

# O PROCESSO DE PRODUÇÃO DE FORRAGEM EM PASTAGENS

**Carlos Guilherme Silveira Pedreira  
Alexandre Carneiro Leão de Mello  
Lyssa Otani**

## 1 INTRODUÇÃO

O uso de pastagens como principal fonte de alimento para ruminantes é comprovadamente a alternativa mais barata de alimentação dos rebanhos. O potencial das pastagens tropicais para a produção de carne e leite tem sido bastante discutido nos últimos 30 anos (de Faria et al., 1997) e reconhecido como superior ao das pastagens temperadas (da Silva & Sbrissia, 2000). Isso, no entanto, não tem surtido resultados práticos no sentido de promover altos índices de produtividade animal em nosso meio, não obstante a quantidade de tecnologia gerada, principalmente na segunda metade do século XX.

O valor econômico do recurso forrageiro só pode ser apreciado e realizado uma vez compreendidos os princípios biológicos que regem os processos de formação da produção primária e dominadas as técnicas que possibilitem utilização ótima da produção. Nesse sentido, diversos esforços têm sido bem sucedidos em apontar pontos de estrangulamento dentro do processo produtivo, mas muitos princípios básicos relacionados com a ecofisiologia das plantas forrageiras apenas recentemente têm sido elucidados de maneira satisfatória e apontados como fatores-chave da cadeia produtiva. O entendimento de como o processo de formação da produção primária ocorre em comunidades de plantas forrageiras é fundamental para que decisões sobre como explorá-las sejam

tomadas com embasamento técnico-científico e para que possam ser usufruídas como recurso econômico.

## **2 DETERMINANTES MORFOFISIOLÓGICOS DA PRODUTIVIDADE DE ESTANDES DE PLANTAS FORRAGEIRAS**

Estudos sobre a morfologia de plantas forrageiras evidenciam que a recuperação de uma pastagem após desfolha, por corte ou pastejo, é influenciada por suas características morfológicas intrínsecas, que são a área foliar remanescente, os teores de carboidratos não estruturais de reserva, bem como o número de pontos de crescimento capazes de promover a rebrota (Ward & Blaser, 1961; Gomide, 1973; Jacques, 1973; Rodrigues & Rodrigues, 1987). É consenso na literatura que o manejo da pastagem deve ser realizado tendo como um dos objetivos principais a obtenção de uma rebrota vigorosa após a utilização do pasto (Hodgson, 1990; Corsi et al., 1988). Com base na necessidade da planta em rebrotar com vigor após a desfolha, os métodos de pastejo devem procurar otimizar a interrelação entre índice de área foliar (IAF), interceptação luminosa (IL), acúmulo de carboidratos, e crescimento da pastagem. Essa interrelação é extremamente complexa e tem impacto sobre as taxas de fotossíntese foliar, que variam em função de IAF, IL, arquitetura e eficiência foliar .

Segundo da Silva & Pedreira (1997), o acúmulo de matéria seca em plantas forrageiras é resultante de interações complexas entre atributos genéticos e de ambiente sobre os processos fisiológicos e características morfológicas na determinação da produtividade. Cooper & Wilson (1970) postularam que a eficiência do dossel na conversão da energia luminosa em matéria seca é

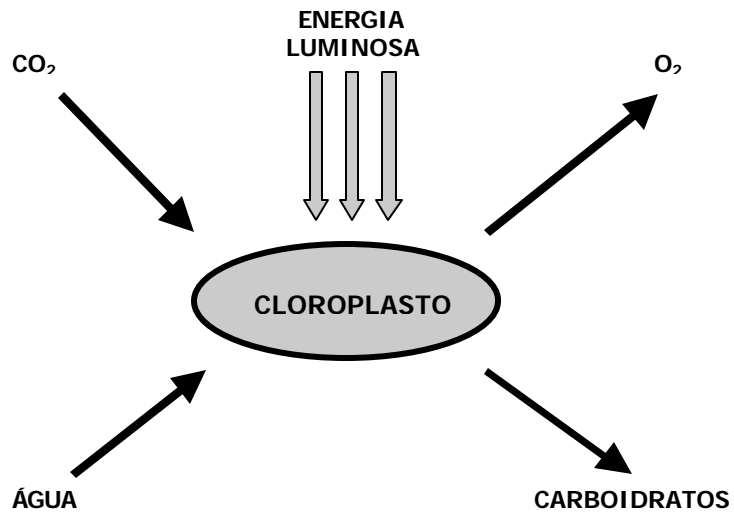
dependente das taxas de fotossíntese de folhas individuais, dos padrões de interceptação luminosa do dossel, e da distribuição da matéria seca na planta e ao longo do perfil do dossel. Verhagen et al. (1963) e Pearce et al. (1965) enfatizaram que a produção de matéria seca depende da proporção da luz incidente que é interceptada bem como da eficiência de utilização. Os autores ainda citaram que a forma, o arranjo, o tamanho, e a quantidade das folhas afetam decisivamente a interceptação e a reflexão da luz incidente no relvado.

## **2.1 Fotossíntese de folhas individuais**

A síntese de tecido vegetal tem como base carboidratos simples (energia) produzidos via fotossíntese (Figura 1), que é desencadeada quando os cloroplastos dos tecidos das folhas verdes são expostos à luz. Essa energia é utilizada para reduzir o carbono do CO<sub>2</sub> para formação de carboidratos (Hodgson, 1990). A conversão de energia, entretanto, é um processo relativamente ineficiente, onde apenas 2 a 5% da energia luminosa que chega a superfície do relvado pode efetivamente ser utilizada no crescimento do dossel (Bernardes, 1987).

A importância relativa das taxas de fotossíntese de folhas individuais na formação da produção tem sido objeto de controvérsia ao longo dos anos (Da Silva & Pedreira, 1997). Em muitos casos, a literatura reporta um suposto paradoxo baseado na inexistência de uma associação clara entre as taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> por unidade de área foliar e a produção de matéria seca. Segundo Zelitch (1982), o que ocorre é que não se deve esperar que medidas de

fotossíntese tomadas instantaneamente por unidade de área foliar, representem a



assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  de toda a planta durante a estação de crescimento.

Figura 1 - Esquema simplificado do processo fotossintético (Adaptado de Hodgson, 1990).

