

ACÚMULO DE BIOMASSA NA PASTAGEM

Domicio do Nascimento Júnior¹; Bruna Adese²

¹ Professor Titular do Departamento de Zootecnia da UFV, Viçosa, MG.

² Estudante de Doutorado em Zootecnia do Departamento de Zootecnia da UFV, Viçosa, MG.

1 - Introdução

A produção animal obtida em pastagens é o resultado do processo fotossintético das plantas, que utilizam a energia solar para formação de biomassa que deverá ser consumida pelo pastejo e convertida em produto animal. A desfolhação, por meio do pastejo, necessita ser controlada, pois se de um lado as plantas crescem utilizando energia solar, água e nutrientes fornecidos pelo solo, de outro lado o animal influencia o seu crescimento pelo pastejo seletivo, além do pisoteio e das dejeções.

No manejo do pastejo, o propósito é que a maior proporção da dieta do animal seja composta por folhas, em vez de colmos e material morto. Inúmeros são os fatores responsáveis pela produção de folhas ao longo do tempo (Nabinger, 1997). Para isso, é necessário conhecer e compreender não apenas o processo de transformação do pasto (forragem) em produto animal, mas, sobretudo, entender e controlar os processos de crescimento e desenvolvimento que resultam na produção da forragem a ser consumida. Dessa forma, quando se entende a dinâmica de crescimento e desenvolvimento das plantas que compõem uma pastagem e as respostas morfofisiológicas como consequência dos fatores interferentes, torna-se mais fácil adequar o manejo do pastejo visando à sustentabilidade do sistema de produção com alta produtividade dos componentes planta e animal, respeitando os limites ecofisiológicos das plantas forrageiras.

Esta palestra foi estruturada da seguinte forma: 1º) descrever os mecanismos que resultam no acúmulo de biomassa forrageira; 2º) apresentar o que já se sabe sobre a forma com que

a planta acumula biomassa, desde sua unidade básica, o perfilho, até a sua inserção em uma comunidade vegetal; e 3º) discutir os fatores ambientais e de manejo que interferem no processo de crescimento e desenvolvimento do pasto.

2 - A pastagem como um ecossistema

A pastagem deve ser entendida como um ecossistema (ecossistema pastagem), ou seja, um conjunto de organismos vivendo em associação com seu ambiente físico e químico, havendo interdependência entre os vários componentes desse ecossistema (Odum, 1971). Um ecossistema pastagem tem por componentes bióticos as plantas, os animais e outros organismos, e como componentes abióticos o solo, os nutrientes e a atmosfera, dos quais depende o seu equilíbrio (Holechek et al., 1989). Alguns desses fatores são passíveis de controle, como o nível de nutrientes e a intensidade e a frequência de desfolhação, e outros não, como a disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), a temperatura e a precipitação.

Os componentes abióticos podem ser considerados a “oferta” do meio (conseqüência do clima), a qual necessita ser captada. Somente o primeiro nível trófico da cadeia alimentar, constituído pelos seres autotróficos, as plantas, possuem mecanismos para captar essa oferta. A captação da energia solar incidente e a absorção do CO₂ atmosférico são feitas pelas folhas dessas plantas, sendo as lâminas foliares responsáveis por 96% da fotossíntese, e as bainhas por apenas 4% (Parsons et al., 1983). A absorção de água e minerais, temporariamente retidos no solo, são de responsabilidade das raízes.

A radiação, que não pode ser armazenada no próprio meio abiótico, é absorvida e transformada em compostos carbônicos, os quais são distribuídos, seja para formação de novos órgãos da planta, representando a produção primária, ou para serem armazenados, principalmente nas raízes e base dos colmos (Hopkins, 1995). Essa produção primária constitui a matéria-prima para os organismos heterotróficos do segundo nível trófico

(Odum, 1971). A matéria prima, uma vez ingerida pelos herbívoros, é transformada em compostos orgânicos animais, constituindo a produção secundária, normalmente exportada do sistema na forma de carne, leite, lã ou outros.

Se o suprimento de energia solar é imenso e contínuo, e se, segundo Armstrong (1948)¹, citado por Robson et al. (1988), 90% do peso seco das plantas advém da direta assimilação fotossintética do carbono (C), enquanto apenas 10% estariam relacionados aos minerais absorvidos no solo, então, quando se considera apenas o primeiro nível trófico, pode parecer ilimitada a capacidade de um sistema pastoril produzir biomassa. Todavia, na maioria dos ecossistemas uma porção muito reduzida da energia incidente é efetivamente transformada em produção primária.

Isso levou diversos autores, dentre os quais Nabinger (1997), a chamar a atenção dos pesquisadores para a grande importância de se entender o processo fotossintético das comunidades de plantas forrageiras e os fatores que o afetam, como forma essencial de otimização da produção primária de um ecossistema pastagem.

Quando os dois primeiros níveis tróficos desse ecossistema são considerados, observam-se três grandes perdas de energia do sistema, seja na passagem entre os níveis ou dentro de cada nível, como explicado por Briske & Heitschmidt (1991) (Figura 1). A primeira grande perda decorre da baixa eficiência de utilização da energia solar disponível, em que apenas 0,10% do total da radiação incidente (0,22% da RFA) é transformado em biomassa acima do solo. A segunda decorre da baixa eficiência do processo de pastejo, em que somente de 0,04 a 0,08% do total da radiação incidente (0,09 a 0,18% da RFA) é consumido devido à seletividade, rejeições por dejeções e pela planta ser, em boa parte, inacessível aos animais, como as raízes. A terceira perda é pelo uso da energia ingerida na manutenção corporal ou perdida

¹ ARMSTRONG, S.F. *British grasses and their employment in agriculture*. Cambridge University Press, London, 1948.

na forma de gases, urina e fezes, ou seja, apenas 0,002% do total da radiação incidente total (0,005% da RFA) é transformado em produto animal (Nebel, 1981; Begon et al., 1986; Hodgson, 1990; Briske & Heitshmidt, 1991).

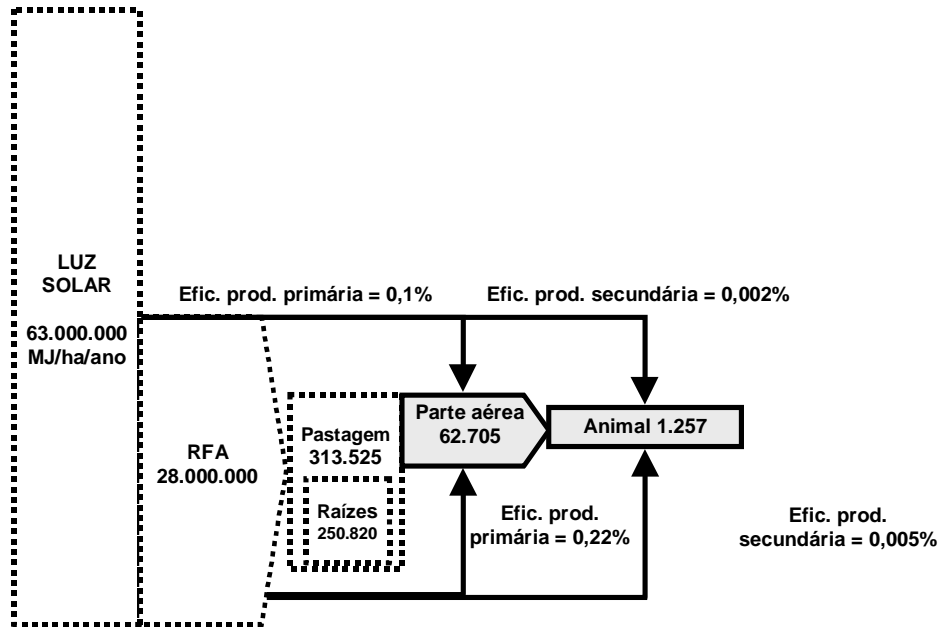
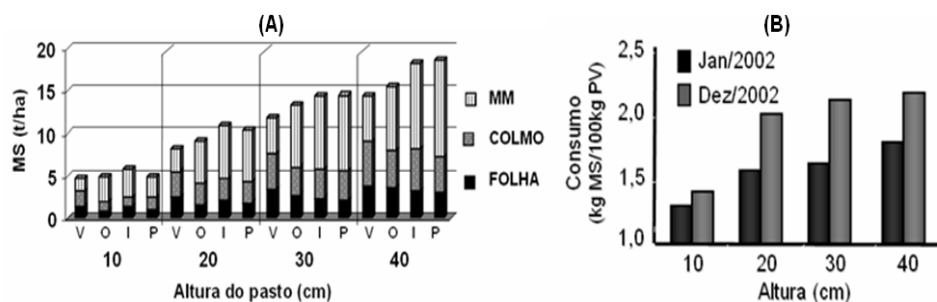


Figura 1 - Esquema de utilização da energia solar e eficiências das produções primária e secundária (*apud* Briske & Heitschmidt, 1991).

Podem ser visualizadas duas premissas relevantes num ecossistema pastagem. A primeira dita que o funcionamento do sistema depende fundamentalmente de um fluxo de energia, cuja "entrada" no sistema depende da disponibilidade de radiação solar. A segunda seria a necessidade de uma superfície de captação para a energia incidente, em que o tamanho dessa superfície e sua eficiência em transformar a energia solar em energia química dependem da disponibilidade de nutrientes

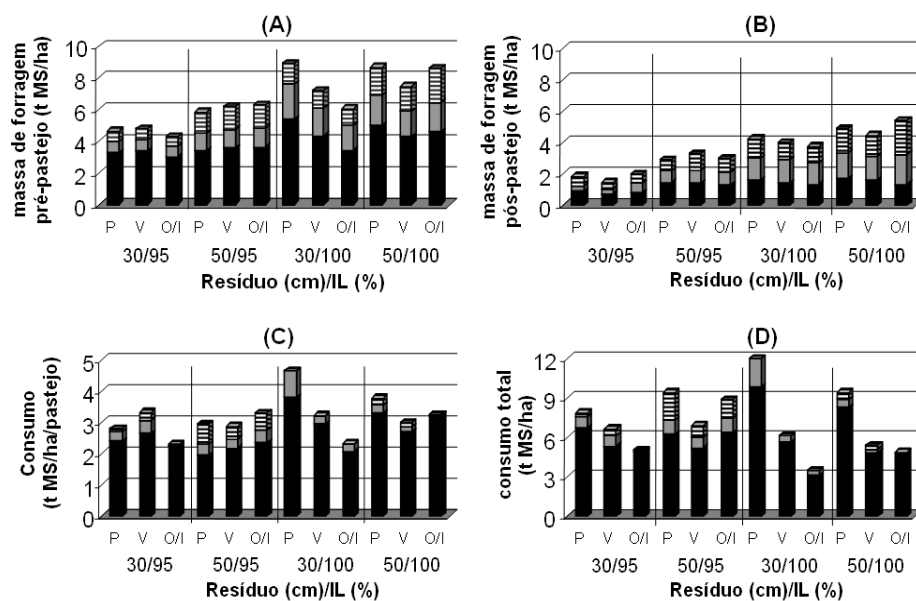
(Nabinger, 1998). Assim, após entender a pastagem como um sistema ecológico, pode-se incluir uma terceira e importante premissa, a de que o pastejo afeta ambas as premissas anteriores, por remover as superfícies de captação de energia e por modificar a reciclagem e a disponibilidade de nutrientes. Quando o animal se alimenta exclusivamente de forragem e sob pastejo, parte dos nutrientes ingeridos retorna ao sistema, mesmo que distribuídos de forma heterogênea no pasto. Por outro lado, perde-se outra parte desses nutrientes, devido à retirada de produto animal e de dejeções em torno das aguadas, áreas de descanso, estábulos etc. (Braz et al., 2002a,b e 2003).

Em um ecossistema pastagem é impossível, com lotação contínua, a otimização simultânea das produções primária e secundária, ou seja, há uma impossibilidade de se obter máxima eficiência de colheita pelo herbívoro e interceptação luminosa ótima (IL) pelo vegetal (Parsons et al., 1988). Se o pastejo intenso, por um lado, pode incrementar a produção secundária, compromete a produção primária, uma vez que ocorre redução na área foliar, com conseqüentes reflexos na capacidade do vegetal em capturar energia solar. Entretanto, o pastejo leniente, que maximiza a produção primária, reflete-se negativamente na produção secundária, por resultar em perdas por senescência de um material potencialmente consumível e redução de seu valor nutritivo. Assim, deve-se buscar o ponto de equilíbrio na combinação entre frequência e intensidade de desfolhação, no qual se alcance a produtividade animal respeitando os limites ecofisiológicos das plantas forrageiras. A maior dificuldade em se atingir este objetivo está no fato de este ponto de equilíbrio variar, dependendo da espécie forrageira e dos fatores de manejo e de ambiente, como fertilidade do solo, temperatura, luminosidade e disponibilidade de água. Esse fato pode ser observado nas Figuras 2 e 3, com os capins Marandu e Mombaça, respectivamente.



*P- primavera; V- verão; O- outono; I- inverno; MM- material morto.

Figura 2 - (A) Massa de forragem (t de MS/ha) do capim-Marandu mantido em quatro alturas do dossel forrageiro em lotação contínua (Adaptado de Molan, 2004); (B) consumo de forragem (kg MS/100 kg PV) do capim-Marandu mantido em quatro alturas do dossel forrageiro em lotação contínua (Sarmiento, 2003).



*P- primavera; V- verão; O/I- outono/inverno; 30/95, 50/95, 30/100 e 50/100- combinação entre meta de pós-pastejo (alturas de resíduo de 30 e 50 cm) e pré-pastejo (interceptações luminosas - IL, de 95 e 100 %); folha; colmo; material morto.

Figura 3 - (A) Massa de forragem no pré-pastejo (t de MS/ha); (B) massa de forragem no pós-pastejo (t de MS/ha); (C) forragem colhida por ciclo de pastejo (t de MS/ha); (D) total de forragem colhida por estação (t MS/ha), do capim-Mombaça submetido a combinações de intensidades e freqüências de pastejo em lotação rotacionada (adaptado de Carnevalli, 2003).

