profundidade, favorecem a manutenção da umidade em locais mais próximos aos renques de árvores, em relação aos pontos centrais nos sistemas silvipastoris (PEZZOPANE et al., 2015).

Em condições de limitação hídrica, o sombreamento pode ser benéfico para as forrageiras em virtude do aumento da umidade do solo (ABRAHAM et al. 2014), fator crucial para a manutenção do teor de água no solo durante a estação seca, contribuindo para a produtividade da espécie forrageira. Em condições de estresse hídrico mínimo, os sistemas silvipastoris conseguem manter as taxas de acúmulo de forragem semelhantes às do PS quando a redução da RFA é de até 30% (PEZZOPANE et al., 2019; GOMES et al., 2020a).

O sombreamento imposto pelo componente arbóreo do sistema silvipastoral pode limitar o uso de nutrientes pelas espécies forrageiras (LOPES et al., 2017a). Segundo Paciullo et al. (2011), a eficiência da fertilização é inversamente proporcional ao grau de sombreamento projetado em uma pastagem. Lopes et al., (2017b) estudando as respostas de *Brachiaria decumbens* Stapf. Prain em sistema silvipastoral, observaram que a fertilização promoveu ganhos de 42% no acúmulo de forragem no PS, 12% na sombra moderada (20% de sombreamento) e na sombra intensa (70% de sombreamento) não obteve nenhum aumento. Portanto, a fertilização nitrogenada torna-se mais efetiva produção de forragem quando o sombreamento não é severo (LOPES et al., 2017a). Dessa forma, destaca-se que diversos fatores podem mudar a intensidade de competição pelos recursos edafoclimáticos, principalmente: espaçamento, altura e arranjo das árvores, quantidade de linhas de árvores estabelecidas, densidade de plantio, espaçamento, copas das árvores, orientação do plantio (BALDISSERA et al., 2016; PONTES et al., 2017).

Os sistemas integrados de produção em suas diversas modalidades e/ou arranjos, detém características específicas

quanto aos componentes do sistema, no entanto, a intensidade de mudanças no ambiente luminoso pode ser destacada como a característica de maior influência nas respostas das forrageiras nos sistemas produtivos. Dessa forma, a luz pode ser considerada o equalizador das respostas fisiológicas, morfológicas e produtivas das plantas forrageiras nos ecossistemas de pastagens.

2.2. Implicações do sombreamento em sistemas silvipastoris

A sombra ocasionada pelo componente florestal afeta a quantidade e qualidade da luz no microclima do sub-bosque, podendo reduzir a temperatura e aumentar a umidade relativa do ar (KARVATTE et al., 2016).

Segundo Pezzopane et al. (2015), nos sistemas silvipastoris há mudanças na temperatura máxima do ar próximo às árvores e na umidade relativa do ar média entre os renques das áreas, em relação ao PS. Este microclima altera todos os padrões de respostas fisiológicas do dossel forrageiro (ABRAHAM et al., 2014, De OLIVEIRA et al., 2020). Essas respostas, estão sob influência de uma dinâmica e complexa interação com o microambiente e suas características específicas.

Os fatores ambientais influenciam as características morfogênicas das plantas, como: taxa de alongamento de colmo, taxa de alongamento foliar, taxa de aparecimento das folhas e o tempo de vida das folhas (GUENNI et al., 2017). Essas características morfogênicas, por sua vez, vão afetar as características estruturais, como: relação folha: colmo; tamanho final da folha; DPP e número de folhas por perfilho (Figura 1). Essas respostas afetarão o IAF da forrageira, que por sua vez, será composta pela abundância de forragem em quantidade e qualidade, que estará disponível para colheita, seja por corte ou pastejo pelos animais (HODGSON, 1990).

O microclima no interior do dossel forrageiro pode ser alterado, aumentando o IAF para manter a IL semelhante ao PS (GOMES et al., 2020b). Com as reduções na quantidade e qualidade de luz interceptada, as condições de crescimento das plantas modificam-se, podendo diminuir o aparecimento e alongamento das folhas, e aumentar o alongamento dos colmos (PACIULLO et al., 2016) resultando no padrão de crescimento e composição morfológica da forragem (Figura 1).