As folhas individuais apresentam grande variação em sua capacidade fotossintética, que é determinada por vários fatores como a quantidade de radiação solar incidente, temperatura, suprimento de água e, principalmente, o estágio de desenvolvimento da folha. Folhas completamente expandidas fazem fotossíntese com intensidade máxima e os assimilados por elas formados servem não apenas para sua própria manutenção como para atender às necessidades do meristema apical, do sistema radicular e das folhas em formação. A folha cujo limbo está parcialmente exposto, não transloca assimilados para outras partes do perfilho, usando-os para o seu próprio desenvolvimento (Milthorpe & Davidson, 1966). Com isso, a idade das folhas remanescentes após a desfolha, e sua relação com a eficiência de absorção de  $\text{CO}_2$  na taxa de acúmulo de forragem,

assume fundamental importância, como demonstrado por Brown et al. (1966). Avaliando três espécies forrageiras, alfafa (*Medicago sativa* L.), trevo branco (*Trifolium repens* L.) e *Phalaris arundinacea* (L.), esses autores observaram que plantas com predominância de folhagem remanescente apical cresceram mais rapidamente que plantas com folhagem predominantemente basal, ou seja, com folhas mais velhas. Demonstraram ainda que, plantas de *T. repens* com folhagem com idade de 1 a 2 semanas produziram mais matéria seca e absorveram mais CO<sub>2</sub> do que plantas com folhas de 3 a 4 semanas de idade. Com isso, os autores concluíram que a idade da folha e, conseqüentemente, sua eficiência, é um fator de extrema importância quando a proposta de manejo inclui a manipulação do IAF visando aumentos de produtividade. Mello et al. (2001) avaliaram a resposta fotossintética do capim Tanzânia sob quatro níveis de temperatura foliar (25, 30, 35 e 40° C) e, observaram uma taxa máxima de fotossíntese líquida (34,57 μmol de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) na temperatura de 35° C. Sob 40° C, as respostas foram mais variáveis e houve redução na taxa máxima de fotossíntese líquida (27,53 μmol de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), devido ao estresse térmico causado por esse nível de temperatura nas folhas da gramínea.

O nível de eficiência fotossintética das folhas novas depende do ambiente em que elas se desenvolvem. Se a espécie forrageira tem hábito de crescimento prostrado, o desenvolvimento de folhas novas ocorrerá em um ambiente de baixa intensidade luminosa, o mesmo ocorrendo para as folhas de perfilhos que iniciam o crescimento na base de touceiras de espécies com hábito de crescimento cespitoso (Corsi & Nascimento Júnior, 1994). Assim, folhas que se desenvolvem

em ambiente de baixa intensidade luminosa apresentam menor eficiência fotossintética que aquelas que se desenvolvem sem sofrer competição por luz.

Segundo Bernardes (1987), vários aspectos morfofisiológicos estão envolvidos na interceptação da luz pelas plantas em comunidade. Uns correspondem a aspectos relacionados com a organização espacial das folhas, podendo ser analisada pela densidade de cobertura foliar, distribuição horizontal e vertical entre as folhas e pelo ângulo foliar. Outros, correspondem àqueles relacionados com aspectos funcionais que dependem de fatores da planta e do ambiente como: idade, tipo e tamanho das folhas, saturação lumínica, flutuações na intensidade e na qualidade de luz. Verhagen et al. (1963) verificaram que a produção de matéria seca depende fundamentalmente da eficiência das folhas em utilizar a luz incidente e de como essa luz é distribuída ao longo do dossel do pasto. Observaram que a utilização da energia solar é influenciada basicamente por três fatores: a) intensidade inicial de luz, b) distribuição espacial das folhas e c) propriedades óticas das folhas.

Da Silva e Pedreira (1997) observaram que, apesar de 90% do peso seco das plantas ser oriundo da assimilação de CO<sub>2</sub> via fotossíntese (Zelitch, 1982), não parece haver limitações à produção devido as taxas fotossintéticas. O que ocorre mais provavelmente é que outras variáveis fisiológicas e de ambiente, tais como déficit hídrico e relações fonte-dreno, impõem limites à produção e à produtividade.

## 2.2 Arquitetura do relvado e fotossíntese do dossel

O aumento da biomassa em uma área cultivada depende do desenvolvimento de sua área foliar. Segundo Loomis & Williams (1969), a morfologia do dossel interfere tanto na distribuição da luz dentro da população de plantas como na circulação de ar, afetando os processos de transferência de CO<sub>2</sub> e evapotranspiração. Portanto, a arquitetura do dossel vegetativo é determinante dos padrões de interceptação luminosa pelas plantas e, provavelmente, a característica mais importante que determina sua habilidade competitiva pela luz é a altura (Haynes, 1980). Pequenas diferenças em altura podem ter grandes efeitos na competição por luz, pois uma diferença mínima é suficiente para uma folha sobrepor-se à outra. Rhodes & Mee (1980), estudando características de seleção para altas produções de matéria seca em azevém (*Lolium perenne* L.), sugeriram a morfologia como um critério eficiente de seleção de plantas de alta produção, visto que a arquitetura do dossel afeta fortemente, através de diferentes graus de interceptação luminosa, a produção de matéria seca.

A arquitetura do dossel de uma pastagem pode ser expressa, em parte, pelo seu índice de área foliar (IAF), conceito desenvolvido por Watson (1947) e definido como a relação entre a área foliar e a área de solo que essas folhas ocupam, e que possibilita um melhor entendimento das relações entre a interceptação luminosa e o acúmulo de matéria seca das plantas. A distribuição do IAF pelo perfil do dossel em plantas com diferentes morfologias pode explicar, parcialmente, eventuais diferenças observadas em produção, embora seja comprovada a existência de interações entre a morfologia e o regime de desfolha (Rhodes, 1971). Quando os intervalos entre desfolhas são curtos, plantas com

maior proporção do IAF na parte inferior do dossel apresentam maior IAF residual, o que assegura uma rápida rebrota inicial após desfolha, através de uma maior interceptação luminosa. Entretanto, se o período de rebrota é longo, as plantas de crescimento mais alto e ereto, com maiores proporções do IAF nas regiões intermediária e superior do dossel, têm tempo suficiente para acumular um grande IAF e utilizam melhor a radiação incidente, sendo, portanto, mais produtivas (Fagundes, 1999). À medida que o índice de área foliar aumenta (Figura 2) ocorre um decréscimo na penetração de luz até o nível do solo durante o crescimento de uma cultura hipotética [Brown (1984; citado por da Silva & Pedreira, 1997)].

Outro parâmetro a ser considerado no estudo da arquitetura e morfologia do dossel é o ângulo foliar. O ângulo de inserção foliar é importante pois afeta a extensão da penetração da radiação solar no dossel. Sheehy & Cooper (1973) verificaram que as taxas de crescimento da cultura variaram com a arquitetura do dossel e com o coeficiente de extinção luminosa  $k$  ( $k = - [\log_e (I/I_0)] / IAF$ , onde  $I$  e  $I_0$  correspondem aos valores de irradiância abaixo e acima da folhagem, respectivamente). Fagundes (1999) avaliou o efeito de intensidades de pastejo (5, 10, 15 e 20 cm de altura do pasto) sobre o IAF e a interceptação luminosa em pastagens de três cultivares de *Cynodon* spp. (Coastcross, Florakirk e Tifton 85). De maneira geral, os pastos mantidos mais altos, apresentaram maiores valores de IAF, IL e  $k$ , o que foi associado, provavelmente, a folhas maiores e mais horizontais, diminuindo a quantidade de luz propagada ao longo do perfil do dossel. Segundo Hay & Walker (1989), em função da grande variação em forma, tamanho, espessura e ângulos foliares, os dosséis devem apresentar, de maneira



geral, IAF de no mínimo 3,0 para a interceptação de 90 – 95% da radiação incidente.