Desta forma, o conhecimento, da plasticidade fenotípica e da potencialidade da produção forrageira permitida pelo ambiente e manejo, aliado a compreensão da modificação no consumo e no comportamento ingestivo dos animais em pastejo, constituem pré-requisitos no desenvolvimento de estratégias racionais para a produção animal. Com isso, vislumbra-se a necessidade de se entender como cada fator ambiental atua sobre o crescimento e o

desenvolvimento das plantas, o quanto da biomassa produzida é consumida, qual a eficiência de sua transformação em produto animal e qual o efeito do pastejo sobre as estruturas de captura dos recursos do meio pelas plantas.

3 - Crescimento e desenvolvimento de uma planta forrageira

A disponibilidade de forragem deve ser entendida como a biomassa aérea viva acumulada durante o processo de crescimento das plantas que compõem a pastagem. Cada planta dessa população é formada por unidades básicas denominadas perfilhos, no caso de gramíneas, e ramificações, no caso de leguminosas (Valentine & Matthew, 1999). Assim, é necessário entender a morfofisiologia dessa unidade básica e suas respostas aos fatores do meio.

Um perfilho é formado por uma seqüência de fitômeros, um acima do outro, em diferentes estágios de crescimento (Valentine & Matthew, 1999), em que cada folha surgida no colmo corresponde a um novo fitômero. Os fitômeros são formados a partir da diferenciação do meristema apical, sendo os inferiores os mais antigos e mais desenvolvidos (Figura 4A).

Em gramíneas forrageiras, um fitômero é constituído de lâmina foliar, lígula, bainha foliar, entrenó, nó e gema axilar (Taiz & Zeiger, 1998; Cruz & Boval, 1999) (Figura 4B). Entretanto, para outros autores, como Skinner & Nelson (1994a,b), Wilhelm & McMaster (1995), Sattler & Rutishauser (1997) e Matthew et al. (1998), as raízes também constituem os fitômeros (Figura 4C). Nas leguminosas forrageiras, de acordo com Nabinger (1996), no 13º Simpósio sobre Manejo da Pastagem, o fitômero é representado pelo nó, entrenó, estípula, pecíolo e folha.

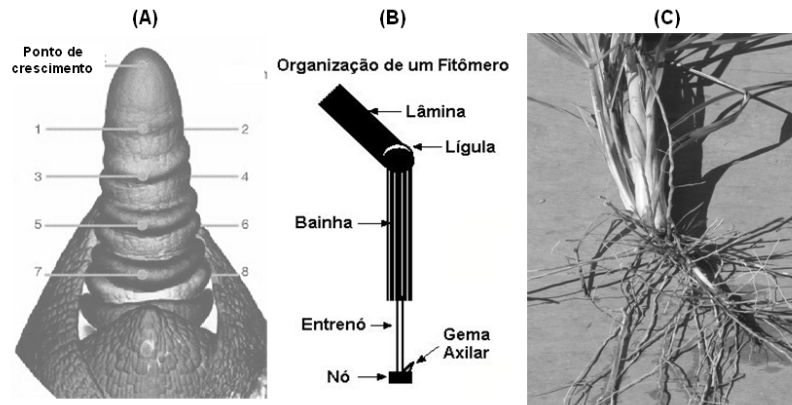


Figura 4 - (A) Meristema apical (fitômeros em lados alternados) fotomicrografado (Matthew & Hodgson, 1999); (B) Unidade funcional básica da planta (fitômero) (Nelson, 2000); (C) Fotografia de uma gramínea na qual aparecem as raízes formadas nos fitômeros mais velhos (Nascimento Jr., 2004, arquivo pessoal).

O acúmulo de fitômeros e o grau de desenvolvimento individual (expansão foliar, alongamento e espessamento dos nós e entrenós) resultam no acúmulo de biomassa em um colmo. As primeiras e mais importantes estruturas a serem formadas em um fitômero são os primórdios foliares. Nesse processo, a região meristemática subdivide-se em duas bandas. A superior e a inferior correspondem às regiões meristemáticas de formação das lâminas e bainhas foliares, respectivamente, e entre as bandas haverá a diferenciação da lígula (Figura 5). Segundo Skinner & Nelson (1995), a lígula inicia sua formação quando a folha se encontra com 20% do comprimento final. Quando a lígula se expõe, a lâmina foliar cessa seu alongamento, enquanto a bainha ainda pode-se alongar por mais dois a quatro dias (Langer, 1974).

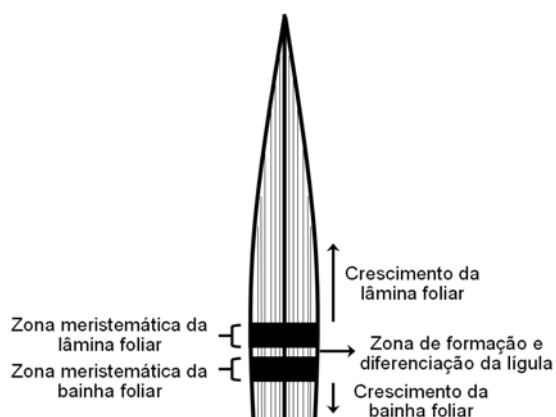


Figura 5 - Representação das zonas meristemáticas de uma folha de gramínea em desenvolvimento (Adaptado de Matthew & Hodgson, 1999).

Ao intervalo entre a iniciação de dois órgãos sucessivos dá-se o nome de plastocrono (Esau, 1977), geralmente utilizado para se estudar a ontogenia foliar, mais precisamente, a formação de dois primórdios foliares sucessivos. Por ser uma avaliação destrutiva, os pesquisadores passaram a utilizar o conceito de filocrono, definido por Klepper et al. (1982) como o intervalo entre o aparecimento de duas lâminas foliares consecutivas. Esses intervalos podem ser descritos em dias por folha ou graus-dia por folha. O tempo térmico (graus-dia), definido por Ometo (1981), é a forma mais correta, uma vez que a temperatura regula a atividade meristemática. Assim, a velocidade com que ocorre o surgimento de folhas e acúmulo de biomassa é função do tempo térmico decorrido.

A velocidade de surgimento dos primórdios foliares é relativamente constante, e o número total de folhas surgidas pode ser representado por uma função linear do acúmulo de graus-dia, enquanto o número de folhas vivas (NFV) se estabiliza quando as folhas mais velhas começam a senescer (Figura 6). Estando essas folhas senescentes mais próximas à base do perfilho, pode

haver a formação de raízes nesses fitômeros (Valentine & Matthew, 1999) (Figura 4C).

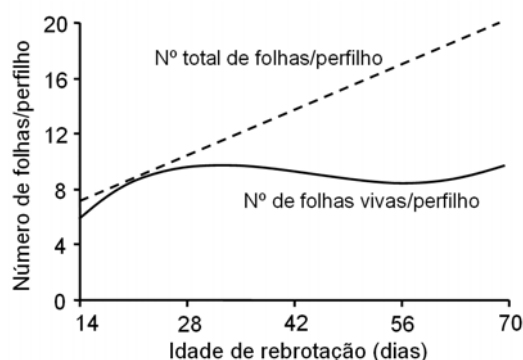


Figura 6 - Estimativa do número de folhas totais (---) e vivas (—) expandidas por perfilho do capim Tifton-85 em diferentes idades de rebrotação (Oliveira et al., 2000).

As bainhas das folhas mais novas encontram-se envoltas pelas bainhas das folhas mais velhas, formando o que é chamado de pseudocolmo (Figura 7). Com o acúmulo de folhas em um perfilho, os internódios iniciam seu alongamento para que as novas folhas formadas sejam colocadas no topo do dossel (Woledge, 1978), onde podem receber e captar RFA em maior quantidade e qualidade. Esse alongamento dos internódios, quando um perfilho está em estágio vegetativo, aumenta o filocrono devido ao maior caminho que a nova folha deve percorrer até emergir, mas, quando se inicia a transição para o estágio reprodutivo, há redução do filocrono com a elevação do meristema apical (Lemaire & Chapman, 1996; Duru & Ducrocq, 2000a,b). Dessa forma, Barbosa (2004) observou valores de filocrono de 26,5, 16,8, 11,8 e 14,2 dias no capim-Tanzânia, no inverno, primavera, verão e outono, respectivamente.

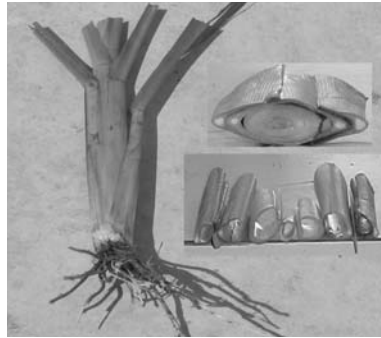


Figura 7 - Fotografia de uma gramínea na qual aparece o pseudocolmo e seu corte transversal com as bainhas arranjadas concentricamente (Nascimento Jr., 2001, arquivo pessoal).

Nas leguminosas, não havendo pseudocolmo a percorrer, ou nas gramíneas estoloníferas, se o ápice meristemático é empurrado, devido ao alongamento do entrenó, o filocrono tem comportamento similar ao plastocrono. Dessa forma, o surgimento das folhas é quase concomitante com o alongamento dos entrenós (Cruz & Boval, 1999; Nabinger, 2002).

Um perfilho primário, a partir das gemas contidas nos seus fitômeros, dá origem a outros perfilhos com o mesmo genótipo, formando uma planta. Além disso, uma única planta pode apresentar várias gerações de perfilhos, pois cada gema axilar pode potencialmente formar um perfilho, em épocas diferentes, como será explicado.

4 - Fixação e distribuição de carbono

O balanço positivo entre a fotossíntese e a respiração gera uma oferta de C que é distribuído aos diferentes “compartimentos” da planta, como folhas, colmos e raízes, de acordo com uma ordem de prioridade ditada pelas ofertas do meio externo e pela demanda interna da planta (Figura 8).

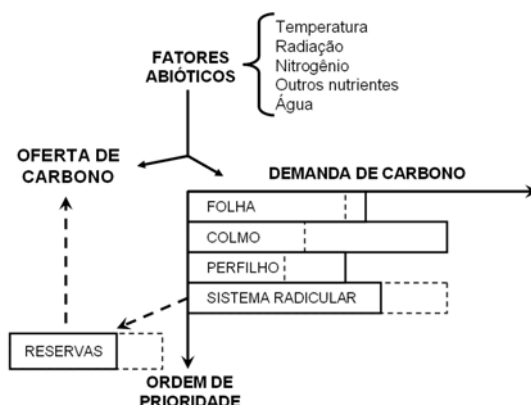


Figura 8 - Modelo hierárquico de distribuição de fotoassimilados em condições não-limitantes (—) e limitantes (-----) em gramíneas forrageiras (Adaptado de Nabinger, 1998).

A distribuição dos fotoassimilados é um processo complexo, envolvendo várias vias metabólicas. A prioridade de distribuição em uma “folha-fonte” é, em grande parte, programada geneticamente. Entretanto, existe um forte dreno, que é o componente desenvolvimento. A divisão de assimilados entre o armazenamento na própria fonte e a exportação para drenos tem sido amplamente descrita (Bélanger et al., 1992a,b; Larcher, 2000), porém existem poucas respostas à pergunta de como essa distribuição é regulada. Um fato comprovado é que a distribuição é determinada pela força do dreno, dada pelo produto do tamanho do dreno pela sua atividade, e influenciada por fatores ambientais.

Nas décadas de 50 e 60, após a publicação dos trabalhos clássicos de Graber, em 1927 (Volenec et al., 1996), foi dado às reservas orgânicas papel importante na rebrotação de plantas forrageiras após a desfolhação. Ward e Blaser (1961), tentando mostrar que essas reservas tinham maior importância que o índice de área foliar (IAF) para rebrotação após o corte ou pastejo, acabaram por observar que a rebrotação depende de ambos os fatores. Assim, duas fortes linhas de pesquisa, visando

à melhor utilização das plantas forrageiras sob corte ou pastejo, se fortaleceram, uma estudando as reservas orgânicas e outra a área foliar remanescente.

Na década de 70, Ryle e Powell (1975) indicaram que após uma desfolhação a proporção de C enviado às raízes diminui, o que foi demonstrado por Richards (1993), que observou crescimento radicular nulo por ocasião da remoção de 50% da área foliar. Isso indica que a prioridade de distribuição para a parte aérea pode ser considerada uma resposta adaptativa da planta à desfolhação, que tenta restaurar a área foliar rapidamente de forma a reduzir o período de tempo que ficam submetidas a um balanço negativo de C. Lemaire & Agnusdei (2000) afirmaram que em torno de 50% do C e 80% do nitrogênio (N) são reciclados a partir das folhas senescentes, podendo ser usados pela planta para a produção de novos tecidos foliares.

5 - Acúmulo de biomassa

Num dado período de tempo, o acúmulo líquido em biomassa vegetal (ΔP) de uma planta forrageira é o resultado da diferença entre o aumento bruto em massa, devido à formação de novos tecidos (Cr), e a diminuição, causada tanto pela senescência e decomposição de tecidos mais velhos (S) como pelo consumo de forragem (Co) (Bircham & Hodgson, 1983; Davies, 1993). Assim:

$$\Delta P = Cr - (S + Co)$$

Esse processo pode ser melhor conhecido e compreendido por meio do estudo da morfogênese, conhecida como o processo de formação de novos tecidos da parte aérea, ordenado genotipicamente e dependente de fatores ambientais. De forma resumida, a morfogênese é a formação e o desenvolvimento de sucessivos fitômeros, processo relacionado com o aparecimento de folhas que, por sua vez, determina a dinâmica de fluxo de tecidos nas plantas forrageiras (Lemaire & Agnusdei, 2000). Assim, se para cada folha nova surgida existe uma gema axilar capaz de originar um novo perfilho, o aparecimento foliar pode ser

considerado a característica central da morfogênese, e o acúmulo de biomassa o somatório das produções de perfilhos individuais formadores da pastagem.