Durante o desenvolvimento de uma forrageira, o ambiente luminoso será o principal fator das respostas das plantas (GOMES et al., 2020a). Além de modificar sua estrutura como estratégia de sobrevivência e persistência em resposta a limitação de luz, a forrageira pode aumentar a taxa de senescência e morte de perfilhos para priorizar a sobrevivência da planta (PACIULLO et al., 2016). Em uma comunidade de plantas forrageiras, qualquer alteração na estrutura do dossel (e.g., altura, massa de forragem, massa de folhas, IAF) acarreta mudanças nas respostas das plantas e consequentemente dos animais em pastejo (Figura 1).

Em sistemas silvipastoris, a produção de forragem também sofre influência dos padrões variados da incidência de luz, principal variável que traduz a produtividade dos sistemas. De forma geral, espécies forrageiras de metabolismo C₄ diminuem a produção de forragem com aumento do sombreamento (Tabela 2).

Sombreamentos intensos (50-70%) durante a estação chuvosa podem reduzir cerca de 46 a 55% da produção de forragem de *B. decumbens* em sistemas silvipastoris, enquanto

sombreamentos leves (20%) reduzem em média 12% da produção forrageira quando comparada ao monocultivo (Tabela 2). A produção de *B. brizantha* em sistemas silvipastoris diminui cerca de 42 a 58% quando submetida ao sombreamento (40% de redução de luz) durante a estação seca, e cerca de 47 a 67 % na estação chuvosa. Se o sombreamento for leve (22%) as reduções na produção de forragem são de 14 a 44% na estação seca e 26 a 50 % na estação chuvosa em relação à produção a pleno sol (Tabela 2).

Pezzopane et al. (2019), encontraram resultados diferentes para *B. brizantha* cv. Piatã. Esses autores identificaram aumento de 16% na produção forragem sob

sombreamento leve, durante a estação seca. No entanto, durante a estação chuvosa houve redução de 31% na produção de forragem sob o mesmo sombreamento (Tabela 2). Segundo Crestani et al. (2017), a produção de forragem em áreas sombreadas quando há baixa densidade de árvores (338 árvores/ha) é maior do que em áreas com alta densidade de árvores (714 árvores/ha) comparadas com PS.

Kimura et al. (2018), observaram redução de 70% na produção de forragem do *Panicum virgatum* L. cultivada em sistema silvipastoril, com 49% de redução da luz. Para a espécie *Andropogon gayanus* Kunth em sistema silvipastoril, houve diminuição de 33% na produção de forragem durante a estação chuvosa (De OLIVEIRA et al., 2020) (Tabela 2).

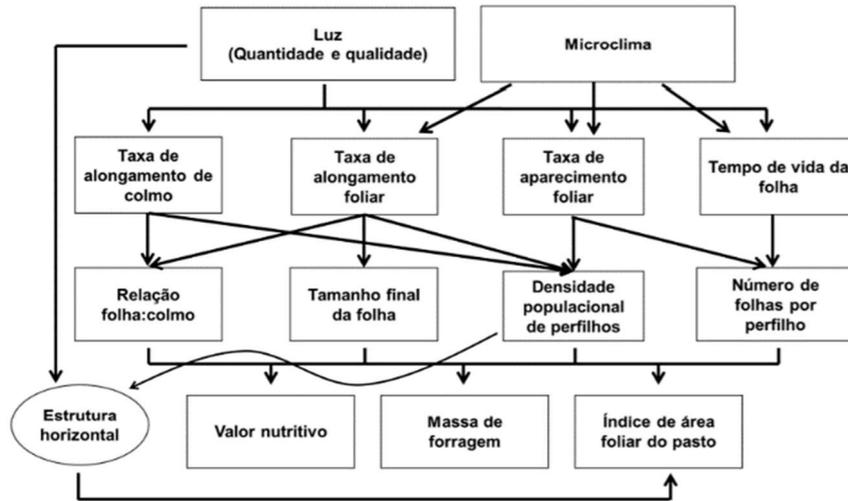


Figura 1. Modelo conceitual das relações entre característica morfológicas e estruturais das plantas forrageiras e a formação do índice de área foliar de pastagens sombreadas. Fonte: Crestani (2015).