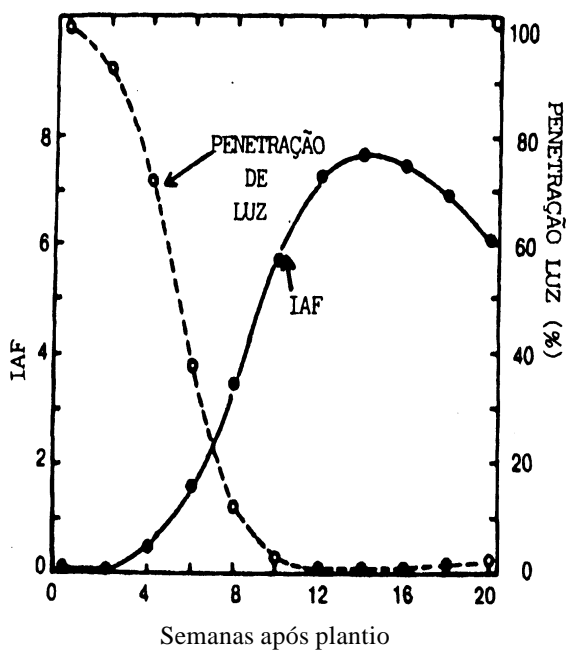


Figura 2 - Relação entre índice de área foliar e penetração de luz. Adaptado de Brown (1984), citado por da Silva & Pedreira (1997).

No caso das espécies forrageiras componentes de pastagens, as diferenças na forma de propagação e hábitos de crescimento podem permitir diferentes aproveitamentos da energia solar. Em muitas leguminosas, e principalmente no trevo branco, a radiação solar é mal aproveitada devido ao ângulo de inserção da folha com a haste ser relativamente grande (i.e., folhas predominantemente planas) e a distribuição das folhas dentro do dossel vegetativo ser menos que ótima. Existe uma grande dificuldade de penetração da luz no perfil e a luz refletida não tem a oportunidade de ser reaproveitada por difusão dentro do

dossel como ocorre numa comunidade com predominância de gramíneas onde as folhas são mais eretas (Figura 3).

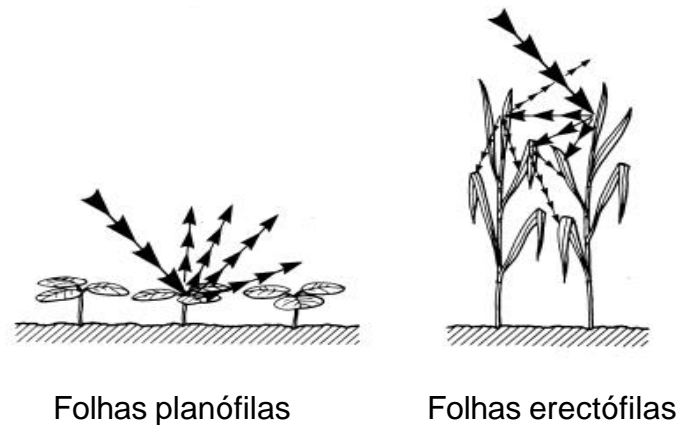


Figura 3 – Ação do ângulo foliar sobre a distribuição de luz no perfil do dossel (Gillet,1984)

Segundo Bernardes (1987), as diferenças de interceptação de luz e taxa fotossintética relacionadas com ângulo foliar ocorrem principalmente para luz direta, e são também dependentes da elevação solar. Assim, para ângulo foliar de  $0^\circ$  (folhas planófilas), as variações na produção de matéria seca em função do IAF ou da hora do dia são pequenas (Figura 4). Para um ângulo foliar de  $80^\circ$ , a produção é maior quanto maior for o IAF, ocorrendo diferenças nas horas de maior disponibilidade de radiação direta.

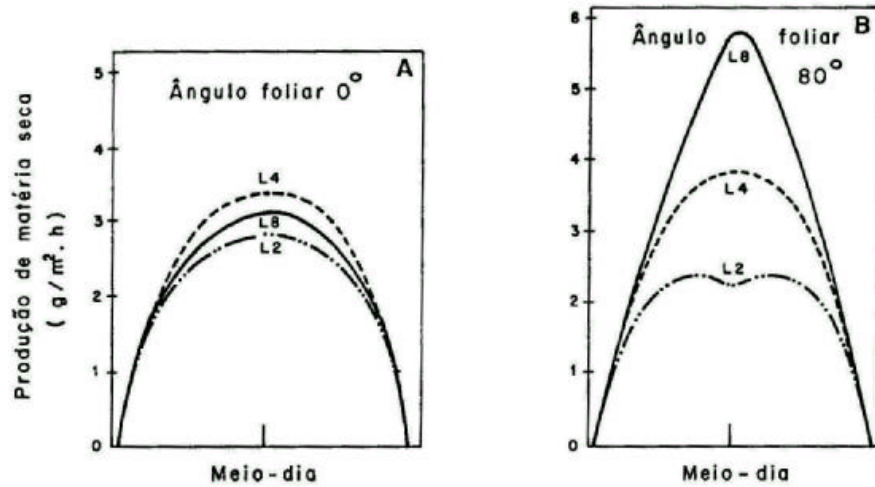


Figura 4 – Valores teóricos de produção de matéria seca para milho em dois ângulos foliares (A=0°, B=80°) e três IAFs (L) (Mitchell, 1979).

Comprovando a teoria de que folhas eretas favorecem a distribuição de luz no perfil do dossel, Warren Wilson (1961) criou uma situação hipotética e demonstrou que após provocar uma inclinação de 81° na folha, esta aumentou sua superfície iluminada em aproximadamente seis vezes, além de sua assimilação líquida total ser duas vezes maior do que quando a folha estava disposta horizontalmente, demonstrando que folhas mais eretas utilizam a luz mais eficientemente e que, em uma mesma área de projeção vertical, podem apresentar uma maior assimilação líquida do que folhas horizontais (Figura 5).

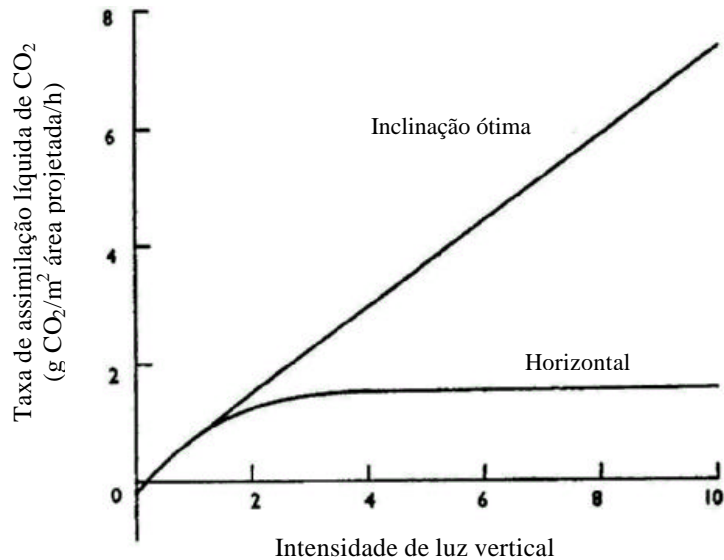


Figura 5 – Efeito da intensidade de luz sobre a assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (Warren Wilson, 1961)