A morfogênese vem sendo estudada desde a década de 50 em vários países, principalmente Inglaterra, Austrália e Nova Zelândia. Todavia, no Brasil, somente na década de 90, após a publicação do esquema proposto por Chapman & Lemaire (1993), algumas publicações científicas começaram a surgir (Corsi et al., 1994; Pinto et al., 1994a,b; Almeida et al., 1997; Barbosa et al., 2001a,b, 2002, 2004; Sbrissia et al., 2001, 2003; Santos, 2002). No final da década de 90 foram realizados dois importantes simpósios na área de ecofisiologia das plantas forrageiras e ecologia do pastejo, o Simpósio Internacional sobre Produção Animal em Pastejo (Gomide, 1997) e o *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology* (Moraes et al., 1999), que trouxeram importante contribuição para as pesquisas com plantas forrageiras tropicais. Cruz & Boval (1999) sugeriram a inclusão do alongamento do estolão como uma nova variável morfogênica para gramíneas estoloníferas, afetando a taxa de aparecimento foliar (TA_pF), o comprimento final das folhas (CFF), a densidade populacional de pontos de crescimento e o NFV por estolão. Sbrissia e Da Silva (2001) propuseram uma adaptação no esquema de Chapman & Lemaire (1993) para as plantas forrageiras tropicais, indicando a necessidade da inclusão do alongamento do colmo dentre as características morfogênicas e da relação lâmina/colmo (RLC) nas características estruturais (Figura 9). A RLC apresenta relevância variada de acordo com a espécie forrageira, sendo menor em espécies de colmo tenro, de menor lignificação. Essa relação pode ser utilizada como um índice de valor nutritivo da forragem e, ao lado da altura do pasto e da disponibilidade de biomassa, condiciona a facilidade de apreensão da forragem pelo animal e, portanto, seu comportamento durante o pastejo (Alden e Whitaker, 1970; Stobbs, 1973a). Em lotação contínua, Sbrissia (2004), com o

capim-Marandu, observou aumento na RLC concomitantemente ao aumento da intensidade de desfolhação.

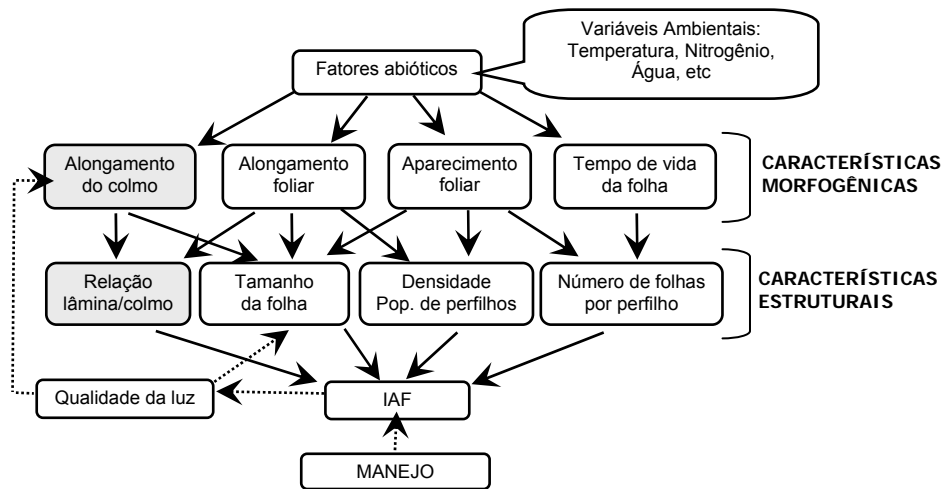


Figura 9 - Diagrama da relação entre as principais características morfológicas das forrageiras e os componentes estruturais do pasto, na fase vegetativa (Chapman & Lemaire, 1993, adaptado por Sbrissia & Da Silva, 2001).

Em gramíneas de hábito de crescimento ereto, o alongamento do colmo, como comentado por Sbrissia & Da Silva (2001), incrementa o rendimento forrageiro, porém interfere significativamente na estrutura do pasto, comprometendo a eficiência do pastejo como consequência da redução na RLC, que guarda relação direta com o desempenho dos animais em pastejo (Euclides et al., 2000). Mesmo que essa redução não afete diretamente o IAF, a distribuição de folhas no perfil do dossel é alterada pelo alongamento do colmo, o que, por sua vez, modifica a quantidade e a qualidade da luz no interior do dossel, repercutindo diretamente nas características morfológicas e no perfilhamento. Os efeitos negativos podem compensar parcial ou totalmente os benefícios do incremento em produção de

biomassa. O alongamento do colmo afeta a TApF e o CFF, também em razão do aumento no percurso da lâmina foliar para emergir do pseudocolmo (Skinner & Nelson, 1995). O CFF é determinado pela relação entre a TApF e a taxa de alongamento foliar (TAIF), uma vez que, para um dado genótipo, o período de alongamento para uma folha é uma fração constante do intervalo de aparecimento de folhas consecutivas (Robson, 1967; Dale, 1982) e determina a área foliar. Entretanto, segundo Sbrissia & Da Silva (2001), o CFF é basicamente controlado pela intensidade de desfolhação (redução do CFF com aumento da intensidade), quando comparado à frequência, como observado por Barbosa et al. (2004). O mesmo comportamento em resposta à intensidade foi verificado por Sbrissia (2004) quando avaliou o capim-Marandu em lotação contínua. Pinto (2000) observou que cerca de 60 a 75% do crescimento de cultivares do gênero *Cynodon* foi proveniente do alongamento de colmos e não apenas do alongamento de folhas, o que poderia elevar o IAF e a produção forrageira de forma diferenciada àquela proposta para plantas forrageiras de clima temperado.

As características morfogênicas inerentes ao genótipo e influenciadas pelas condições ambientais determinam as características estruturais, que, por sua vez, resultam na área foliar capaz de interceptar a RFA incidente (Figura 9). Portanto, o número e o tamanho das folhas verdes por unidade de área, determinam a capacidade de interceptação da RFA e a eficiência fotossintética do pasto.

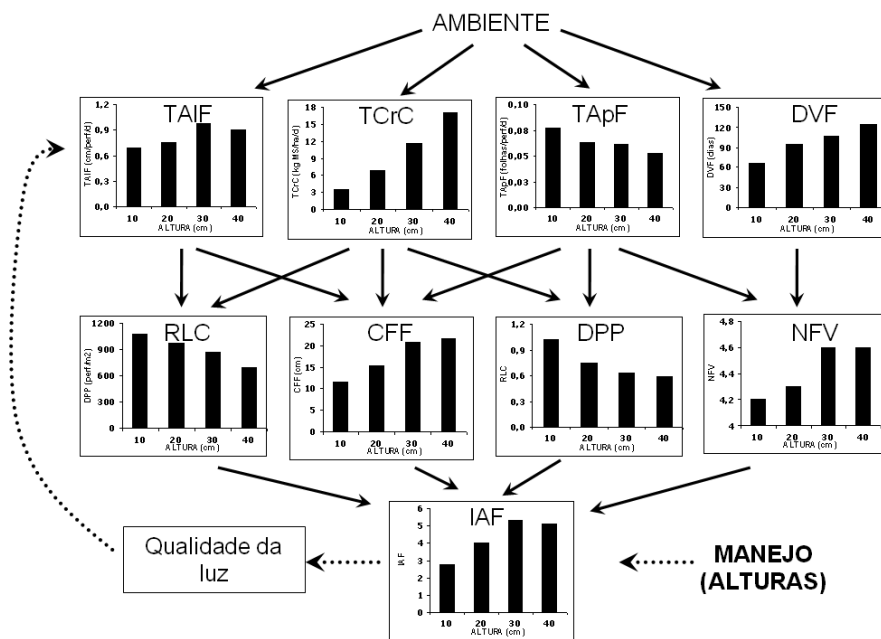
O NFV é uma constante definida genotipicamente (Davies, 1988) e estável na ausência de deficiências hídricas ou nutricionais e em condições variáveis de manejos (Pontes, 2001; Nabinger, 2002). Entretanto, pode variar de uma gramínea para outra, principalmente em razão de seu hábito de crescimento (Tabela 1).

Tabela 1 - Número de folhas vivas (NFV) por perfilho em gramíneas forrageiras tropicais

Planta forrageira	NFV/perf.	Referência
<i>Andropogon gayanus</i>	5,0	Pinto et al. (1994b)
<i>Brachiaria brizantha</i>	5,0-7,0	Corsi et al. (1994)
<i>Brachiaria brizantha</i> cv. Marandu	5,3-7,0	Marcelino et al. (2004b)
<i>Brachiaria decumbens</i>	5,0-7,0	Corsi et al. (1994)
<i>Brachiaria decumbens</i>	5,0	Gomide et al. (1997)
<i>Cynodon</i> spp. cv. Coastcross	5,6	Pinto (2000)
<i>Cynodon</i> spp. cv. Florakirk	5,8	Pinto (2000)
<i>Cynodon</i> spp. cv. Tifton-85	5,4	Pinto (2000)
<i>Cynodon</i> spp. cv. Tifton-85	6,8-10,7	Oliveira (1999)
<i>Panicum maximum</i> cv. Colônia	4,6	Pinto et al. (1994b)
<i>Panicum maximum</i> cv. Guiné	4,6	Pinto et al. (1994b)
<i>Panicum maximum</i> cv. Mombaça	4,0	Gomide e Gomide (1997)
<i>Panicum maximum</i> cv. Mombaça	2,9	Marcelino et al. (2004a)
<i>Panicum maximum</i> cv. Tanzânia	3,5	Gomide e Gomide (1997)
<i>Panicum maximum</i> cv. Tanzânia	4,8	Rosseto (2000)
<i>Panicum maximum</i> cv. Tanzânia	3,1-3,7	Barbosa et al. (2004)
<i>Panicum maximum</i> cv. Vencedor	6,0	Gomide e Gomide (1997)
<i>Penisetum purpureum</i> cv. Mott	5,4-6,8	Almeida et al. (1997)
<i>Penisetum purpureum</i> cv. Guaçú	7,1	Rosseto (2000)
<i>Setaria anceps</i> cv. Kazungula	6,6	Pinto et al. (1994b)

5.1 - Acúmulo de biomassa por perfilho

O aparecimento de folhas desempenha papel central na morfogênese e, por conseqüência, na determinação do IAF. Sendo um processo termodependente e relativamente constante (Peacock, 1975a,b; Stoddart et al., 1986), qualquer fator que altere uma variável estrutural determina grandes diferenças na estrutura do pasto (Figura 10). Sbrissia (2004), analisando o capim-Marandu, submetido a regimes de lotação contínua, observou que o IAF foi semelhante para pastos mantidos de 20 a 40 cm, porém com estruturas distintas (redução na RLC e densidade populacional de perfilhos (DPP) e aumento no CFF, com o aumento da altura).



*TAlF - taxa de alongamento foliar; TCrC - taxa de crescimento do colmo; TApF - taxa de aparecimento foliar; DVF - duração de vida da folha; RLC - relação lâmina/colmo; CFF - comprimento final da folha; DPP - densidade populacional de perfilhos; NFV - número de folhas vivas; IAF - índice de área foliar.

Figura 10 - Alterações nas características morfogênicas e estruturais do capim-Marandu mantido em quatro alturas do dossel forrageiro por meio de lotação contínua (Adaptado de Sbrissia, 2004).

A velocidade de alongamento de uma folha é uma função do comprimento da zona de alongamento na sua base e da taxa de alongamento por segmento foliar, ou seja, das taxas de alongamento nas zonas de divisão (meristema intercalar) e de expansão celular e nas zonas de deposição de nutrientes e formação da parede celular secundária (Skinner & Nelson, 1995).

A duração de vida da folha (DVF) representa o período durante o qual há acúmulo de folhas no perfilho, sem que seja

detectada qualquer perda por senescência (Lemaire, 1997), caracterizando o rendimento-teto por perfilho.

5.2 - Acúmulo de biomassa por área

O acúmulo de biomassa aérea por área é resultante da integração do desenvolvimento de todos os perfilhos - dependente da TApF, TAIF e DVF - que compõem as plantas de uma população. Conseqüentemente, é resultante do acúmulo de fitômeros por perfilho e da DPP, sendo esta dependente da capacidade de perfilhamento da planta.

O potencial de perfilhamento de um genótipo é correlacionado à sua capacidade de emissão de folhas, pois cada folha formada corresponde à geração de uma gema axilar, o que explica o papel central do aparecimento foliar na morfogênese e no acúmulo de biomassa por área. Na ausência de competição, a taxa potencial de aparecimento de perfilhos em perfilhos isolados decorre da coordenação e do sincronismo entre o desenvolvimento das folhas e o perfilhamento e é algo conhecido desde longa data (Etter, 1951; Klepper et al., 1982; Skinner & Nelson, 1994b).

A DPP no pasto (Figura 13) é resultante do equilíbrio entre a taxa de aparecimento e de mortalidade dos perfilhos. O conhecimento e a compreensão do desenvolvimento de perfilhos individuais, da DPP e de que a população é formada por perfilhos de várias gerações e tamanhos abre caminho para se compreender a relação entre o acúmulo de biomassa em perfilho individual e em uma comunidade vegetal.

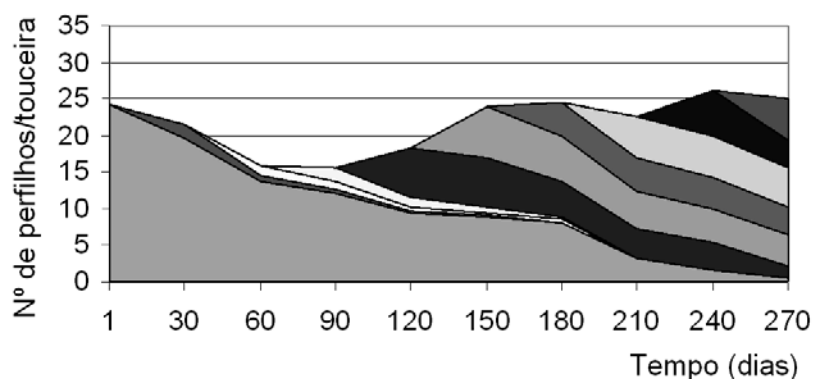


Figura 13 - Representação das gerações de perfilhos (cada tom de cinza corresponde a uma geração) em uma planta de capim-Marandu, manejada com frequência de corte a cada 3 folhas surgidas e intensidade de corte a 10cm, no período de maio de 2003 a janeiro de 2004 (Pena et al., 2004).