Figure 1. Conceptual model of the relationships between morphogenic and structural characteristics of forage plants and the leaf area index formation of shaded pasture. Source: Crestani (2015).

Tabela 2. Produção de forragem de espécies forrageiras de metabolismo C₄ em sistemas silvipastoris.

Table 2. Forage production of C₄ metabolism forage species in silvopastoral systems.

| Referência | Espécie | Luz (%) | Produção (kg MS/ha) | |
|--------------------------|---|---------|---------------------|-----------------|
| | | | Estação Seca | Estação Chuvosa |
| Santos et al., 2016 | <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Piatã | 100 | 2044 | 11664 |
| | | 78,1 | 1747 | 5774 |
| | | 60,5 | 1186 | 3796 |
| Lopes et al., 2017a | <i>Brachiaria decumbens</i> Stapf. Prain. | 100 | - | 1857 |
| | | 80 | - | 1627 |
| | | 30 | - | 1001 |
| Lopes et al., 2017b | <i>Brachiaria decumbens</i> Stapf. Prain. | 100 | - | 5206 |
| | | 80 | - | 4592 |
| | | 30 | - | 2343 |
| Crestani et al., 2017 | <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Piatã | 100 | - | 15210* |
| | | 78,78 | - | 9910* |
| | | 48,7 | - | 6270* |
| Pezzopane et al., 2019 | <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Piatã | 100 | 3058,7 | 2961,1 |
| | | 79,4 | 3553,2 | 2043,1 |
| | | 35,1 | 2226,2 | 2649,9 |
| Kimura et al., 2018 | <i>Panicum virgatum</i> L. | 100 | - | 15400* |
| | | 51 | - | 4000* |
| Santos et al., 2018b | <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Marandu | 100 | 3940 | 3557 |
| | | 78,1 | 2174 | 2601 |
| | | 60,5 | 1639 | 1882 |
| De Oliveira et al., 2020 | <i>Andropogon gayanus</i> Kunth | 100 | - | 1940 |
| | | 21-46 | - | 1300 |
| Gomes et al., 2020b | <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Marandu | 100 | - | 12300 |
| | | 89 | - | 10680 |
| | | 83 | - | 10630 |
| | | 71 | - | 10680 |

*sem definição da estação.

Lopes et al. (2016), sugerem que os efeitos do componente florestal na redução da produção de forragem podem ser compensados pelo benefício relativo ao conforto animal, em decorrência da diminuição da velocidade do vento e temperaturas extremas. Esses resultados foram constatados por Domiciano et al. (2018), que observaram que o sistema silvipastoril proporcionou um ambiente mais confortável e preferível pelos animais para atividades de ruminção e outras atividades.

Plantas forrageiras constituem de aparato bioquímico e fotossintético para atividades de conversão da energia luminosa em energia química nos ambientes nos quais elas se desenvolveram. As respostas das plantas ao ambiente podem ser distintas entre regiões, devido aos fatores edafoclimáticos específicos de cada local, mesmo no mesmo grupo de espécies ou cultivares. Ademais, o material genético é determinante, visto que pode ocorrer diferenças nas respostas dentro da própria espécie (ABRAHAM et al., 2014).

A compreensão das mudanças biológicas que as diferentes intensidades de sombreamento podem causar nas plantas forrageiras de clima tropical, devido a alterações na quantidade e qualidade luz, possibilita fundamentar as mudanças estruturais que as plantas adotam na tentativa de se manterem persistentes. Esse conhecimento contribui para o planejamento e manejo adequado do componente florestal em sistemas integrados com pastagens.