A distribuição da folhagem nas camadas do perfil do dossel também afeta de forma marcante a interceptação e a distribuição de luz (Warren Wilson, 1961) e, nesse sentido, é importante conhecer como o IAF está arranjado verticalmente no dossel. Essa distribuição tem implicação não só do ponto de vista morfológico, afetando a proporção da forragem que é removida pelo corte ou pastejo a uma determinada altura, mas também é importante fisiologicamente nos processos de fotossíntese e competição por luz, especialmente em pastagens consorciadas, pois as folhas não recebem radiação de maneira uniforme, tendo as folhas apicais uma tendência de receber mais luz que as folhas basais. Entretanto, quando as folhas do topo do dossel são verticais, parte da radiação não é interceptada por essas folhas, tornando-se disponíveis para as folhas da base que, a partir daí,

passam a contribuir com a produção fotossintética do dossel (Hay & Walker, 1989).

Se uma quantidade considerável das folhas está confinada em uma camada estreita do dossel (alta densidade), há grande superposição de folhas, resultando em auto-sombreamento, principalmente se as folhas são grandes. Essa mesma quantidade de folhas distribuída em um horizonte maior do dossel, resulta em melhor distribuição e menor competição pela luz e, conseqüentemente, em taxas de crescimento mais altas (Warren Wilson, 1961).

### **2.3 Translocação de fotoassimilados para órgãos aéreos e subterrâneos: efeito de espécie e de ambiente**

Cerca de 90% do peso seco das plantas é constituído por compostos oriundos da fixação biológica do CO<sub>2</sub> atmosférico e transformação em carboidratos (fotossíntese) para serem utilizados na síntese de tecidos, como fonte de energia e translocados às diversas partes da planta (Donald, 1962; Zelitch, 1982). Em plantas C<sub>3</sub>, menos de 70% do potencial de fixação de CO<sub>2</sub> é atingido devido à competição do O<sub>2</sub> pelos sítios enzimáticos e à fotorrespiração. Do total de carboidratos assimilados, cerca de 50% é utilizado na respiração e o restante é distribuído entre os diferentes órgãos para a síntese de tecidos (Gifford et al., 1984).

Os carboidratos produzidos durante a fotossíntese são utilizados para síntese de conteúdo celular e de tecido estrutural embora mais de 50% da energia seja utilizada para suportar o crescimento de novos tecidos nas folhas, hastes e raízes e para manter os processos vitais em tecidos estabilizados. Essa demanda

energética resulta em perdas de CO<sub>2</sub> para atmosfera pela respiração. Além disso, a senescência e decomposição de folhas velhas também compromete parte dessa energia sendo importante fonte de perdas. O resultado do balanço desses efeitos em uma comunidade de plantas determina a taxa de acúmulo líquido de carbono, obtida pela diferença entre os ganhos com o processo fotossintético e as perdas respiratórias, que crescem com o aumento do IAF.

A planta absorve carbono do ar na forma de CO<sub>2</sub>, e o nitrogênio do solo através do sistema radicular. É a combinação desses dois componentes que dará origem aos novos tecidos da planta, por meio do processo de fotossíntese (Lemaire & Chapman, 1996). Quando o aporte de fotoassimilados é suficientemente grande para suplementar as necessidades dos tecidos meristemáticos, o crescimento (principalmente de folhas) pode atingir o potencial determinado pela temperatura e condições de ambiente. O excesso de assimilados pode ser armazenado em órgãos de reserva para que sejam utilizados pelas plantas quando necessário (Lemaire & Chapman, 1996).

O estudo da partição de assimilados na planta forrageira é essencial para descrever o destino do carbono na planta e estabelecer os princípios fisiológicos que regem a produtividade dos pastos nos sistemas existentes, fornecendo bases para o desenvolvimento de novas técnicas de manejo e de novos cultivares (Santos, 1999<sup>\*</sup>). O transporte de carboidratos é realizado sempre no sentido "da fonte para o dreno". Todos os órgãos de uma planta, em algum estágio de

---

<sup>\*</sup>Santos, P.M. (USP/ESALQ, Piracicaba). Palestra proferida na disciplina "Seminários em Ciência Animal e Pastagens", 1999.

desenvolvimento, funcionam como dreno e, apenas alguns órgãos (e.g., folhas) passam de dreno para fonte (Taiz & Zeiger, 1998).

A translocação de carboidratos nas plantas segue alguns padrões gerais com as fontes exportando carboidratos para os drenos mais próximos. A partição de carboidratos e a importância relativa dos drenos muda ao longo do ciclo da planta, de acordo com a distribuição espacial e função fisiológica dos tecidos em crescimento. Durante a fase vegetativa os meristemas apical e radicular são mais importantes, mas durante a fase reprodutiva as sementes se tornam os drenos preferenciais (Santos, 1999\*).

Vários modelos têm sido desenvolvidos para explicar a partição de carbono entre a parte aérea e raízes. Os modelos alométricos propõem uma relação fixa entre a taxa de crescimento das raízes e da parte aérea, enquanto os de equilíbrio funcional baseiam-se na taxa de atividade das mesmas. Apesar de empíricos, esses modelos auxiliam estudos cujo objetivo é verificar o efeito de determinados fatores sobre a relação "parte aérea:raízes" (Santos, 1999\*). O Modelo de Thornley é baseado na assimilação e transporte de carbono e nitrogênio e tem sido utilizado para explicar a resposta das plantas a fatores como deficiência hídrica e mineral, luminosidade, CO<sub>2</sub>, desfolha e redução do sistema radicular. Os modelos hormonais sugerem que as raízes produzem substâncias que regulam o crescimento da parte aérea e vice-versa, porém evidências atuais indicam que este não é o principal mecanismo de controle em plantas normais (Wilson, 1988; Caloin, 1994)

A partição dos carboidratos depende de uma série de fatores fisiológicos, genéticos, e do meio, que, em alguns casos, podem ser manipulados de modo a

umentar a produtividade da pastagem. Wilson & Jones (1982) trabalharam com populações de azevém com diferentes taxas de respiração e, determinaram que uma redução de 20% na taxa respiratória dos tecidos maduros levou a um aumento de 10% na produção. A menor taxa de respiração dessas populações, segundo os autores, parece estar associada a uma redução na respiração de manutenção.