Considerando-se que, para um dado genótipo, há uma relação constante entre área e comprimento da folha, o produto das características estruturais da pastagem determina o seu IAF (Chapman & Lemaire, 1993).

O IAF, fator determinante da produtividade de uma cultura, é a relação entre a área de folhas de uma comunidade de plantas e a área do solo coberta por essa comunidade e sua utilização data de 1947 (Watson, 1947² citado por Black, 1962).

Numa pastagem em estabelecimento, o crescimento inicial do IAF é normalmente lento, pois, nessa fase, o número de perfilhos é pequeno e o tamanho das folhas relativamente reduzido. À medida que cada colmo produz novos fitômeros, o número e o tamanho das folhas aumentam progressivamente, aumentando o IAF e a interceptação da RFA incidente. Nessa fase, a taxa de desenvolvimento do IAF passa a ser linear

² WATSON, D.J. Comparative physiological studies on the growth of field crops. 1. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, v.11, p.41-76, 1947.

(Brougham, 1956). O aumento em IAF gera competição por luz entre as plantas, resultando em uma alteração na qualidade da luz que chega às folhas mais próximas ao solo, com reduzida quantidade de luz azul e baixa relação vermelho-vermelho distante (Deregibus et al., 1983; Deregibus et al., 1985). Isso faz com que a maior parte das gemas axilares sejam mantidas dormentes, ou seja, há uma redução, e até mesmo uma paralisação, na emissão de novos perfilhos (Davies & Thomas, 1983; Casal et al., 1986; Frank & Holfman, 1994). Aliado a isso, começa a intervir um outro componente morfogenético importante, a DVF. A partir do momento em que as primeiras folhas formadas no início da rebrotação atingem os seus limites de vida, elas começam a senescer e a taxa de aumento do IAF começa a diminuir, caracterizando a curva sigmoideal descrita por Brougham (1956). Inicialmente, a TS é menor do que a taxa de formação de novos tecidos foliares porque as primeiras folhas a morrer são as de menor tamanho (as mais velhas), enquanto as que estão surgindo são de maior tamanho (Robson et al., 1988). Estabelecido o processo de senescência e atingido o equilíbrio entre a produção e a morte de folhas, é definido o rendimento-teto do perfilho, como explicado. Nessa condição, nenhum acúmulo adicional de forragem é conseguido no pasto (Lemaire & Agnusdei, 2000), o que leva a uma produção líquida constante (Bircham & Hodgson, 1983). Em lotação contínua, isso foi observado por Pinto (2000) e Sbrissia (2004) (Figura 11), em gramíneas tropicais. Em lotação rotacionada, Carnevalli (2003) e Barbosa (2004) observaram que a máxima taxa de acúmulo líquido estava relacionada ao ponto em que o dossel forrageiro interceptava 95% da radiação incidente nos capins Mombaça e Tanzânia, respectivamente. A partir desse ponto, esses autores observaram modificação na dinâmica de produção de forragem, com elevação das taxas de senescência e acúmulo de colmo e redução na taxa de acúmulo de lâminas foliares (Figura 12).

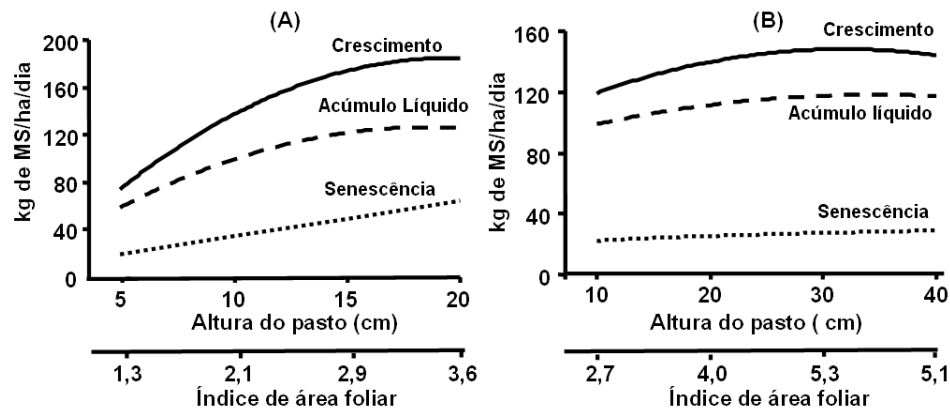


Figura 11 - (A) Taxas de crescimento, senescência e acúmulo líquido de forragem de Tifton-85, em kg de MS/ha/dia, mantido em quatro alturas do dossel forrageiro por meio de lotação contínua (Pinto, 2000); (B) Taxas de crescimento, senescência e acúmulo líquido de forragem do capim-Marandu, em kg de MS/ha/dia, mantido em quatro alturas do dossel forrageiro por meio de lotação contínua (Sbrissia, 2004).

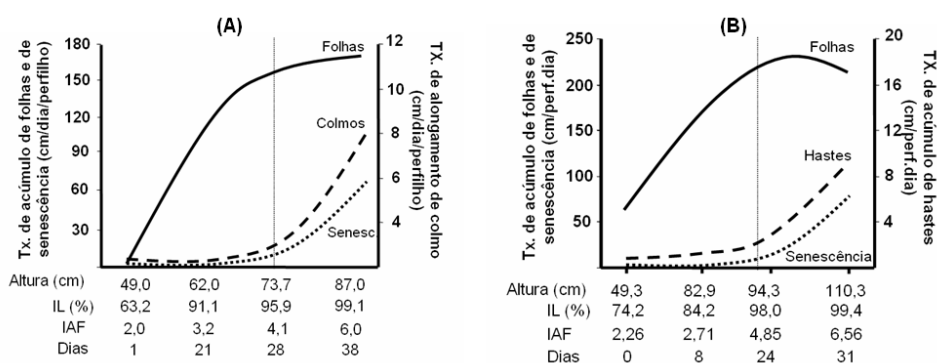


Figura 12 - (A) Taxas de acúmulo de folhas e colmo, e taxa de senescência do capim-Tanzânia, em cm/perfilho/dia, no período de rebrotação, a partir do resíduo forrageiro de 50cm de altura até 95% de interceptação luminosa, no período do inverno (Adaptado de Barbosa, 2004); (B) Taxas de acúmulo de folhas e hastes, e taxa de senescência do capim-Mombaça, em cm/perfilho/dia, no período de rebrotação, a partir do resíduo forrageiro de 50cm de altura até 100% de interceptação luminosa, no período do verão (Adaptado de Carnevali, 2003).

Raciocínio análogo ao de Brougham (1956) e de Bircham & Hodgson (1983) foi desenvolvido por Matthew et al. (1995), quando relacionaram o tamanho e a DPP em uma comunidade de plantas forrageiras (Figura 13A) como forma de expressão do acúmulo de biomassa. Inicialmente, há aumento no número e no tamanho dos perfilhos, modificando-se quando se insere o componente competição por luz, quando o aumento em tamanho dos perfilhos individuais é priorizado até chegar ao ponto de equilíbrio, que somente é “quebrado” caso não haja interrupção do desenvolvimento.

Em uma pastagem estabelecida, existe um sistema de compensação entre o tamanho e a densidade populacional de perfilhos (CTD). Em lotação contínua, de acordo com o manejo adotado (diferentes alturas, massas forrageiras, ofertas de forragem, etc.) e dentro dos limites ecofisiológicos de resistência ao pastejo, pode-se ter desde uma comunidade com elevado número de perfilhos leves até uma com baixo número de perfilhos pesados. Quando o pasto está em desequilíbrio, observa-se redução constante no número de perfilhos, levando ao processo de degradação. No caso do subpastejo, ocorre redução no número de perfilhos com aumento no crescimento individual e conseqüente redução em valor nutritivo e consumo. Em lotação rotacionada, a combinação entre intensidade e freqüência de desfolhação modifica o tempo para que o pasto atinja novamente a condição de pré-pastejo estabelecida e a trajetória das coordenadas tamanho:densidade de perfilhos (Figura 13B).

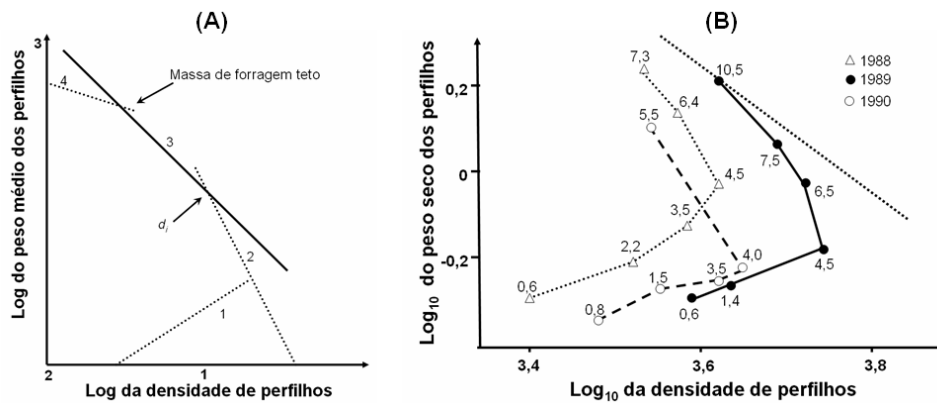
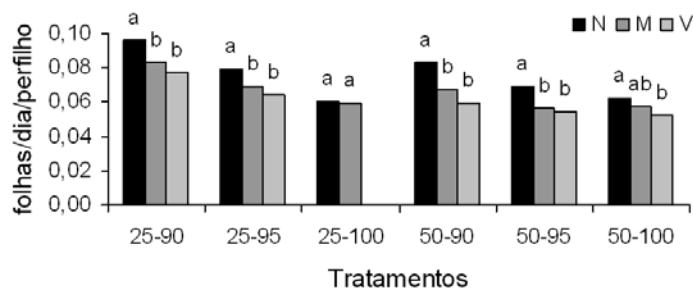


Figura 13 - (A) Ilustração esquemática da compensação multifásica tamanho/densidade populacional de perfilhos em pastos sob desfolhação. (1) Relações tamanho/densidade populacional de perfilhos indefinida; (2) Auto-compensação com área foliar variável e inclinação próxima de $-5/2$; (3) Auto-compensação com área foliar constante e inclinação próxima de $-3/2$; (4) Massa de forragem constante com inclinação de $-1,0$. (Matthew et al., 1995); (B) Trajetória das coordenadas tamanho/densidade durante a rebrotação de *F. arundinacea* Matthew et al., 1999).

Barbosa (2004), avaliando estratégias de desfolhação com o capim-Tanzânia, em lotação rotacionada, observou que a TApF foi maior nos perfilhos novos em relação aos maduros e velhos, em todos os tratamentos avaliados (Figura 14). Foi verificado que maiores frequências de desfolhação (90 e 95% IL associado aos resíduos pós-pastejo de 25 e 50 cm de altura, respectivamente) foram responsáveis por maiores diferenças na TApF entre perfilhos novos e maduros. Em contrapartida, a menor frequência (100% IL) associada a uma alta intensidade de desfolhação

(25 cm de altura de resíduo) não alterou a TApF de perfilhos novos e maduros (Figura 15). Carvalho (2002), avaliando os capins Tanzânia e Mombaça em diferentes alturas de corte, também observou maiores TApF em perfilhos novos, seguidos de maduros e velhos, respectivamente. A autora demonstrou que essas diferenças foram mais expressivas no capim-Mombaça, em relação ao capim-Tanzânia.



Médias seguidas de mesma letra, dentro de cada tratamento, não diferem entre si ($P > 0,10$)

N = perfilho novo (- de 2 meses de idade); M = maduro (2 a 4 meses de idade); V = velho (+ de 4 meses de idade)

Figura 14 - Taxa de aparecimento de folhas (folhas/perfilho/dia) em função da idade do perfilho em combinações de intensidade e freqüência de desfolhação.

A TAIF foi a característica mais influenciada pelas idades dos perfilhos. Perfilhos novos apresentaram maiores TAIF's em todos os tratamentos, com exceção do tratamento de 25 cm de altura de resíduo associada a freqüência de desfolhação de 100% IL. Outro ponto importante é que, quanto maior a freqüência de desfolhação, maiores foram as diferenças entre perfilhos novos e velhos. Também foi observado que quando as freqüências foram menores não foram verificadas diferenças entre perfilhos maduros e velhos. Resultados semelhantes foram obtidos por Carvalho (2002) com capim-Tanzânia e capim-Mombaça, em que a TALF foi reduzida com o aumento da idade do perfilho, principalmente em cortes a 10 e 20 cm. Em cortes a

40 cm, as diferenças entre idades foram menores, com maior valor registrado no perfilho maduro.

A DVF foi a característica morfogênica menos afetada pela idade do perfilho. Foram verificadas diferenças entre as idades somente nos tratamentos com altura de resíduo de 25 cm, associada a 90 ou 95% IL, com tendência de maiores DVF nos perfilhos velhos. Nos demais tratamentos não foram observados efeitos de idade do perfilho sobre essa variável. Possivelmente, devido ao fato de perfilhos velhos apresentarem baixas TApF e TAIF, a manutenção ou aumento na DVF, em relação a outras idades, seria um mecanismo de ajuste para a estabilização do número de folhas verdes por perfilho.

A frequência e a intensidade de desfolhação são ferramentas-chave para um manejo eficiente no controle da estrutura do dossel de gramíneas forrageiras. Um exemplo disso é que a elevada intensidade de desfolhação pode contribuir para prevenir o intenso alongamento do colmo no início do período seco, quando associada a frequências de desfolhação mais altas, como observado por Carnevalli (2003) e Barbosa (2004) nos capins Mombaça e Tanzânia, respectivamente.