O ambiente luminoso pode ser modificado pelo tipo e arranjo das árvores. Arranjos com maiores espaçamentos melhoram a produção de pastagens, desse modo a produção animal também é potencializada (SILVA et al., 2020). Através da determinação da densidade de árvores, podas e desbastes, pode-se aumentar a produtividade do sistema (BALDISSERA et al., 2016).

Entender quais os níveis de sombreamento aceitáveis para que os sistemas não entrem em colapso e encontrar espécies que sejam produtivas mesmo submetidas ao sombreamento, é fundamental para as tomadas de decisões.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estudos que abordam os efeitos do sombreamento sobre forrageiras tropicais em sistemas silvipastoris indicam que estas plantas alteram suas respostas fisiológicas e morfológicas a fim de aproveitar o máximo da incidência da radiação solar e desenvolver mecanismos de tolerância. As reduções na produção de forragem das gramíneas do gênero *Brachiaria* em sistemas silvipastoris variam entre 12 e 67%, dependendo da época do ano e dos níveis de redução da luz no dossel forrageiro. Cada espécie ou cultivar apresenta características adaptativas específicas ao sombreamento, todas com a finalidade de aproveitar os recursos disponíveis em tecidos fotossintéticos e de sustentação. No entanto, essas adaptações não são capazes de minimizar as perdas na produtividade quando a redução de luz é maior que 40%.

5. REFERÊNCIAS

ABRAHAM, E. M.; KYRIAZOPOULOS, A. P.; PARISSI, Z. M.; KOSTOPOULOU, P.; KARATASSIOU, M.; ANJALANIDOU, K.; KATSOUTA, C. Growth, dry matter production, phenotypic plasticity, and nutritive value of three natural populations of *Dactylis glomerata* L.

- under various shading treatments. **Agroforestry Systems**, v. 88, n. 2, p. 287-299, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-014-9682-9>
- ARAÚJO, S. A. C.; SILVA, T. O.; ROCHA, N. S.; ORTÊNCIO, M. O. Growing tropical forage legumes in full sun and silvopastoral systems. **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, v. 39, n. 1, p. 27-34, 2017. DOI: <https://doi.org/10.4025/actascianimsci.v39i1.32537>
- BALDISSERA, T. C.; PONTES, L. S.; GIOSTRI, A. F.; BARRO, R. S.; LUSTOSA, S. B. C.; MORAES, A.; CARVALHO, P. C. F. Sward structure and relationship between canopy height and light interception for tropical C₄ grasses growing under trees. **Crop and Pasture Science**, v. 67, n. 11, p. 1199-1207, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1071/CP16067>
- BARROS, J. S.; MEIRELLES, P. R. L.; GOMES, V. C.; PARIZ, C. M.; FACHIOILLI, D. F.; SANTANA, E. A. R.; GOMES, T. G. J.; COSTA, C.; CASTILHOS, A. M.; SOUZA, D. M. Valor nutritivo do capim-xaraés em três intensidades luminosas. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 71, n. 5, p. 1703-1711, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-4162-10801>
- BELLASIO, C.; GRIFFITHS, H. Acclimation of C₄ metabolism to low light in mature maize leaves could limit energetic losses during progressive shading in a crop canopy. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 13, p. 3725-3736, 2014. DOI: <http://doi:10.1093/jxb/eru052>
- BOSI, C.; PEZZOPANE, J. R. M.; SENTELHAS, P. C. Soil water availability in a full sun pasture and in a silvopastoral system with eucalyptus. **Agroforestry Systems**, v. 94, n. 2, p. 429-440, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-019-00402-7>
- BOSI, C.; PEZZOPANE, J. R. M.; SENTELHAS, P. C.; SANTOS, P. M.; NICODEMO, M. L. F. Produtividade e características biométricas do capim-braquiária em sistema silvipastoril. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 49, n. 6, p. 449-456, 2014. DOI: <http://10.1590/S0100-204X2014000600006>
- CRESTANI, S. **Respostas morfológicas e dinâmica da população de perfilhos e touceiras em *Brachiaria brizantha* cv Piatã submetida a regimes de sombra em área de integração lavoura-pecuária-floresta**. 2015. 102f. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens) – Universidade de São Paulo - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2015. Disponível em <<https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/11/11139/tde-28042015-100738/pt-br.php>> Acesso em: 16 jun 2020.
- CRESTANI, S.; MASCHERONI, J. D. C.; VERA GEREMIA, E.; CARNEVALLI, R. A.; MOURÃO, G. B.; DA SILVA, S. C. Sward structural characteristics and herbage accumulation of Piatã palisade grass (*Brachiaria brizantha*) in a crop-livestock-forest integration area. **Crop and Pasture Science**, v. 68, n. 9, p. 859-871, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1071/CP16341>
- DE OLIVEIRA, G. L.; DE OLIVEIRA, M. E.; MACÊDO, E. O.; ANDRADE, A. C.; EDVAN, R. L. Effect of shading and canopy height on pasture of *Andropogon gayanus* in silvopastoral system. **Agroforestry Systems**, v.