O estágio de desenvolvimento das plantas também pode determinar o padrão de distribuição dos carboidratos, estabelecendo características de adaptação de cada espécie ou cultivar. Em pastos de azevém já estabelecidos e em estágio reprodutivo, Parsons & Robson (1981) verificaram uma redução acentuada no teor de carboidratos alocado para o sistema radicular, coincidindo com o início do alongamento das hastes. Em áreas recém implantadas, onde o capim não sofreu vernalização e, conseqüentemente, não passou para o estágio reprodutivo, essa alteração na partição de carboidratos não foi observada. Engels (1994) avaliou o efeito da temperatura sobre o desenvolvimento de milho e trigo e demonstrou que, para essas espécies, o equilíbrio entre a atividade da parte aérea e das raízes é obtido através de mudanças na atividade específica de cada órgão. Já Nijs & Impens (1997), trabalhando com azevém, demonstraram que a planta alterou o padrão de partição de carboidratos em resposta à temperatura, a fim de atingir o equilíbrio, não havendo, porém, resposta nesse sentido quando o nível de CO<sub>2</sub> foi alterado.

Outro aspecto importante da produção, que depende da partição de carbono na planta, é o potencial de competição das espécies por fatores de crescimento (Santos, 1999\*). Em solos de alta fertilidade geralmente ocorre



competição por luz sendo favorecidas, nesse caso, as plantas que são capazes de alterar sua partição interna em favor da parte aérea. Segundo Aerts (1999), esses ambientes são, em geral, dominados por espécies perenes, de porte alto, com distribuição de folhas relativamente uniforme e de elevado ritmo de crescimento. Essas espécies apresentam altas taxas de renovação de tecidos e um elevado nível de plasticidade durante a diferenciação foliar. Olf (1992) avaliou o efeito da luminosidade e nível de nutrientes sobre o desenvolvimento de seis espécies forrageiras e constatou que baixa luminosidade e alto nível de nutrientes favoreceram a produção de folhas, enquanto que, alta luminosidade e baixo nível de nutrientes favoreceram a produção de raízes. Fulkerson & Slack (1995) observaram que no início da rebrota do azevém, as folhas eram o dreno preferencial de carboidratos, porém, após a expansão da primeira folha, o dreno principal passou a ser a coroa. Em outro experimento, os mesmos autores verificaram que desfolhas realizadas após o aparecimento de três folhas, permitiam que a planta expressasse seu potencial máximo de produção no pastejo subsequente, pois esse intervalo foi suficiente para que houvesse a total reposição das reservas de carboidratos da planta (Fulkerson & Slack, 1994).

No caso das pastagens, as plantas de maior interesse são aquelas que apresentam mecanismos de tolerância ao pastejo, caso em que os processos fisiológicos envolvidos dependem, em grande parte, da partição de carboidratos na planta (Santos, 1999\*). Comparando duas variedades de *Panicum coloratum* L. quanto à adaptação ao pastejo, Dyer et al. (1991) observaram que a variedade mais adaptada produziu e armazenou mais carboidratos nas folhas, armazenou menos carboidratos nas hastes, apresentou maior atividade no floema e enviou

mais carboidratos para as raízes (o principal órgão de reserva). Segundo os autores, os resultados sugerem que o armazenamento de carboidratos em formas prontamente disponíveis para utilização após desfolha é um importante mecanismo de adaptação ao pastejo. Essa reserva, no entanto, deve ser feita em órgãos que apresentem pouca acessibilidade aos animais.

O estudo da partição de nutrientes na planta forrageira também é importante para tomadas de decisão de manejo da pastagem. Fatores como a transição das folhas de dreno para fonte, padrão de distribuição dos carboidratos das fontes para os drenos, localização dos órgãos de reserva preferenciais, velocidade de translocação dos carboidratos e, conseqüentemente, da produção de tecidos e da formação de reservas, devem ser considerados na determinação da freqüência, intensidade e época de pastejo (Santos, 1999\*).

#### **2.4 Síntese de tecidos e senescência**

A pastagem é uma entidade dinâmica, na qual os processos de produção de novos tecidos, perdas por senescência e por pastejo ocorrem simultaneamente e quase que continuamente (Da Silva & Pedreira, 1997). O método de pastejo pode afetar a fisiologia e a morfologia das plantas forrageiras conforme a intensidade e a freqüência de desfolha repetida sobre uma mesma unidade e, com isso, o crescimento da planta pode ser afetado (Rodrigues & Rodrigues, 1987; Mazzanti, 1997).

Para que sistemas de produção animal baseados na utilização de forragens possam ser planejados e eficientemente utilizados é necessário compreender melhor a capacidade com que cada espécie consegue repor sua área foliar, em

resposta aos diferentes padrões de desfolha e a interação com a variação dos fatores ambientais que controlam esse crescimento. Para isso, conhecimentos básicos sobre a resposta ecofisiológica e sobre as variáveis morfogênicas que determinam o acúmulo e morte de tecidos dessas espécies são necessários, podendo-se apontar algumas características que devem ser levadas em consideração quando se for comparar o crescimento de diferentes espécies ou cultivares: taxa de aparecimento e senescência de órgãos, alongamento e longevidade das folhas, número máximo de folhas vivas, aparecimento e morte de perfilhos (Mazzanti, 1997).

O crescimento caracterizado pela emissão de novas estruturas (folhas e/ou hastes), é o principal determinante da produção de matéria seca. Contudo, o processo de senescência atua no mesmo ambiente e de forma antagônica ao crescimento, gerando um efeito compensatório e homeostático sobre a produção de forragem (Hodgson et al., 1981; Hodgson, 1990). O aparecimento, a senescência, e a morte de folhas são processos de maior relevância para caracterizar o fluxo de biomassa em um dossel e para determinar o IAF da pastagem, juntamente com sua população de perfilhos (Gomide & Gomide, 1999). Por isso, esses processos constituem índices importantes na condução do manejo objetivando maior produção da forragem e eficiência na utilização da forragem produzida.

As plantas superiores apresentam formas ou hábitos de crescimento diferentes conforme o genótipo (Nabinger, 1997). De acordo com Chapman & Lemaire (1993), a morfogênese de plantas forrageiras pode ser definida como a dinâmica de geração (*genesis*) e da expansão da forma da planta (*morphos*) no

espaço, ou seja, é o estudo da origem e do desenvolvimento dos diferentes órgãos de um organismo, da sucessão de eventos determinantes da produção, expansão e forma da planta no espaço (Gomide, 1997). A morfogênese pode ser estudada em termos de taxa de aparecimento de novos órgãos (organogênese), taxa de expansão (crescimento) e taxa de senescência e decomposição (Nabinger, 1997).

Para uma pastagem formada com plantas forrageiras no estágio de crescimento vegetativo, Lemaire & Chapman (1996) apontaram que a morfogênese pode ser descrita por três características básicas: 1) taxa de aparecimento de folhas (TAF); 2) taxa de alongação de folhas (TEF); e 3) tempo de vida da folha. A morfogênese é definida no contexto da planta individual ou de unidade básica de crescimento conhecida como perfilho em gramíneas e estolão de raiz em algumas leguminosas. Essas características são determinadas geneticamente, embora também sofram influência de fatores ambientais como temperatura, luz, suprimento de nutrientes e as condições hídricas do solo. As combinações dessas características morfogenéticas determinam as principais características estruturais da pastagem (Lemaire & Chapman, 1996):

1) tamanho da folha: que é determinada pela taxa de aparecimento de folhas e pela taxa de expansão de folhas, uma vez que o tempo de alongação de uma folha depende diretamente do aparecimento da folha subsequente (Dale, 1982 citado por Lemaire & Chapman, 1996);

2) densidade de perfilhos: relacionado particularmente com a taxa de aparecimento de folhas, que determina o número potencial de pontos de

aparecimento de perfilhos, quando comparadas com aquelas com taxa de aparecimento de folhas reduzida;

3) número de folhas verdes por perfilho: é o produto direto do tempo de vida da folha e da taxa de aparecimento de folhas.