Assim, a frequência e a intensidade de desfolhação, juntamente com os fatores abióticos, modificam o acúmulo de biomassa. O entendimento de como essa modificação ocorre e como ela se direciona vem possibilitando a base necessária para que o manejo do pastejo otimize a produção animal, sem afetar a sobrevivência e perenidade da comunidade vegetal.

5.3 - Acúmulo de biomassa e disponibilidade de fatores de crescimento

5.3.1 - Temperatura e radiação

A temperatura é o fator ambiental que provoca efeitos imediatos sobre os processos bioquímicos (respiração e fotossíntese), físicos (transpiração) ou morfogênicos das plantas (Gillet, 1984).

A amplitude do efeito da temperatura sobre a morfogênese depende da determinação genética das plantas. O incremento em crescimento com o aumento da temperatura deve-se a mudanças bioquímicas nas células, com elevação no aparecimento e no alongamento foliar. Em temperaturas muito baixas, segundo Morales (1998), a redução no crescimento tem como causa a diminuição na assimilação de CO₂. Assim, a temperatura é uma das causas da flutuação estacional da produção de biomassa.

A radiação é um fator determinante do crescimento e desenvolvimento das plantas, em que, independentemente da via metabólica utilizada pela planta, algumas enzimas da fotossíntese são rigidamente controladas pela luz. Outros processos, não diretamente vinculados à fotossíntese, são também afetados pela radiação, sendo a maioria relacionada à morfogênese. As diferentes categorias de resposta ao estresse luminoso, que podem, por sua vez, ser conseqüência do manejo do pastejo, contribuem de forma significativa para a sobrevivência do pasto.

Os efeitos morfogênicos da qualidade da luz também controlam o perfilhamento por meio do sistema fotocromo reversível, principalmente nas porções que estão sujeitas ao sombreamento devido ao desenvolvimento do dossel (Deregibus et al., 1985). A proporção de vermelho (600-700 nm):vermelho distante (700-800 nm) da luz que atinge as plantas ou partes das plantas no pasto é uma conseqüência do número de folhas, seu ângulo de disposição e a contribuição relativa da radiação difusa e direta recebidas (Smith, 1981).

Quando a RFA no interior do dossel é reduzida, o perfilhamento também é reduzido pela diminuição no número de gemas locais, pela redução da intensidade luminosa fotossintética e pela falta de desenvolvimento de algumas gemas já existentes, em razão do efeito combinado da baixa razão vermelho-vermelho distante e da menor intensidade luminosa fotossintética (Gautier et al., 1999). Portanto, é esperado que o afastamento da linha do Equador e as flutuações estacionais na qualidade de energia luminosa recebida pelas plantas produzam uma variação

correspondente na área foliar das plantas dentro de um ciclo anual de crescimento e, com isso, mudanças nas densidades populacionais de perfilhos, considerando-se que a média de vida de um perfilho seja menor que um ano (Matthew et al., 1999).

De forma geral, a oferta de CO₂ é continuamente renovada, e a competição por esse recurso praticamente inexistente. Entretanto, o uso do CO₂ por uma planta é determinado pelo nível de captura de luz, e sua assimilação de CO₂ provê tanto esqueletos de C para o crescimento das plantas quanto para a manutenção e ativação de todas as funções metabólicas, as quais determinam, em grande parte, a capacidade de aquisição de N e de outros nutrientes (Lemaire, 2001).

5.3.2 - Água

Os efeitos da deficiência hídrica são difíceis de serem dissociados dos efeitos correspondentes de menor disponibilidade de N que inevitavelmente se verificam nessas condições. Todavia, é importante considerar que os processos fisiológicos por meio dos quais essas limitações operam são diferentes. A deficiência hídrica limita a absorção de C pela limitação das trocas gasosas quando do fechamento dos estômatos, enquanto o N limita a resposta fotossintética por limitação na concentração da clorofila (Morales, 1998; Lemaire, 2001).

A quantidade de água absorvida e transportada tem relação direta com a quantidade de energia solar interceptada. A água não pode ser considerada um recurso para o crescimento das plantas, mas sim um meio de dissipar tanto o excesso de energia solar recebida pelas folhas (evitando o dessecamento foliar) como o excesso de temperatura (Lemaire, 2001). Em algumas circunstâncias, as plantas podem se beneficiar com o sombreamento, como resultado de redução na demanda de água.

Em deficiência hídrica, as plantas aumentam o crescimento radicular, primeiramente as ramificações e pêlos radiculares superficiais, adquirindo a água encontrada nos micro-poros do solo e, quando em maior grau de deficiência, se aprofundam para

alcançar a água dos horizontes subsuperficiais (Santos & Carlesso, 1998). Uma leve deficiência hídrica reduz a absorção de N e outros nutrientes absorvidos por meio do processo de fluxo de massa (Lemaire et al., 1997). Essas quantidades reduzidas de nutrientes afetam diretamente então todas as características morfogênicas e, indiretamente, as estruturais do dossel. A TApF é a última característica a ser penalizada pelas plantas (Morales et al., 1997), enquanto a TAIF é rápida e amplamente alterada, podendo ser reduzida em cerca de 60% quando a disponibilidade hídrica é reduzida em 50%.

Assim, a deficiência hídrica, com conseqüente redução no aporte de N e outros nutrientes, reduz o crescimento da parte aérea, com efeito marcante na DPP, associado a redução na assimilação de CO₂ e na capacidade fotossintéticas das folhas.

5.3.3 - Nitrogênio

O efeito de limitações nutricionais sobre a TApF não aparece de forma clara na literatura. Para manter o desenvolvimento do perfilho em condições limitantes de disponibilidade de C, parece lógico que a “economia” de assimilados comece pela penalização do perfilhamento, passando pela redução do tamanho da folha e pela redução na duração de sua vida antes de modificar a TApF. Assim, segundo Lemaire (1988), a TApF é pouco afetada pela deficiência de N em gramíneas temperadas. Em gramíneas tropicais, Garcez Neto et al. (2002), Oliveira (2002) e Alexandrino et al. (2004) observaram que a aplicação de N afetou em menor proporção a TApF, relativamente à TAIF e ao perfilhamento. Por outro lado, as gramíneas estoloníferas podem apresentar efeitos mais marcantes (Cruz & Boval, 1999). Esses autores salientaram que, quando a planta cresce em condições limitantes ou de baixa disponibilidade de N, esse efeito pode ser conseqüência da marcante redução no alongamento do entrenó que “empurraria” o ápice meristemático para fora da bainha da folha precedente.

A TAIF é outra característica altamente dependente da condição nutricional da planta, pois a zona de alongamento é um local ativo e de grande demanda de nutrientes (Skinner & Nelson, 1995). Na zona de divisão celular ocorre a maior deposição de N (Gastal & Nelson, 1994). É por isso que esse nutriente afeta diretamente a TAIF, por meio da modificação do número de células produzidas. De forma indireta, afeta a eficiência fotossintética, pela menor síntese de rubisco (Evans, 1983; Chapin et al., 1990), que também depende do acúmulo de N na zona de divisão celular.

Segundo Gastal et al. (1992), quando a planta é submetida a um alto grau de deficiência de N relativamente a um nível não limitante, a TAIF pode ser reduzida em até três a quatro vezes. Assim, plantas deficientes apresentam menor superfície para interceptar e absorver a RFA (Figura 15).

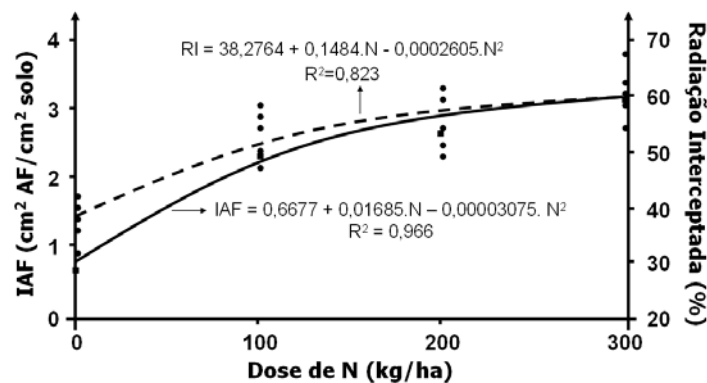
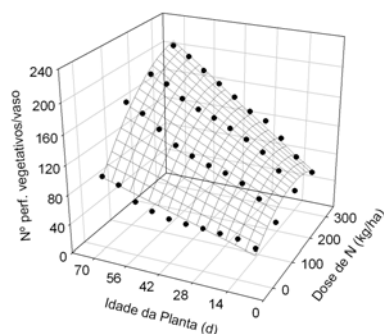


Figura 15 - Índice de área foliar (IAF, cm² de folhas verdes/cm² de solo) e radiação fotossinteticamente ativa interceptada (RI, %) do dossel forrageiro de *Cynodon dactylon* cv. Coastcross-1 até 70 dias após o corte, sob doses de adubação nitrogenada (Adaptado de Lopes, 2003).

A DVF parece ser apenas ligeiramente afetada pela disponibilidade de N (Gastal & Lemaire, 1988). Na verdade, o que se observa freqüentemente, em alta disponibilidade de N, é aumento na TS (Oliveira, 2002) e redução na DVF (Otón, 2000). De acordo com Mazzanti & Lemaire (1994), esses fatos decorrem da competição para interceptar a RFA, com o rápido fechamento do dossel, determinado pelo aumento na TAIF e maior CFF, padrão de resposta corroborado por Alexandrino et al. (2004), Garcez Neto et al. (2002) e Oliveira (2002).

Em relação ao NFV, Garcez Neto et al. (2002) e Oliveira (2002) observaram aumento linear com a aplicação de N para o capim-Mombaça e cultivares do gênero *Cynodon*, respectivamente. Entretanto, Marriot et al. (1999) não verificaram efeito de diferentes alturas e doses de adubação em *L. perenne* e *T. repens*.

Quando da deficiência de N, observa-se baixa DPP, com taxa de aparecimento de perfilhos abaixo dos valores potenciais, mesmo em pastagens com baixo IAF. Para demonstrar tal fato, podem ser vistos os resultados reportados por Adese et al. (2004a,b) relativos à população de perfilhos vegetativos (Figura 16) e reprodutivos (Figura 17) do capim-coastcross submetido a doses de N de até 300 kg/ha. Nas condições descritas, a não aplicação de N resultou em baixo perfilhamento, início precoce e intensificação no processo reprodutivo das plantas.



$$\hat{Y} = 31,4822 + 0,3794^{***}N - 0,001080^{***}N^2 + 0,9498^{***}I + 0,004738^{***}NI$$

$$R^2=0,988 \quad (p<0,0001)$$

Figura 16 - Densidade populacional de perfilhos de *Cynodon dactylon* cv. Coastcross-1 até 70 dias após uma desfolhação severa, sob doses de adubação nitrogenada (kg/ha) (Adese et al., 2004c).

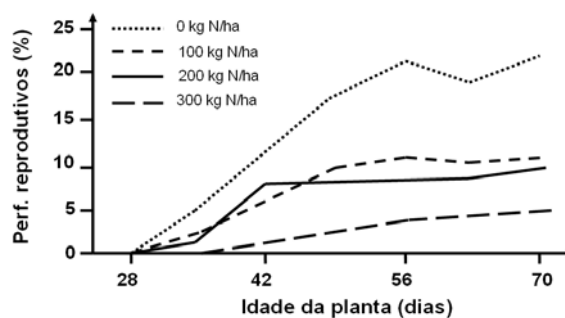


Figura 17 - Percentual de perfilhos reprodutivos de *Cynodon dactylon* cv. Coastcross-1 sob doses de adubação nitrogenada (kg/ha) (Adese et al., 2004b).

Lemaire & Gastal (1997) demonstraram que a dinâmica de aquisição de N numa população de plantas forrageiras é linearmente relacionada à dinâmica de expansão do IAF e,

segundo Lemaire et al. (1992), diretamente relacionada à oferta de água do meio.

5.3.4 - Distribuição preferencial de C

Os fatores limitantes afetam a prioridade de distribuição dos fotoassimilados (Figura 8), de modo que a redução na produção da parte aérea reflete uma maior parcela de compostos carbônicos enviados à parte subterrânea (Carvalho et al., 2001). Com a presença de fatores limitantes ao aporte de N e outros nutrientes à planta, o crescimento é inibido e o acúmulo de reservas na forma de carboidratos não estruturais é estimulado, ou seja, há aumento na proporção de assimilados que é destinada às raízes (Bélanger et al., 1992b) e diminuição da capacidade fotossintética do dossel (Gastal & Bélanger, 1993).

Em 1997, Nabinger salientou que os efeitos de deficiência hídrica ou nitrogenada sobre a distribuição dos assimilados têm conseqüências não apenas imediatas sobre o crescimento da parte aérea, mas o aumento no crescimento de raízes, em dado momento, pode contribuir para diminuir um posterior déficit. Esse tipo de funcionamento é o resultado da adaptação das plantas às variações dos recursos do meio. Numa situação de recursos escassos, a limitação do crescimento aéreo constitui uma “economia” que, traduzindo-se por maior utilização do C no crescimento radicular, permite à população vegetal realizar uma melhor exploração dos recursos mais limitantes do meio (Morales, 1998) e acumular mais reservas de carboidratos em condições desfavoráveis (Carvalho et al., 2001; Lupinacci, 2002) com o objetivo de permitir um rápido crescimento quando do restabelecimento de condições favoráveis de crescimento.

Para que haja esse saldo de C a ser enviado e armazenado no sistema radicular e base do colmo, a planta necessita alterar o coeficiente de repartição dos fotoassimilados (Figura 8). Isso é feito penalizando o alongamento dos colmos, a emissão de perfilhos e o tamanho das folhas, reduzindo, de forma generalizada, a produção de biomassa aérea. Como

conseqüência do menor crescimento aéreo e conseqüentemente menor IAF, há menor interceptação da RFA e menor fixação de C pela fotossíntese.