- 94, p. 953-962, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-019-00458-5>
- DEVKOTA, N. R.; KEMP, P. D.; HODGSON, J.; VALENTINE, I.; JAYA, I. K. D. Relationship between tree canopy height and the production of pasture species in a silvopastoral system based on alder trees. **Agroforestry Systems**, v. 76, n. 2, p. 363-374, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-008-9192-8>
- DOMICIANO, L. F.; MOMBACH, M. A.; CARVALHO, P.; SILVA, N. M. F.; PEREIRA, D. H.; CABRAL, L. S.; LOPES, L. B.; PEDREIRA, B. C. Performance and behaviour of Nellore steers on integrated systems. **Animal Production Science**, v. 58, p. 920-929, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1071/AN16351>
- GEREMIA, E. V.; CRESTANI, S.; MASCHERONI, J. D. C.; CARNEVALLI, R. A.; MOURÃO, G. B.; DA SILVA, S. C. Sward structure and herbage intake of *Brachiaria brizantha* cv. Piatã in a crop-livestock-forestry integration area. **Livestock Science**, v. 212, p. 83-92, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2018.03.020>
- GIL, J.; SIEBOLD, M.; BERGER, T. Adoption and development of integrated crop-livestock-forestry systems in Mato Grosso, Brazil. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 199, p. 394-406, 2015. DOI: [doi:10.1016/j.agee.2014.10.008](https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.008)
- GOBBI, K. F.; GARCIA, R.; VENTRELLA, M. C.; NETO, A. F. G.; ROCHA, G. C. Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, n. 7, p. 1436-1444, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-35982011000700006>
- GOMES, F. J.; PEDREIRA, C. G. S.; BOSI, C.; CAVALLI, J.; HOLSCHUCH, S. G.; MOURÃO, G. B.; PEREIRA, D. H.; PEDREIRA, B. C. Shading Effects on Marandu Palisadegrass in a Silvopastoral System: Plant Morphological and Physiological Responses. **Agronomy Journal**, v. 111, n. 5, p. 1-9, 2019. DOI: [10.2134/agronj2019.01.0052](https://doi.org/10.2134/agronj2019.01.0052)
- GOMES, F. J.; PEDREIRA, B. C.; SANTOS, P. M.; BOSI, C.; LULU, J.; PEDREIRA, C. G. S. Microclimate effects on canopy characteristics of shaded palisadegrass pastures in a silvopastoral system in the Amazon biome of central Brazil. **European Journal of Agronomy**, v. 115, p. 126029, 2020a. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126029>
- GOMES, F. J.; PEDREIRA, B. C.; SANTOS, P. M.; BOSI, C.; PEDREIRA, C. G. S. Shading effects on canopy and tillering characteristics of continuously stocked palisadegrass in a silvopastoral system in the Amazon biome. **Grass and Forage Science**, v. 75, n. 3, p. 279-290, 2020b. DOI: <https://doi.org/10.1111/gfs.12478>
- GUENNI, O.; ROMERO, E.; GUÉDEZ, Y.; BRAVO DE GUENNI, L.; PITTERMANN, J. Influence of low light intensity on growth and biomass allocation, leaf photosynthesis and canopy radiation interception and use in two forage species of *Centrosema* (DC.) Benth. **Grass and Forage Science**, v. 63, n. 4, p. 967-978, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/gfs.12368>
- HABERMANN, E.; OLIVEIRA, E. A. D. de; CONTIN, D. R.; DELVECCHIO, G.; VICIEDO, D. O.; DE MORAES, M. A.; PRADO, R. M.; COSTA, K. A. C.; BRAGA, M. R.; MARTINEZ, C. A. Warming and water deficit impact leaf photosynthesis and decrease forage quality and digestibility of a C4 tropical grass. **Physiologia Plantarum**, v. 165, n. 2, p. 383-402, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12891>