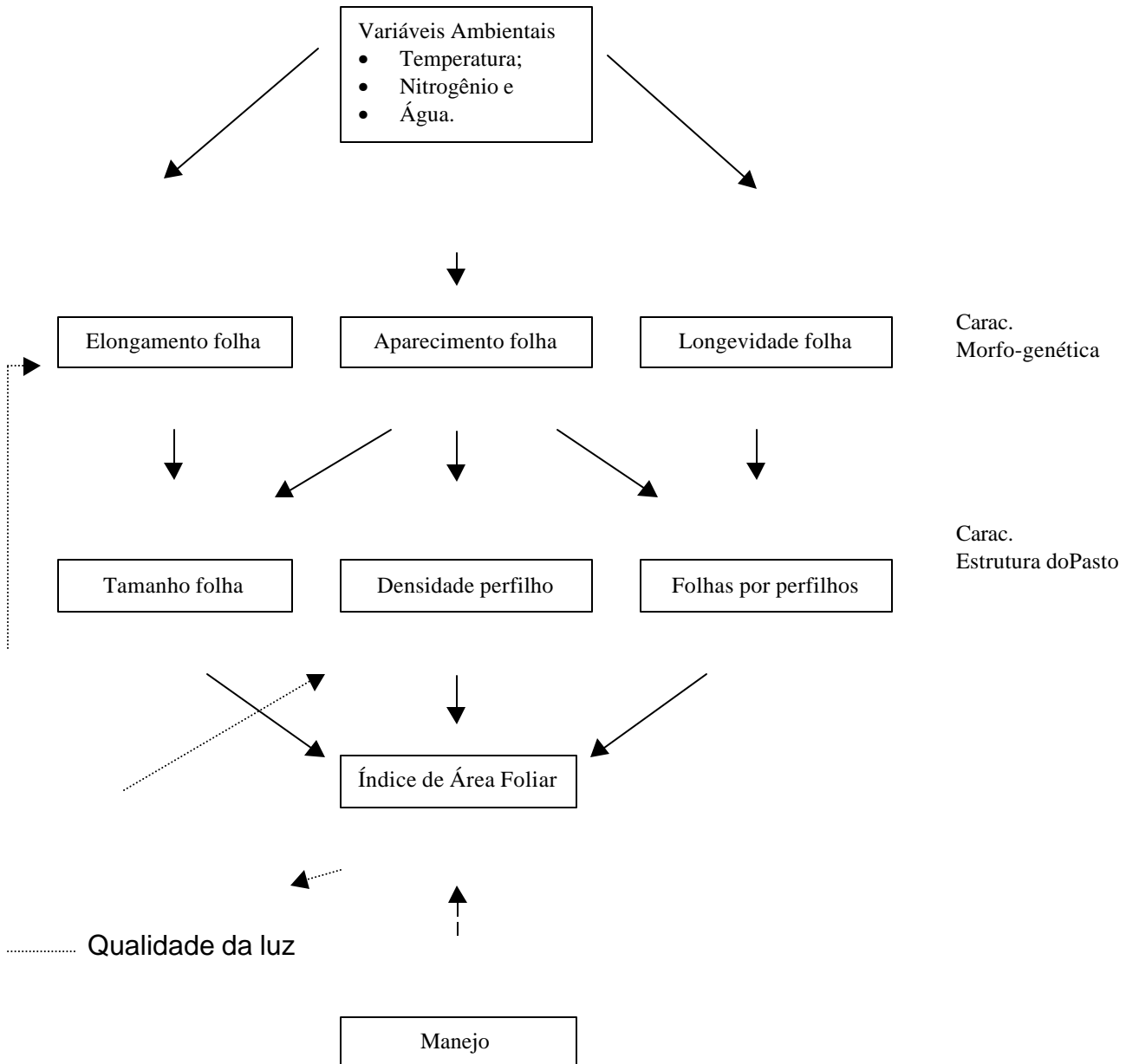


Figura 6 – Relação entre variáveis morfogênicas e características estruturais do pasto (Lemaire & Chapman, 1996).

A combinação dessas três características estruturais da comunidade de plantas dá origem ao índice de área foliar que define a interceptação luminosa realizada pela planta forrageira. Variações no IAF provocam efeito direto na interceptação luminosa, por sua vez podem promover alterações relativamente rápidas na densidade dos perfilhos, podendo ainda agir em menor intensidade e mais em longo prazo nas demais características estruturais e morfogenéticas (Lemaire & Chapman, 1996).

### **Crescimento**

O desenvolvimento de uma planta é caracterizado pelo aparecimento da haste primária, a partir da semente, que por sua vez produz folhas seguindo um ritmo determinado geneticamente e que é função da ação da temperatura ambiente sobre o meristema apical (Nabinger, 1997). Folhas se formam a partir do desenvolvimento de primórdios foliares que surgem na forma de pequenas protuberâncias alternadamente de cada lado do domo apical (Langer, 1972), numa sucessão acrópeta, em posições regulares, definidas e características para cada espécie (Pinto et al., 1994), originando os fitômeros, unidades de crescimento das gramíneas (Gomide & Gomide, 1999). Cada fitômero é constituído de lâmina e bainha foliares, entrenó, nó e gema (Wilhelm & McMaster, 1995). Cada folha produzida possui gemas axilares capazes de originar novas hastes com características idênticas à que lhe deu origem, o perfilho (Gomide, 1997). A contínua emissão de folhas e perfilhos garante a restauração da área foliar após a

desfolha garantindo a produtividade e a perenidade da pastagem (Gomide & Gomide, 1999).

A produção de folhas num perfilho é um processo contínuo, existindo quatro tipos de folhas que apresentam características próprias durante o seu ciclo de vida. As folhas em expansão que estão envolvidas pelo pseudo-colmo (crescimento); folhas emergentes apresentando as lâminas visíveis; folhas completamente expandida em uma fase de máximo desempenho fotossintético (maturidade) e as folhas senescentes (Gomide, 1997b). Parte do período de crescimento pode acontecer no interior das bainhas de outras folhas até que possa ser visível. O ciclo de vida de folhas sucessivas em um perfilho está intimamente relacionado, uma vez que o aparecimento de uma nova folha, a cessação do crescimento da folha anterior e a senescência de uma folha madura acontecem mais ou menos ao mesmo tempo. Isto define um número mais ou menos constante de folhas em um perfilho (Hodgson, 1990) (Tabela 1).