Em uma situação em que as condições limitantes são a RFA incidente e, ou, a temperatura, ocorre acúmulo de compostos nitrogenados, pelo menor aporte de C, que reduz o crescimento da planta (redução na TApF, na TAIF e no perfilhamento). No entanto, quando o ambiente volta a ser favorável ao crescimento, o aumento em biomassa é lento, em comparação às limitações de N e água, pois o suprimento de C é limitado, havendo a necessidade de gerar fotoassimilados.

5.4 - Considerações sobre manejo

O componente biótico mais importante na manutenção do equilíbrio de um ecossistema pastoril manejado é o herbívoro doméstico. É a partir do controle da densidade e, ou, tempo de permanência na área, do tamanho, das espécies e das categorias de animais utilizadas que o homem pode exercer o maior controle do ambiente pastoril, pois, fundamentalmente, isto significa manejar o grau de desfolhação das plantas forrageiras.

O efeito da desfolhação, por meio da freqüência e intensidade com que é realizada, reflete-se diretamente na condição das plantas que compõem a pastagem, determinando sua velocidade de crescimento, produtividade e persistência. Ao afetar a produtividade da pastagem, afeta também a capacidade de suporte. Manejar a densidade de animais de acordo com a disponibilidade de forragem, significa controlar a disponibilidade diária de pasto por animal, ou seja, a oferta diária de forragem por indivíduo. Isso se traduz em maior ou menor possibilidade de seleção da dieta e também resulta em modificações na estrutura do perfil da pastagem, o que afeta o comportamento ingestivo e o desempenho individual dos animais que utilizam o produto dessa desfolhação como fonte de energia e nutrientes. Isso ficou demonstrado por Martinichen (2003) em trabalho realizado com o capim-Tanzânia pastejado por vacas leiteiras em duas alturas de pré-pastejo (Tabela 2).

Tabela 2 - Consumo de MS de lâminas verdes e MS total (lâminas + colmos) em kg/an/dia e % de peso vivo, Curitiba, 2002

Estrutura	Consumo			
	Lâminas (kg/na/dia)	Total (kg/na/dia)	Lâminas (kg/100 kg PV)	Total (kg/100 kg PV)
Baixa	16,88 b*	20,00 a	2,84 b	3,37 a
Alta	20,48 a	21,99 a	3,47 a	3,73 a
CV (%)	16,94	22,81	16,95	22,78
P	0,15	ns	0,15	ns

*Médias seguidas da mesma letra, na mesma coluna, não diferem significativamente para o t-Test.

Fonte: Martinichen, 2003.

Ainda que o manejo de fatores abióticos, como água e nutrientes, provoque respostas da pastagem consideravelmente importantes, a magnitude dessas respostas é altamente dependente do controle da desfolhação, conforme discutido.

Para a manutenção da taxa de crescimento e da velocidade de acúmulo de massa da parte aérea no seu ponto mais elevado, a pastagem deve ser utilizada um pouco antes de ser atingido o IAF que intercepte o 95% da radiação incidente (Nabinger, 2002). O ideal seria manter a pastagem constantemente nesse IAF, o que pode ser feito por meio de lotação contínua, desde que se varie a taxa de lotação, de acordo com as mudanças nas taxas de acúmulo de forragem resultantes de variações em disponibilidade de água, radiação e temperatura.

No caso da lotação rotacionada, em que a rebrotação ocorre sem o animal, a remoção de folhas deve tentar privilegiar a manutenção de um resíduo pós-pastejo em que a área foliar remanescente permita uma taxa de crescimento relativamente acelerada, na faixa de incremento linear da curva de crescimento de Brougham (1956). Dessa forma, o período de descanso necessário para que a comunidade vegetal intercepte 95% da

radiação será reduzido, permitindo a reutilização mais cedo do piquete, dentro dos limites plásticos das plantas forrageiras.

A TApF é um processo termodependente. Assim, se o objetivo é manter um IAF constante sob lotação contínua, é preciso aumentar a taxa de lotação se as temperaturas são mais próximas do ótimo para a espécie. De forma similar, em lotação rotacionada, o manejo da desfolhação deve visar o estabelecimento de um IAF ótimo. Se no período de descanso do piquete a temperatura for alta, esse valor de IAF será atingido num tempo menor do que se a temperatura for baixa, implicando num período de descanso menor ou maior, respectivamente.

Quando se aumenta a dose de N aplicada, sem conseqüente ajuste em taxa de lotação, no caso de lotação contínua, ou diminuição no intervalo de descanso, com lotação rotacionada, pode-se estar permitindo um aumento da senescência e do acúmulo de material morto e uma diminuição na taxa de crescimento da pastagem. Isso porque se observa freqüentemente a diminuição da DVF em alta disponibilidade de N, conseqüência da concorrência por captação de luz para a realização da fotossíntese (Mazzanti & Lemaire, 1994).

O equilíbrio entre o aparecimento e morte de perfilhos é fortemente dependente do regime de desfolhação, via evolução do IAF. Esse pode, então, ser considerado fator determinante tanto do aparecimento como da morte dos perfilhos (Nabinger, 1997).

Em pastejo, uma das maiores causas da morte de perfilhos é a remoção do meristema apical, particularmente importante no período reprodutivo (Santos, 2002). Em algumas espécies, mesmo no estágio vegetativo, a remoção de folhas pode favorecer o alongamento dos entrenós inferiores e aumentar a possibilidade de decapitação dos perfilhos (Davies, 1988; Chapman & Lemaire, 1993). Outra causa da morte de perfilhos em pastagens com altas densidades populacionais de perfilhos é o déficit de C resultante da competição por luz, uma vez que esse é distribuído preferencialmente aos perfilhos mais velhos, em

detrimento dos novos perfilhos em desenvolvimento (Davies et al., 1983). Estes são os primeiros a morrer, e muitos ainda são “abortados” antes mesmo de emergirem, embora a gema tenha sido ativada.

5.4.1 - Lotação Contínua

Em lotação contínua, a DPP é determinada basicamente pelo IAF que se consegue manter, em que, por exemplo, pastejos intensos resultam em maior número de perfilhos pequenos (Hodgson, 1990; Rezende et al., 2004). A DPP também é influenciada pela disponibilidade de N, quando se comparam IAF's semelhantes. Entretanto, cabe lembrar que a DPP numa pastagem reflete primeiramente uma condição genotípica ligada a TAPF de cada espécie (Mazzanti et al., 1994).

Fica evidenciado que a forma com que a comunidade de plantas forrageiras é apresentada ao animal (estrutura do dossel forrageiro) é importante e determinante do desempenho animal. Andrade (2003), trabalhando com capim-Marandu, observou valores ligeiramente superiores de PB e DIVMO na forragem colhida nos pastos mantidos mais baixos (10 e 20 cm), apesar de os maiores valores de ganho de peso terem ocorrido nos pastos mantidos mais altos (30 e 40 cm) (Figura 18A). Isso ratifica a importância maior que o consumo tem sobre o desempenho animal, relativamente ao valor nutritivo da forragem produzida (Stobbs, 1973b; Hodgson, 1990; Mertens, 1994; Carvalho et al., 2001), e alerta para a necessidade de maior número de estudos em que a caracterização, controle e monitoramento da estrutura do dossel forrageiro sejam realizados. Pastos mantidos mais altos geraram maiores valores de ganho de peso individual, porém associados com menores taxas de lotação (Figura 18B). Por outro lado, o menor desempenho em pastos mais baixos foi contrabalançado por maiores taxas de lotação, mesmo assim as maiores produtividades (ganho de peso por hectare) foram registradas em pastos mantidos a 30 e 40 cm de altura do dossel

forrageiro (263,3; 514,3; 569,3 e 570,9 kg GPV/ha nos pastos de 10, 20, 30 e 40 cm, respectivamente).

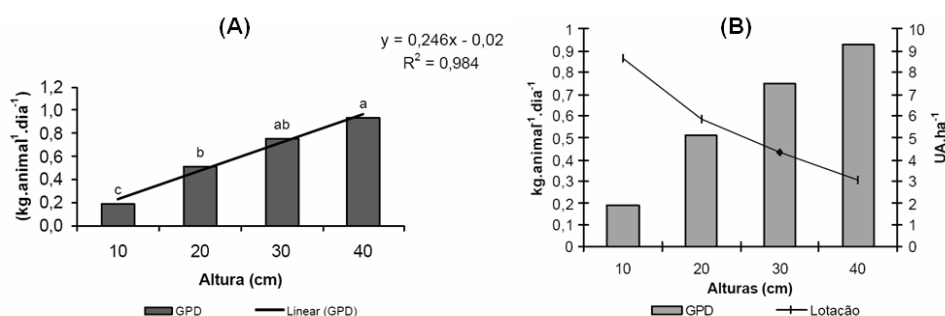


Figura 18 - (A) Ganho de peso vivo diário (GPD) de novilhas em crescimento em pastos de *B. brizantha* cv. Marandu mantidos em quatro alturas de manejo, em dezembro de 2001, janeiro de 2002 e março de 2002 (Andrade, 2003); (B) Desempenho animal e taxa de lotação em pastos de *B. brizantha* cv. Marandu mantido em quatro alturas de manejo, de dezembro de 2001 a março de 2002 (Andrade, 2003).

5.4.2 - Lotação Rotacionada

Em lotação rotacionada, a DPP aumenta após a retirada dos animais até o IAF atingir 3 a 4, quando se inicia uma redução, devido à mortalidade (Lemaire, 1997). O tempo necessário para atingir o IAF, a partir do qual ocorre perda de parte da fitomassa produzida, é variável, em virtude das condições ambientais e notadamente da disponibilidade de N. Apesar dos efeitos positivos da adequada disponibilidade de N sobre a TApP, altas disponibilidades desse nutriente podem determinar menor DPP na pastagem, devido ao mais rápido desenvolvimento do IAF e ao aumento na mortalidade (Nabinger, 1997).

Segundo Carnevalli (2003), trabalhando com o capim-Mombaça em lotação rotacionada e pastejos realizados consistentemente a 95 e 100% de IL pelo dossel e resíduos de 30 e 50 cm, da mesma forma como as plantas temperadas, o capim-Mombaça apresentou dinâmica de crescimento e acúmulo de biomassa determinados pela radiação disponível aos tecidos fotossintetizantes (variações em estrutura). Foi comum a essas plantas duas fases de rebrotação, a primeira correspondendo a um acúmulo quase que exclusivamente de folhas, e uma segunda fase, iniciada quando o IAF do pasto passava a interceptar 95% da RFA incidente, com uma drástica modificação nos processos de crescimento, com redução no acúmulo de folhas e aumento no acúmulo de colmos e material morto. Como a IL é uma prática de difícil utilização em campo, ela foi correlacionada com a altura do dossel, o que ocorreu, de forma consistente, aos 90 cm de altura, em todas as estações do ano, na IL de 95%, dados estes corroborados por Barbosa (2004), com o capim-Tanzânia.

6 - Considerações finais

O acúmulo de biomassa é um processo complexo e multidisciplinar em que ações de manejo e, ou, variações em condições de meio interferem de forma significativa e variável nos diversos estágios da produção. A própria ação do animal no ato de colheita da forragem durante o pastejo afeta a capacidade da comunidade de plantas de produzir forragem. Assim, o entendimento de como plantas e animais respondem às ações de clima são importantes, pois permitem o correto e adequado planejamento de práticas de manejo consistentes e específicas para situações particulares, respeitando os limites das plantas forrageiras e assegurando condições para que metas de desempenho animal e de sistema sejam alcançadas de forma sustentável e economicamente viáveis.

7 - Conclusões

O conhecimento da dinâmica de acúmulo de biomassa em um pasto é de grande importância para o estabelecimento de práticas de manejo que respeitem os limites ecofisiológicos das plantas forrageiras. Esse conhecimento passa pelo entendimento de como os fitômeros se organizam e se desenvolvem em uma unidade, o perfilho, e como o perfilhamento, resultante do desenvolvimento das gemas existentes nos fitômeros, forma a biomassa aérea. Essa biomassa aérea é resultante da captação da energia solar incidente e da transformação do CO₂ atmosférico em forragem, principal alimento de animais ruminantes e responsável pela interceptação da radiação incidente e recuperação do dossel após cortes ou pastejos. Devido à plasticidade fenotípica das espécies forrageiras, a biomassa pode apresentar diferentes estruturas para determinado índice de área foliar. O conhecimento detalhado da composição morfológica das plantas que compõem o dossel é importante para que se possa entender as diferenças em consumo advindas das mudanças estruturais. As diferenças em consumo são resultantes de modificações nas variáveis que compõem este processo, ou seja, taxa de bocadas, tamanho do bocado, profundidade e tempo de pastejo. Quando o dossel forrageiro intercepta 95% da radiação incidente, os processos de senescência e alongamento do colmo ainda estão incipientes e a taxa de acúmulo de folhas elevada. Dessa forma é possível elaborar, para cada forrageira, recomendações de práticas de manejo do pastejo em lotação rotacionada, em que o momento de entrada dos animais nos piquetes tenha por base a altura do pasto correlacionada a 95% de interceptação de luz, e o momento de saída, a altura do pasto cuja massa foliar residual permita uma rápida recuperação da biomassa aérea. Em lotação contínua, deve ser estabelecida a altura do pasto a ser mantida, a qual assegure recuperação contínua da massa foliar que está sendo removida pelos animais em pastejo, otimizando o consumo e desempenho animal.