- HATFIELD, J. L.; DOLD, C. Water-use efficiency: Advances and challenges in a changing climate. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1-14, 2019. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00103>
- HODGSON, J. **Grazing Management: Science into Practice**. Longman Scientific and Technical, Harlow, UK, 1990, 203 p.
- KIMURA, E.; FRANSEN, S. C.; COLLINS, H. P.; STANTON, B. J.; HIMES, A.; SMITH, J. GUY, S. O.; JOHNSTON, W. J. Effect of intercropping hybrid poplar and switchgrass on biomass yield, forage quality, and land use efficiency for bioenergy production. **Biomass and Bioenergy**, v. 111, p. 31-38, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2018.01.011>
- LOPES, C. M.; PACIULLO, D. S. C.; ARAÚJO, S. A. C.; GOMIDE, C. A. M.; MORENZ, M. J. F.; VILLELA, S. D. J. Massa de forragem, composição morfológica e valor nutritivo de capim-braquiária submetido a níveis de sombreamento e fertilização. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 69, n. 1, p. 225-233, 2017b. DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-4162-9201>
- LOPES, C. M.; PACIULLO, D. S. C.; ARAÚJO, S. A. C.; MORENZ, M. J. F.; GOMIDE, C. A. M.; MAURÍCIO, R. M.; BRAZ, T. G. S. Plant morphology and herbage accumulation of signal grass with or without fertilization, under different light regimes. **Ciência Rural**, v. 47 n. 2, p. 20160472, 2017a. DOI: <https://dx.doi.org/10.1590/0103-8478cr20160472>
- LOPES, L. B.; ECKSTEIN, C.; PINA, D. S.; CARNEVALLI, R. A. The influence of trees on the thermal environment and behaviour of grazing heifers in Brazilian Midwest. **Tropical Animal Health and Production**, v. 48, p. 755-761, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11250-016-1021-x>
- MACHADO, V. D.; DA FONSECA, D. M.; LIMA, M. A.; MARTUSCELLO, J. A.; PACIULLO, D. S. C.; CHIZZOTTI, F. H. M. Grazing management strategies for *Urochloa decumbens* (Stapf) R. Webster in a silvopastoral system under rotational stocking. **Grass and Forage Science**, v. 75, n. 3, p. 1-13, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1111/gfs.12491>
- MAGALHÃES, C. A. S.; PEDREIRA, B. C.; TONINI, H.; FARIAS NETO, A. L. Crop, livestock and forestry performance assessment under different production systems in the north of Mato Grosso, Brazil. **Agroforestry Systems**, v. 93, p. 2085-2096, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-018-0311-x>
- NASCIMENTO, H. L. B.; PEDREIRA, B. C.; SOLLENBERGER, L. E.; PEREIRA, D. H.; MAGALHÃES, C. A. S.; CHIZZOTTI, F. H. M.; Physiological characteristics and forage accumulation of grazed Marandu palisade grass (*Brachiaria brizantha*) growing in monoculture and in silvopasture with *Eucalyptus urograndis*. **Crop Pasture Science**, p. 384-394, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1071/CP18403>
- PACIULLO, D. S. C.; CASTRO, C. R. T.; GOMIDE, C. A.; FERNANDES, P.; ROCHA, W. S.; MÜLLER, M. D.; ROSSIELLO, R. O. P. Soil bulk density and biomass partitioning of *Brachiaria decumbens* in a silvopastoral system. **Scientia Agricola**, v. 67, p. 598-603, 2010. DOI:

- doi:10.1590/S0103-90162010000500014.
- PACIULLO, D. S. C.; FERNANDES, P. B.; GOMIDE, C. A. M.; CASTRO, C. R. T.; SOBRINHO, F. S.; CARVALHO, C. A. B. The growth dynamics in *Brachiaria* species according to nitrogen dose and shade. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, n. 2, p. 270-276, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-35982011000200006>
- PACIULLO, D. S. C.; GOMIDE, C. A. M.; CASTRO, C. R. T.; MAURÍCIO, R. M.; FERNANDES, P. B.; MORENZ, M. J. F. Morphogenesis, biomass and nutritive value of *Panicum maximum* under different shade levels and fertilizer nitrogen rates. **Grass and Forage Science**, v. 72, n. 3, p. 590-600, 2016. DOI: <http://doi.wiley.com/10.1111/gfs.12264>
- PEDREIRA, B. C.; PEDREIRA, C. G. S.; DA SILVA, S. C. Acúmulo de forragem durante a rebrotação de capim-xaraés submetido a três estratégias de desfolhação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 38, n. 4, p. 618-625, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-3598200900040005>
- PEDREIRA, C. G. S.; BRAGA, G. J.; PORTELA, J. N. Herbage accumulation, plant-part composition and nutritive value on grazed signal grass (*Brachiaria decumbens*) pastures in response to stubble height and rest period based on canopy light interception. **Crop and Pasture Science**, v. 68, n. 1, p. 62-73, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1071/CP16333>
- PEZZOPANE, J. R. M.; BERNARDI, A. C. C.; BOSI, C.; OLIVEIRA, P. P. A.; MARCONATO, M. H.; DE FARIA PEDROSO, A.; ESTEVES, S. N. Forage productivity and nutritive value during pasture renovation in integrated systems. **Agroforestry Systems**, v. 93, n. 39, p. 39-49, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-017-0149-7>
- PEZZOPANE, J. R. M.; BOSI, C.; NICODEMO, M. L. F.; SANTOS, P. M.; DA CRUZ, P. G.; PARMEJANI, R. S. Microclimate and soil moisture in a silvopastoral system in southeastern Brazil. **Bragantia**, v. 74, n. 1, p. 110-119, 2015. DOI: <http://10.1590/1678-4499.0334>
- PONTES, L. S.; CARPINELLI, S.; STAFIN, G.; PORFÍRIO-DA-SILVA, V.; SANTOS, B. R. C. Relationship between sward height and herbage mass for integrated crop-livestock systems with trees. **Grassland Science**, v. 63, n. 1, p. 29-35, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/grs.12147>
- RODRIGUES, R. C.; SOUSA, T. V. R.; MELO, M. A.; ARAÚJO, J. S.; LANA, R.; COSTA, C.; OLIVEIRA, M.; PARENTE, M. O.; SAMPAIO, I. B. Agronomic, morphogenic and structural characteristics of tropical forage grasses in northeast Brazil. **Tropical Grasslands - Forrajes Tropicales**, v. 2, p. 214-222, 2014. DOI: [https://doi.org/10.17138/TGFT\(2\)214-222](https://doi.org/10.17138/TGFT(2)214-222)
- RIGHI, C. A.; FOLTRAN, D. E. Broomcorn [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] responses to shade: an agroforestry system interface simulation. **Agroforestry System**, v. 92, n. 3, p. 693-704, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-016-0036-7>
- SANTIAGO-HERNÁNDEZ, F.; LÓPEZ-ORTIZ, S.; ÁVILA-RESÉNDIZ, C.; JARILLO-RODRÍGUEZ, J.; PÉREZ-HERNÁNDEZ, P.; DIOS GUERRERO-RODRÍGUEZ, J. Physiological and production responses of four grasses from the genera *Urochloa* and *Megathyrsus* to shade from *Melia azedarach* L. **Agroforestry Systems**, v. 90, n. 2, p. 339-349, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-015-9858-y>