Tabela 1 – Número médio de folhas vivas por perfilho, em algumas gramíneas forrageiras tropicais.

| Planta forrageira                                  | Valor     | Referência             |
|--|-----------|------------------------|
| <i>Andropogon gayanus</i>                          | 5         | Pinto et al. (1993)    |
| <i>Brachiaria brizantha</i>                        | 5,0 a 7,0 | Corsi et al. (1994)    |
| <i>Brachiaria decumbens</i>                        | 5,0 a 7,0 | Corsi et al. (1994)    |
| <i>Brachiaria decumbens</i>                        | 5         | Gomide et al. (1997)   |
| <i>Cynodon</i> spp. (nº máximo obtido aos 28 dias) | 10,7      | Oliveira et al. (1998) |
| <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>Panicum maximum</i> cv. Colômbia                | 4,6       | Pinto et al. (1993)    |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Guiné                   | 4,6       | Pinto et al. (1993)    |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Vencedor                | 6,0       | Gomide & Gomide        |

|                                       |           |                                     |
|---------------------------------------|-----------|-------------------------------------|
| <i>Panicum maximum</i> cv. Mombaça    | 4,0       | (1997)<br>Gomide & Gomide<br>(1997) |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Tanzânia   | 3,5       | Gomide & Gomide<br>(1997)           |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Tanzânia   | 4,8       | Rosseto (2000)                      |
| <i>Penisetum purpurreum</i> cv. Mott  | 5,4 a 6,8 | Almeida et al. (1997)               |
| <i>Penisetum purpurreum</i> cv. Guaçu | 7,1       | Rosseto (2000)                      |
| <i>Setaria anceps</i> cv Kazungula    | 6,6       | Pinto et al. (1994)                 |

No meristema apical o tempo necessário entre a iniciação de dois primórdios foliares consecutivos é chamado “plastocrono” (Skinner & Nelson, 1995). O intervalo de tempo para o aparecimento de duas folhas consecutivas de mesmo estágio vegetativo é chamado “filocrono” (Skinner & Nelson, 1995; Lemaire & Agnusdei, 1999), e pode ser expresso de duas formas: dias/folha ou graus-dia/folha, sendo determinado geneticamente e condicionado pelo ambiente (Gomide, 1997b; Gomide & Gomide, 1999). Com o inverso do intervalo de tempo utilizado para o crescimento de duas folhas sucessivas podemos estimar a taxa de aparecimento de folhas que é expresso em folhas por dia (Tabela 2), sendo esta uma função do genótipo, nível de inserção e fatores de meio, como luz, temperatura, disponibilidade de água no solo, nutrientes, estação do ano e intensidade de desfolha (Hodgson, 1990; Gomide, 1997a; Gomide, 1997b). Luz e temperatura são os principais fatores climáticos determinantes das taxas de aparecimento e alongamento de folhas, sendo a variação de área foliar e peso foliares inversa à variação da intensidade de luz e temperatura. A luz parece ser o fator preponderante na determinação da área foliar, enquanto temperatura tem provavelmente mais efeito sobre peso da folha (Silsbury, 1970), podendo o intervalo entre o aparecimento de folhas sucessivas demorar menos de uma



semana no verão e mais de mês no inverno. Com isso, o período de vida de uma folha pode variar muito em relação a época do ano, indo de cerca de 1 mês no verão até 2 meses no inverno (Hodgson, 1990).

Tabela 2 - Taxa de aparecimento de folhas por perfilho de algumas plantas forrageiras tropicais.

| Planta forrageira                       | Folhas/dia   | Referência                     |
|---|--------------|--------------------------------|
| <i>Brachiaria decumbens</i>             | 0,10<br>0,14 | a Gomide et al. (1997)         |
| <i>Brachiaria decumbens</i>             | 0,14<br>0,18 | a Corsi et al. (1994)          |
| <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Marandu | 0,15<br>0,19 | a Corsi et al. (1994)          |
| <i>Brachiaria humidicola</i>            | 0,16<br>0,25 | a Corsi et al. (1994)          |
| <i>Cynodon</i> spp. cv. Coastcross      | 0,13<br>0,31 | a Carnevalli & Da Silva (1998) |
| <i>Cynodon</i> spp. cv. Coastcross      | 0,11<br>0,29 | a Pinto (2000)                 |
| <i>Cynodon</i> spp. cv. Florakirk       | 0,11<br>0,31 | a Pinto (2000)                 |
| <i>Cynodon</i> spp. cv. Tifton-85       | 0,09<br>0,33 | a Pinto (2000)                 |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Guiné        | 0,23         | Pinto et al. (1994)            |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Mombaça      | 0,12         | Gomide & Gomide (1997)         |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Vencedor     | 0,18         | Gomide & Gomide (1997)         |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Tobiata      | 0,08<br>0,12 | a Teixeira (1998)              |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Tanzânia     | 0,10<br>0,12 | a Beretta (1999)               |
| <i>Panicum maximum</i> cv. Tanzânia     | 0,10         | Rosseto (2000)                 |
| <i>Setaria anceps</i> cv Kazungula      | 0,23         | Pinto (1993)                   |
| <i>Setaria anceps</i> cv Kazungula      | 0,42         | Pinto et al. (1994)            |
| <i>Penisetum purpureum</i> cv. Roxo     | 0,30<br>0,60 | a Carvalho & Damasceno (1996)  |
| <i>Penisetum purpureum</i> cv. Mott     | 0,13<br>0,17 | a Almeida et al. (1997)        |
| <i>Penisetum purpureum</i> cv. Guaçu    | 0,14         | Rosseto (2000)                 |

As primeiras folhas, emergindo de um pseudo-colmo curto, têm uma rápida emergência e atingem pequenos comprimentos. As folhas subsequentes, devendo fazer um percurso mais longo para emergir, alcançam comprimentos maiores (Skinner & Nelson, 1995). Posteriormente, durante o desenvolvimento do perfilho, instala-se o processo de alongamento do colmo, do que resulta a elevação do ponto de crescimento, o meristema apical, o que também reduz o percurso para a emergência das folhas de mais alto nível de inserção. Assim o comprimento das folhas varia em função de seu nível de inserção no perfilho, com os maiores comprimentos correspondendo às folhas de inserção intermediária (Gomide & Gomide, 1999). Quando a planta forrageira entra em estágio reprodutivo e dá início a alongação da haste cessa o aparecimento de novas folhas. Com isso, a produção de matéria seca de folhas desse perfilho cessa assim que as folhas que já estavam em expansão atingem a maturidade. Enquanto essa haste reprodutiva não for cortada ou morrer, novas folhas não voltam a aparecer (Hodgson, 1990).

A taxa de crescimento em certo ponto pode ser limitada tanto pelo suprimento de assimilados fotossintéticos (Hodgson et al., 1981; Davies, 1988), pelas reservas das plantas, ou pelo número, tamanho e atividade dos pontos de crescimento (Hodgson et al., 1981; Davies, 1988; Hodgson, 1990). Tanto a atividade fotossintética como o perfilhamento respondem diferentemente a variações no manejo da pastagem e nas condições ambientais, e devido a isso o crescimento é dificilmente previsível. A eficiência fotossintética do tecido foliar pode ser afetada pela densidade de população de perfilhos e pela distribuição de folhas de diferentes idades no dossel, por isso a produção de assimilados não é uma simples função da área foliar (Hodgson et al., 1981). Folhas novas são mais

eficientes que velhas, além do que folhas que crescem a plena luz têm maior eficiência que aquelas que crescem em ambientes sombreados (Hodgson, 1990).