8 - Referências bibliográficas

- ADESE, B., CARVALHO, C.A.B., SANTOS, R.C. et al. Efeitos de doses de nitrogênio sobre a dinâmica de perfilhamento do capim-coastcross ("Cynodon dactylon" L. Pers. cv. Coastcross-1). In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 41, Campo Grande, 2004. **Anais...** Campo Grande:SBZ, 2004a, CD-ROM.
- ADESE, B., LEMOS, V.S., MENDES, M.R.F. et al. Efeitos do nitrogênio sobre o crescimento radicular do capim-coastcross ("Cynodon dactylon" L. Pers. cv. Coastcross-1) após uma desfolha severa. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 41, Campo Grande, 2004. **Anais...** Campo Grande:SBZ, 2004b, CD-ROM.
- ALDEN, W.G., WHITAKER, I.A.McD. The determinants of herbage intake by grazing sheep: the inter relationship of factors influencing herbage intake and availability. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.21, n.5, p.755-766, 1970.
- ALEXANDRINO, E., NASCIMENTO JR., D., MOSQUIM, P.R. et al. Características morfogênicas e estruturais da *Brachiaria brizantha* cv. Marandu submetida a três doses de nitrogênio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.33, n.6, p.1372-1379, 2004.
- ALMEIDA, E.X., SETELICH, E.A., MARASCHIN, G.E. Oferta de forragem e variáveis morfogênicas em capim elefante anão cv. Mott. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 34, Juiz de Fora, 1997. **Anais...** Juiz de Fora:SBZ, p.240-242, 1997.
- ANDRADE, F.M.E. **Produção de forragem e valor alimentício do capim-Marandu submetido a regimes de lotação contínua por bovinos de corte**. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Ciência Animal e Pastagens), Piracicaba, ESALQ, 2003. Orientador: Prof. Dr. Sila Carneiro da Silva.

- BARBOSA, R.A. Características morfofisiológicas e acúmulo de forragem em capim-Tanzânia (*Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia) submetido a frequências e intensidades de pastejo. Tese (Doutorado em Zootecnia - Zootecnia), Viçosa, UFV, 2004. Orientador: Prof. Domicio do Nascimento Jr.
- BARBOSA, R.A., EUCLIDES, V.P.B., NASCIMENTO JR, D. et al. Morfogênese do capim-tanzânia em duas intensidades de pastejo. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38, Piracicaba, 2001. **Anais...** Piracicaba:FEALQ, p.95-96, 2001b.
- BARBOSA, R.A., NASCIMENTO JR, D. EUCLIDES, V.P.B. et al. Características morfogênicas e acúmulo de forragem do Capim-Tanzânia (*Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia) em dois resíduos forrageiros pós-pastejo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.2, p.583-593, 2002.
- BARBOSA, R.A., NASCIMENTO JR, D., Da SILVA, S.C. et al. Caracterização morfogênica e estrutural do capim-tanzânia submetido a combinações de intensidade e frequência de desfolhação. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 41, Campo Grande, 2004. **Anais...** Campo Grande:SBZ, 2004, CD-ROM.
- BARBOSA, R.A., NASCIMENTO JR, D., EUCLIDES, V.P.B. et al. Tillering dynamics of *Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia-1 after grazing. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19, São Pedro, 2001. **Proceedings...** Piracicaba:FEALQ, p.40-41, 2001a.
- BEGON, M.J., HARPER, J.L., TOWNSEND, C.R. **Ecology: individuals, populations and communities**. Sinauer, Sunderland, MA, USA, 1986.
- BÉLANGER, G., GASTAL, F., LEMAIRE, G. Growth analysis of a Tall Fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. **Crop Science**, v.32, n.6, p.1371-1376, 1992a.
- BÉLANGER, G., GASTAL, F., WAREMBOURG, F. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on carbon partitioning in a sward of tall fescue. **Annals of Botany**, v.70, p.239-244, 1992b.

- BIRCHAM, J.S., HODGSON, J. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. **Grass and Forage Science**, v.38, p.323-331, 1983.
- BLACK, J. N. The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). **Australian Journal Agricultural Research**, v.14, n.1, p.20-37, 1962.
- BRAZ, S.P., NASCIMENTO JR., D., CANTARUTTI, R.B. et al. Aspectos quantitativos de reciclagem de nutrientes pela fezes de bovinos sob pastejo em pastagem de *Brachiária decumbens* na Zona da Mata de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.2, p.858-865, 2002a.
- BRAZ, S.P., NASCIMENTO JR., D., CANTARUTTI, R.B. et al. Disponibilização dos nutrientes das fezes de bovinos em pastejo para a forragem. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.4, p.1614-1623, 2002b.
- BRAZ, S.P., NASCIMENTO JR., D., CANTARUTTI, R.B. et al. Caracterização da distribuição das fezes por bovinos em uma pastagem de *Brachiaria decumbens*. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, n.5, p.787-794, 2003.
- BRISKE, D.D., HEITSHMIDT, R.K. An ecological perspective. In: HEITSHMIDT, R.K., STUTH, J.W. (Eds.) *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press, Portland, Oregon, p.11-26, 1991.
- BROUGHAM, R. W. Effects of intensity of defoliation on regrowth of pasture. **Australian Journal Agricultural Research**, v.7, p.377-387, 1956.
- CARNEVALLI, R.A. **Dinâmica da rebrotação de pastos de capim-Mombaça submetidos a regimes de desfolhação intermitente**. Tese (Doutorado em Agronomia - Ciência Animal e Pastagens), Piracicaba, ESALQ, 2003. Orientador: Prof. Dr. Sila Carneiro da Silva.

- CARVALHO, C.A.B., Da SILVA, S.C., SBRISSIA, A.F. et al. Carboidratos não estruturais e acúmulo de forragem em pastagens de *Cynodon* spp. sob lotação contínua. **Scientia Agricola**, v.58, n.4, p.667-674, 2001.
- CARVALHO, D.D. **Leaf morphogenesis and tillering behaviour in single plants and simulated swards of Guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) cultivars**. PhD thesis, Massey University. 2002. Adviser: John Hodgson.
- CASAL, J.J., SANCHEZ, R.A., DEREGIBUS, V.A. The effect of plant density on tillering: the involvement of R/FR ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. **Environment Experimental Botany**, v.26, p.365-371, 1986.
- CHAPIN III, F.S., SCHULZE, E.D., MOONEY, H.A. The ecology and economics of storage in plants. **Annual Review of Ecological System**, v.21, p.423-447, 1990.
- CHAPMAN, D.F., LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: BAKER, M. J. (Ed.) Grasslands for Our World. SIR Publishing, Wellington, p.55-64, 1993.
- CORSI, M., BALSALOBRE, M.A., SANTOS, P.M. et al. Bases para o estabelecimento do manejo de pastagens de braquiária. In: PEIXOTO, A.M. et al. (Eds.) Simpósio sobre manejo da pastagem, 11, Piracicaba, 1994. **Anais...** Piracicaba:FEALQ, 1994, p.249-266.
- CRUZ, P., BOVAL, M. Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 1, Curitiba, 1999. **Anais...** Curitiba:UFPR, p.134-150, 1999.
- DALE, J.E. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat *Triticum aestivum*. **Annals of Botany**, v.50, p.851-858, 1982.

- DAVIES, A. The regrowth of grass swards. In: JONES, M.B., LAZENBY, A. (Eds.) The grass crop: the physiological basis of production. London: Chapman and Hall, p.86-127, 1988.
- DAVIES, A. Tissue turnover in the sward. In: DAVIES, R.D. et al. eds. Sward measurement Handbook, 2nd ed., Reading, p.183-216, 1993.
- DAVIES, A., EVANS, M.E., EXLEY, J.K. Regrowth of Perennial ryegrass as affected by simulated leaf sheaths. **Journal of Agriculture Science** (Cambridge), v.101, p.131-137, 1983.
- DAVIES, A., THOMAS, H. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. **Annals of Botany**, v.57, p.591-597, 1983.
- DEREGIBUS, V. A., SANSHEZ, R. A., CASAL, J. J. et al. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in humid natural grassland. **Journal of Applied Ecology**, v.22, p.199-206, 1985.
- DEREGIBUS, V.A., SANCHEZ, R.A., CASAL, J.J. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. **Plant Physiology**, v.72, p.900-912, 1983.
- DURU, M., DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany*, v.85, p.635-643, 2000a.
- DURU, M., DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. **Annals of Botany**, v.85, p.645-653, 2000b.
- ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. 2^a Ed. John Wiley and Sons, New York, 1977.
- ETTER, A.G. How Kentucky bluegrass growth. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, v.38, p.293-375, 1951.
- EUCLIDES, V.P.B., CARDOSO, E.G., MACEDO, M.C.M. et al. Consumo voluntário de *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk e *Brachiaria brizantha* cv. Marandu sob pastejo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.29, n.6, supl.2, p.2200-2208, 2000.

- EVANS, J.R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Plant Physiology**, v.72, p.297-302, 1983.
- FRANK, A.B., HOFMAN, L. Light quality and stem numbers in cool-season forage grasses. **Crop Science**, v.34, p.468-473, 1994.
- GARCEZ NETO, A. F., NASCIMENTO JR, D., REGAZZI, A. J. et al. Respostas morfológicas e estruturais de *Panicum maximum* cv. Mombaça sob diferentes níveis de adubação nitrogenada e alturas de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.31, n.5, p.1890-1900, 2002.
- GASTAL F., LEMAIRE G. Study of a tall fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. In: *Meeting of the European Grassland Federation*, 12, Dublin, 1988. **Proceedings...** Irish Grassland Association, Belclare, Ireland, p.323-327. 1988.
- GASTAL, F., BÉLANGER, G. The effects of nitrogen and the growing season on photosynthesis of fieldgrown tall fescue canopies. **Annals of Botany**, v.72, p.401-408, 1993.
- GASTAL, F., BELANGER, G., LEMAIRE, G. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. **Annals of Botany**, v.70, p.437-442, 1992.
- GASTAL, F., NELSON, C.J. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. **Plant Physiology**, v.105, p.191-197, 1994.
- GAUTIER, H., VARLET-GRANCHER, C., HAZARD, L. Tillering responses to the light environment and to the defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. **Annals of Botany**, v.83, p.423-429, 1999.
- GILLET, M. **Las gramíneas forrajeras: descripción, funcionamiento, aplicaciones al cultivo de la hierba**. Zaragoza:Acribia, 1984, 355p.
- GOMIDE, C.A.M., GOMIDE, J.A., QUEIROZ, D.S. et al. Fluxo de tecidos em *Brachiaria decumbens*. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 34, Juiz de Fora, 1997. **Anais...** Juiz de Fora:SBZ, 1997, p.117-119.

- GOMIDE, J.A. SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO. Viçosa:UFV, 1997, 471p.
- GOMIDE, J.A., GOMIDE, C.A.M. Morphogenesis and growth analysis of *Panicum maximum* cultivars. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 18, Canadá, 1997. **Proceedings...** Canadá:Plant physiology and growth, p.65-66, 1997.
- HODGSON, J. **Grazing Management: Science into practice**. New York: John Wiley and Sons, 1990, 203p.
- HOPKINS, W.G. **Introduction to plant physiology**. Toronto: John Wiley and Sons, INC, 1995, 464p.
- KEPPLER, B., RICKMAN, R.W., PETERSON, C.M. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. **Agronomy Journal**, v.74, p.798-792, 1982.
- LANGER, R. H. M. 1974. **How grasses grow**. 2.ed. London: Edward Arnold. 60p.
- LANGER, R.H.M. Tilling in herbage grasses. **Herbage Abstracts**, v.33, n.3, p.141-148, 1963.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. Editora RiMa Artes e Textos. São Carlos, 2000, 531p.
- LEMAIRE, G. Ecophysiology of grasslands: Dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. In: GOMIDE, J.A., MATTOS, W.R.S., Da SILVA, S.C. (Eds.) International Grassland Congress, 19, São Pedro, 2001. **Proceedings...** São Pedro:FEALQ, 2001, p.29-37.
- LEMAIRE, G. Sward dynamics under different management programmes. In: Meeting of the European Grassland Federation, 12, Dublin, 1988. **Proceedings...** Irish Grassland Association, Belclare, Ireland, 1988, p.7-22.
- LEMAIRE, G. The physiology of grass growth under grazing: Tissue turn-over. In: GOMIDE, J.A. (Ed.) Simpósio Internacional sobre produção animal em pastejo, 1, Viçosa, 1997. **Anais...** Viçosa:UFV, 1997, p.117-144.

- LEMAIRE, G., AGNUSDEI, M. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: LEMAIRES, G., HODGSON, J., MORAES, A., et al. (Eds.) Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. CAB International, p.265-288, 2000.
- LEMAIRE, G., CHAPMAN, D. Tissue flows in grazed plant communities. In: HODGSON, J., ILLIUS, A. W. (Eds.) The ecology and management of grazing systems. Cab international. p.3-36, 1996.
- LEMAIRE, G., GASTAL, F. N uptake and distribution in plant canopies. In: LEMAIRES, G. (Ed.) Diagnosis on the nitrogen status in crops. Springer-Verlag, Heidelberg, p.3-43, 1997.
- LEMAIRE, G., HERBERT, Y., CHARRIER, X. Nitrogen uptake capacities of maize and sorghum crops in different nitrogen and water supply conditions. **Agonomie**, v.16, p.231-246, 1997.
- LEMAIRE, G., KHAITY, M., ONILLON, B. et al. Dynamics of accumulation and partitioning of N in leaves, stems and roots of Lucerne (*Medicago sativa* L.) in a dense canopy. **Annals of Botany**, v.70, p.429-435, 1992.
- LOPES, B.A. **Crescimento e qualidade do capim - coastcross (Cynodon dactylon L. pers. Cv. Coastcross -1) sob doses de adubação nitrogenada.** Dissertação (M.Sc.), Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 84p., 2003. Orientador: Prof. Roberto Oscar Pereyra Rossiello
- LUPINACCI, A.V. **Reservas orgânicas, índice de área foliar e produção de forragem em *Brachiaria brizantha* cv. Marandu submetida a intensidades de pastejo por bovinos de corte.** Piracicaba, SP: ESALQ, 2002. 160p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia). Escola superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2002. Orientador: Prof. Dr. Sila Carneiro da Silva.
- MARCELINO, K.R.A., NASCIMENTO JR, D., Da SILVA, S.C. et al. Efeito da intensidade e frequência de desfolhação nas características morfológicas e estruturais do capim-marandu. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 41, Campo Grande, 2004. **Anais...** Campo Grande:SBZ, 2004b, CD-ROM.