- SANTOS, D. C.; GUIMARÃES JÚNIOR, R.; VILELA, L.; MACIEL, G. A.; FRANÇA, A. F. S. Implementation of silvopastoral systems in Brazil with *Eucalyptus urograndis* and *Brachiaria brizantha*: Productivity of forage and an exploratory test of the animal response. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 266, n. 1, p. 174-180, 2018a. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.017>
- SANTOS, D. C.; GUIMARÃES JÚNIOR, R.; VILELA, L.; PULROLNIK, K.; BUFON, V. B.; FRANÇA, A. F. de S. Forage dry mass accumulation and structural characteristics of Piatã grass in silvopastoral systems in the Brazilian savannah. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 233, n. 1, p. 16-24, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.026>
- SANTOS, M. V.; FERREIRA, E. A.; CRUZ, P. J. R. DA, RIBEIRO, V. H. V.; ALENCAR, B. T. B.; CABRAL, C. M.; RIBEIRO, V. H. V.; ALENCAR, B. T. B.; CABRAL, C. M.; FRANCINO D. M. T.; ASPIAZÚ, I. Leaf anatomy of “Marandu” grass cultivated in plant arrangements in agrosilvopastoral systems. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 53, p. 1320-1328, 2018b. DOI: <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2018001200004>
- SBRISSIA, A. F.; DA SILVA, S. C. Tiller size/density compensation in Marandu palisadegrass swards. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 1, p. 35-47, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1516-35982008000100005>
- SCHLÜTER, U.; WEBER, A. P. M. Regulation and Evolution of C4 Photosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 71, p. 183-215, 2020. DOI: [10.1146/annurev-arplant-042916-040915](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040915)
- SILVA, F. S.; DOMICIANO, L. F.; GOMES, F. J.; SOLLENBERGER, L. E.; PEDREIRA, C. G. S.; PEREIRA, D. H.; PEDREIRA, B. C. Herbage accumulation, nutritive value and beef cattle production on marandu palisadegrass pastures in integrated systems. **Agroforestry Systems**, v. 94, p. 1891-1902, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-020-00508-3>
- SLATTERY, R. A.; WALKER, B. J.; WEBER, A. P. M.; ORT, D. R. C. The Impacts of fluctuating light on crop performance. **Plant physiology**, v. 176, n. 2, p. 990-1003, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.01234>
- STIRBET, A.; LAZÁR, D.; GUO, Y.; GOVINDJEE, G.; Photosynthesis: basics, history and modelling. **Annals of Botany**, v. 126, n. 4, p. 511-537, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcz171>
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. São Paulo: Artmed Editora, 2017. 858p.
- VALLADARES, F.; LAANISTO, L.; NIINEMETS, Ü.; ZAVALA, M. A. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. **Plant Ecology & Diversity**, v. 9, n. 3, p. 237-251, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>
- VÍTOLO, H. F.; SOUZA, G. M.; SILVEIRA, J. A. Cross-scale multivariate analysis of physiological responses to high temperature in two tropical crops with C₃ and C₄ metabolism. **Environmental and Experimental**

Botany, v. 80, n. 1, p. 54-62, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.02.002>
YANG, F.; FENG, L.; LIU, Q.; WU, X.; FAN, Y.; RAZA, M. A.; CHENG, Y.; CHEN, J.; WANG, X.; YONG, T.; LIU, W.; LIU, J.; DU, J.; SHU, K.; YANG, W. Effect of interactions between light intensity and red-to- far-red ratio on the photosynthesis of soybean leaves under shade condition. **Environmental and Experimental Botany**, v. 150, p. 79-87, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.008>