- MARCELINO, K.R.A., NASCIMENTO JR, D., Da SILVA, S.C. et al. Características morfológicas e estruturais do capim mombaça sub duas intensidades de desfolhação. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 41, Campo Grande, 2004. **Anais...** Campo Grande:SBZ, 2004a, CD-ROM.
- MARRIOT, C.A., BARTHAM, G.T., BOLTON, G.R. Seasonal dynamics of leaf extension and losses to senescence and herbivory in extensively managed sown ryegrass-white clover swards. **Journal of Agricultural Science**, v.132, p.77-89, 1999.
- MARTINICHEN, D. **Efeito da estrutura do capim Mombaça sobre a produção de vacas leiteiras [Effect of the structure of Mombaça grass on the production of dairy cows]**. M.Sc. thesis (Supervisor: P.C.F. Carvalho), Universidade Federal do Paraná, Brazil: Setor de Ciências Agrárias, 2003.
- MATTHEW, C., ASSUERO, S. G., BLACK, C. K. et al. Tiller dynamics of grazed swards. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 1, Curitiba, 1999. **Anais...** Curitiba:UFPR, p.109-133, 1999.
- MATTHEW, C., HODGSON, J. **Grassview: form and function of grass**. Massey University, New Zealand, CD-ROM, 1999.
- MATTHEW, C., LEMAIRE, G., SACKVILLE HAMILTON, N.R. et al. A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. **Annals of Botany**, v.76, p.579-587, 1995.
- MATTHEW, C., YANG, J.Z., POTTER, J.F. Determination of tiller and root appearance in perennial ryegrass (*Lolium perenne*) swards by observation of the tiller axis, and potential application to mechanistic modeling. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v.41, p.1-10, 1998.
- MAZZANTI A., LEMAIRE, G. Effect of nitrogen fertilisation on the herbage production of tall fescue swards grazed continuously with sheep. 2. Consumption and efficiency of herbage utilisation. **Grass and Forage Science**, v.49, p.352-359, 1994.

- MAZZANTI, A., LEMAIRE, G., GASTAL, F. The effect of nitrogen fertilisation on the herbage production of tall fescue swards grazed continuously with sheep. 1 - Herbage growth dynamics. **Grass and Forage Science**, v.49, p.111-120, 1994b.
- MERTENS, D.R. Regulation of forage intake. In: FAHEY, G.C.JR., COLLINS, M., MERTENS, D.R., MOSER, L.E. (Eds.) Forage quality evaluation and utilization. Madison: American Society of Agronomy, Crop Science of America, Soil Science of America, 988p., 1994.
- MOLAN, L.K. **Estrutura do dossel, interceptação luminosa e acúmulo de forragem em pastos de capim-Marandu submetidos a alturas de pastejo por meio de lotação contínua.** Dissertação (Mestrado em Agronomia - Ciência Animal e Pastagens), Piracicaba, ESALQ, 159p., 2004. Orientador: Prof. Dr. Sila Carneiro da Silva.
- MORAES, A., NABINGER, C., CARVALHO, P.C.F. et al. PROCEEDINGS OF INTERNATIONAL SYMPOSIUM OF GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, Curitiba:UFPR, 1999, 410p.
- MORALES, A.S., NABINGER C., MARASCHIN, G.E. et al. Efeito da disponibilidade hídrica sobre a morfogênese e a repartição de assimilados em *L. corniculatus* L. cv. São Gabriel. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 34, Juiz de Fora, 1997. **Anais...** Juiz de Fora: SBZ, p.124-126, 1997.
- MORALES, A.A. **Morfogênese e repartição de carbono em *Lotus corniculatus* L cv. São Gabriel sob o efeito de restrições hídricas e luminosas.** Tese (Mestrado em Zootecnia)- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. UFRGS, 1998, 74p., 1998. Orientador: Gersy Ernesto Maraschin.
- NABINGER, C. Eficiência do uso de pastagens: disponibilidade e perdas de forragem. In: PEIXOTO, A.M., MOURA, J.C., FARIA, V.P. (Eds.) Simpósio sobre manejo da pastagem, 14, Piracicaba, 1997. **Anais...** Piracicaba:FEALQ, 1997, p.213-251.
- NABINGER, C. Manejo da desfolha. In: PEIXOTO, A.M., MOURA, J.C., PEDREIRA, C.G.S., FARIA, V.P. (Eds.) Simpósio sobre manejo da pastagem, 19, Piracicaba, 2002. **Anais...** Piracicaba:FEALQ, 2002, p.133-158.

- NABINGER, C. Princípios da exploração intensiva de pastagens. In: PEIXOTO, A.M., MOURA, J.C., FARIA, V.P. (Eds.) Simpósio sobre manejo da pastagem, 13, Piracicaba, 1996. **Anais...** Piracicaba:FEALQ, 1997, p.15-96.
- NABINGER, C. Princípios de manejo e produtividade de pastagens. In: CICLO DE PALESTRAS EM PRODUÇÃO E MANEJO DE BOVINOS DE CORTE, 3, Canoas, 1998. **Anais...** Canoas:ULBRA, 1998, p.54-107.
- NELSON, C.J. Shoot Morphological Plasticity of Grasses: Leaf Growth vs. Tillering. In: LEMAIRE et.al (ed.) Grassland ecophysiology and grazing ecology. CAB-International, Wallingford, UK, 2000, p.101-126, 2000.
- ODUM, E.P. **Fundamentals of ecology**. 3ª Ed., W.B. Saunders, Philadelphia, 1971.
- OLIVEIRA, M.A. **Características morfofisiológicas e valor nutritivo de gramíneas do gênero *Cynodon* sob diferentes condições de irrigação, fotoperíodo, adubação nitrogenada e idades de rebrota**. Tese (D.Sc.), Viçosa, UFV, 2002, 142p., Orientador: Prof. Odilon Gomes Pereira.
- OLIVEIRA, M.A. **Morfogênese e análise de crescimento e valor nutritivo do capim Tifton 85 (*Cynodon spp.*) em diferentes idades de rebrota**. Dissertação de Mestrado, Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1999, 94p., Orientador: Prof. Odilon Gomes Pereira
- OLIVEIRA, M.A., PEREIRA, O.G., HUAMAN, C.A.M. et al. Características Morfogênicas e Estruturais do Capim-Bermuda 'Tifton 85' (*Cynodon spp.*) em Diferentes Idades de Rebrota. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.29, n.6, supl.1, p.1939-1948, 2000.
- OMETTO, J.C. **Bioclimatologia Vegetal**. Editora Agron. Ceres Ltda. São Paulo, 1981, 425p.

- OTÓN, P.R.B. **Dinâmica da produção primária da pastagem nativa em área de fertilidade corrigida sob efeito de adubação nitrogenada e oferta de forragem.** Tese (D.Sc.), Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2000, 191p. Orientador: Gerzy Ernesto Maraschin
- PARSONS, A.J., LEAFE, E.L., COLLETT, B., et al. The physiology of grass production under grazing. II. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously-grazed swards. **Journal of Applied Ecology**, v.20, p.127-139, 1983.
- PARSONS, A.J., JOHNSON, I.R., HARVEY, A. Use of a model to optimize the interaction between frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. **Grass and Forage Science**, v.43, n.1, p.49-59, 1988.
- PEACOCK, J.M. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. 1. The thermal microclimate: its measurement and relation to plant growth. **Journal of Applied Ecology**, v.12, p.115-123, 1975a.
- PEACOCK, J.M. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. 3. Factors affecting seasonal differences. **Journal of Applied Ecology**, v.12, p.685-697, 1975b.
- PENA, K.S., SILVEIRA, M.C.T., NASCIMENTO JR. et al. Efeitos de intensidades e freqüências de desfolhação sobre a dinâmica de perfilhamento da "brachiaria brizantha" cv. Marandu. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 41, Campo Grande, 2004. **Anais...** Campo Grande:SBZ, 2004, CD-ROM.
- PINTO, J.C., GOMIDE, J.A., MAESTRI, M. Produção de matéria seca e relação folha/caule de gramíneas forrageiras tropicais, cultivadas em vasos, com duas doses de nitrogênio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.23, n.3, p.313-326, 1994a.
- PINTO, J.C., GOMIDE, J.A., MAESTRI, M. et al. Crescimento de folhas de gramíneas forrageiras tropicais, cultivadas em vasos, com duas doses de nitrogênio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.23, n.3, p.327-332, 1994b.

- PINTO, L.F.M. **Dinâmica do acúmulo de matéria seca em pastagens de *Cynodon* spp.** Dissertação (Mestrado) Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, 2000, 124p. Orientador: Sila Carneiro da Silva.
- PONTES, L.S. **Dinâmica do crescimento de azevém anual (*Lolium multiflorum* Lam.) pastejado por ovinos.** Dissertação (Mestrado em Agronomia). Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2001, 101f. Orientador: Paulo César de Faccio Carvalho.
- REZENDE, C.P., PEREIRA, J.M., PINTO, J.C. et al. Dinâmica populacional de perfilhos de capim Cameroon sob condições de pastejo. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 41, Campo Grande, 2004. **Anais...** Campo Grande:SBZ, 2004, CD-ROM.
- RICHARDS, J.H. Physiology of plants recovering from defoliation. In: BAKER, M.J. (Eds.) Grassland for our world. SIR Publishing, Wellington, 1993, p.46-54.
- ROBSON, M.J. A comparison of British and North American varieties of tall fescue. I - leaf growth during winter and the effect on it of temperature and day length. **Journal of Applied Ecology**, v.4, p.475-484, 1967.
- ROBSON, M.J., RYLE, G.J.A., WOLEDGE, J. The grass plant - its form and function. In: JONES, M.B., LAZENBY, A. (Ed.) **The grass crop: the physiological basis of production**. London: Chapman and Hall, 1988, p.25-83.
- ROSSETO, F.A.A. Desempenho agrônomo de pastagens de capim elefante cv. Guaçu (*Pennisetum purpureum* Schum.) e capim Tanzânia (*Panicum maximum* Jacq.) em sistemas de produção de leite. Dissertação (Mestrado) Piracicaba, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, 2000, 144p.
- RYLE, G.J.A., POWELL, C.E. Defoliation and growth in the graminaceous plant: the role of current assimilate. **Annals of Botany**, v.39, p.297-310, 1975.

- SANTOS, P.M. **Controle do Desenvolvimento das Hastes no Capim Tanzânia: Um Desafio.** Tese (Doutorado em Agronomia) Piracicaba, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2002, 98p.
- SANTOS, R.F., CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de engenharia Agrícola e Ambiental**, v.2, n.3, p.287-294, 1998.
- SARMENTO, D.O.L. **Comportamento ingestivo de bovinos em pastos de capim-Marandu submetidos a regimes de lotação contínua.** Dissertação (Mestrado em Agronomia - Ciência Animal e Pastagens), Piracicaba, ESALQ, 2003. Orientador: Prof. Dr. Sila Carneiro da Silva.
- SATTLER, R., RUTISHAUSER, R. 1997. The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research. **Annals of Botany**. 80: 571-582.
- SBRISSIA, A.F. **Morfogênese, dinâmica do perfilhamento e do acúmulo de forragem em pastos de capim-Marandu sob lotação contínua.** Tese (Doutorado em Agronomia - Ciência Animal e Pastagens), Piracicaba, ESALQ, 2004. Orientador: Prof. Dr. Sila Carneiro da Silva.
- SBRISSIA, A.F., Da SILVA, S.C. O ecossistema de pastagens e a produção animal In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38, Piracicaba, 2001. **Anais...** Piracicaba : SBZ, 2001, p.731-754.
- SBRISSIA, A.F., Da SILVA, S.C., CARVALHO, C.A.B. et al. Tiller size/population density compensation in Coastcross grazed swards. **Scientia Agricola**, v.58, n.4, p.655-665, 2001.
- SBRISSIA, A.F., Da SILVA, S.C., MATTHEW, C. et al. Tiller size/density compensation in grazed Tifton 85 bermudagrass swards. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.38, n.12, p.1459-1468, 2003.

- SKINNER R.H., NELSON C.J. Epidermal cell division and the coordination of leaf and tiller development. **Annals of Botany**, v.74, p.9-15, 1994b.
- SKINNER R.H., NELSON C.J. Role of leaf appearance rate and the coleoptile tiller in regulating tiller production. **Crop Science**, v.34, p.71-75, 1994a.
- SKINNER, R. H., NELSON, C. J. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. **Crop Science**, v.35, n.1, p.4-10, 1995.
- SMITH, H. Function, evolution and action of plant photosensors. In: SMITH, H. (Ed.) *Plants and daylight spectrum*. New York: Academic Press, Cap.2, p.499-508, 1981.
- STOBBS, T.H. The effect of plant structure on the intake of tropical pastures. 1. Variation in the bite size of grazing cattle. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.24, p.809-819. 1973a.
- STOBBS, T.H. The effect of plant structure on the intake of tropical pastures. 2. Differences in sward structure, nutritive value, and bite size of animals grazing *Setaria anceps* and *Chloris gayana* at various stages of growth. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.24, p.821-829. 1973b.
- STODDART, J.L., THOMAS, H., LLOYD, E.J. et al. The use of temperature-profiled position transducer for the study of lowtemperature growth in Graminae. **Planta**, v.167, p.359-363, 1986.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. **Plant physiology**. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1998. 792p.
- VALENTINE, I., MATTHEW, C. Plant growth, development and yield. In: J. White & J. Hodgson (Eds). *New Zealand Pasture and Crop Science*. Oxford University Press, Auckland, New Zealand, p.11-27, 1999.
- VOLENEC, J.J., OURRY, A., JOERN, B.C. A role for nitrogen reserves in forage regrowth and stress tolerance. **Physiologia Plantarum**, v.87, p.185-193, 1996.

WARD, C.Y., BLASER, R.E. Carbohydrate food reserves and leaf area in regrowth of orchardgrass. **Crop Science**, v.1, n.5, p.366-370, 1961.

WILHELM, W.W., McMASTER, G.S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. **Crop Science**, v.35, n.1, p.1-3, 1995.

WOLEDGE, J. The effect of shading during vegetative and reproductive growth on the photosynthetic capacity of leaves in a grass sward. **Annals of Botany**, v.42, p.1085-1089, 1978.