## **Senescência**

Segundo Salisbury & Ross (1992), a senescência é o resultado de uma programação genética, que ocorre tanto nos tecidos como nos órgãos inteiros de uma planta. Os perfilhos, após atingirem a maturidade, tendem a assumir um número relativamente constante de folhas verdes e a maturidade, desencadeia fenômenos fisiológicos que determinam o processo de senescência (Hodgson, 1990). A senescência é caracterizada pela perda de RNA, clorofila e proteínas, incluindo as enzimas (Salisbury & Ross, 1992). A perda desses compostos provoca uma mudança de cor no tecido foliar, o que levou Wilhelm & Mares Martins (1977) a considerarem como "senescentes" os tecidos que se tornassem amarelados e "mortos" aqueles que atingissem coloração marrom. A maioria dos compostos solúveis podem ser transportados e reutilizados em outras partes da planta quando esta se encontra no estágio inicial da senescência, mas a maior parte dos componentes celulares são utilizados na respiração da folha e de bactérias e fungos que vivem sobre o tecido vegetal. No processo de senescência a folha perde cerca de 50% de seu peso, e quando morta e seca acaba caindo e incorporada ao solo. O mesmo que acontece com folhas pode acometer os perfilhos, sendo a senescência de perfilhos como um todo mais comum quando o tecido meristemático é cortado ou pastejado (Hodgson, 1990). Além disso, o processo de senescência varia conforme a época do ano e fatores de ambiente (Gomide, 1997). Considerando que a produção de novos tecidos e sua morte

subsequente acontecem em momentos distintos (Lemaire & Agnusdei, 1999), as primeiras folhas a morrerem são aquelas produzidas no início do período de rebrota. Normalmente, essas folhas são menores do que as produzidas subsequentemente, indicando que as perdas de tecido foliar apresentam um certo atraso em relação ao aparecimento de novas estruturas de crescimento (Robson et al., 1988). Existe, todavia, uma relação direta entre a altura do pasto e a taxa de senescência. Quanto maior a massa de forragem, maior o IAF e, conseqüentemente, maiores as taxas de crescimento que, contudo, estão associadas a maiores perdas por senescência (Hodgson, 1990).

De acordo com Pinto (2000), a competição por luz pode levar algumas plantas à morte devido à grande mobilização de carbono pela respiração. Nessas condições, uma maior quantidade de assimilados é alocada para o crescimento de perfilhos já existentes em detrimento do desenvolvimento de novos perfilhos, quando em situação de sombreamento. Contudo, quando em condições de disponibilidade limitada de luz, os perfilhos novos são os primeiros a morrer como consequência da sobreposição e do sombreamento causados por perfilhos maduros.

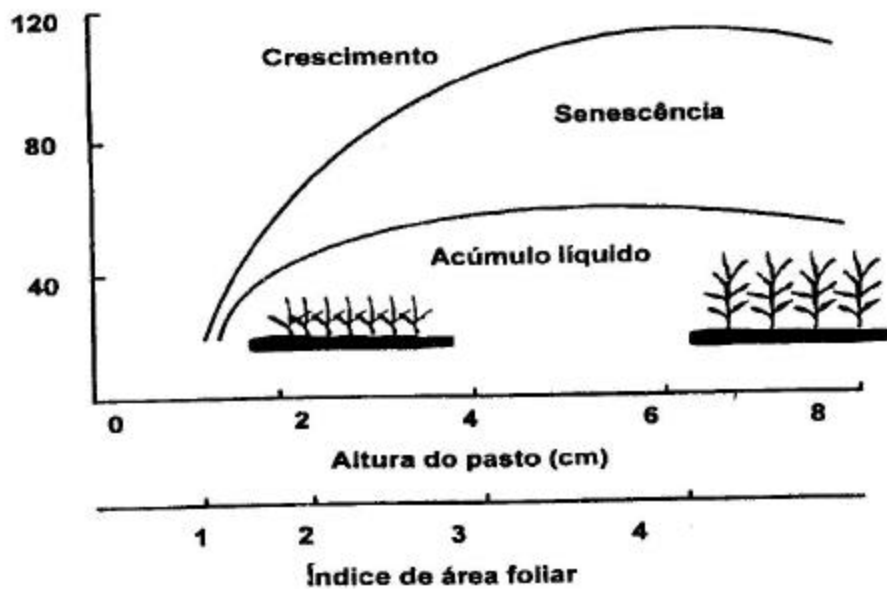
### **Balanço crescimento e senescência – acúmulo líquido**

O acúmulo líquido de matéria seca numa planta forrageira e, em última análise, numa pastagem, é o resultado direto do balanço entre os processos de crescimento e de senescência dos tecidos (Hodgson, 1990; Lemaire & Chapman, 1996; Pinto, 2000). O crescimento e a senescência operam em perfilhos individuais (Pinto, 2000) e, quando avaliados num todo, determinam a produção

da comunidade vegetal (Da Silva & Pedreira, 1997). Do ponto de vista fisiológico, o fluxo de tecidos pode ser melhor compreendido quando se considera o perfilho como uma seqüência de fitômeros cada qual seguindo estágios pré determinados de desenvolvimento, desde primórdios foliares até órgão maduro e, finalmente, senescência (Gomide, 1997).

Segundo Hodgson (1990), a curva de acúmulo de forragem em uma pastagem apresenta três pontos bem definidos, uma primeira fase onde o acúmulo é lento, uma segunda de intenso crescimento, e uma terceira, onde a taxa de acúmulo tende a zero e o dossel atinge o valor-teto de acúmulo. De acordo com Lemaire & Chapman (1996), numa fase inicial o balanço entre crescimento e senescência é positivo uma vez que as folhas que senescem são aquelas que nasceram primeiro, e têm tamanho menor. Além disso, ocorre uma defasagem de algumas semanas entre o aparecimento e a senescência das primeiras folhas de mais baixo nível de inserção, gerando um saldo positivo adicional, além do maior tamanho das folhas mais novas (Gomide & Gomide, 1999). Após algum tempo, a taxa de senescência se iguala à taxa de aparecimento de folhas, ficando o número de folhas verdes por perfilho constante, próprio para cada espécie ou cultivar. As folhas que surgem passam a ter o mesmo tamanho ou até mesmo tamanho inferior ao das anteriores. Nessa situação, a taxa de acúmulo de forragem cai para zero, ou em condições extremas, pode tornar-se negativa caso a quantidade de material senescente aumente demasiadamente (Parsons et al., 1988).

Segundo Brougham (1956, 1958), a máxima taxa de acúmulo líquido ocorreria quando um pasto em rebrota atingisse a interceptação de 95% da luz incidente. O pasto que está em processo de rebrota tende a ir de um IAF baixo para um IAF alto. Nesta condição, o intervalo entre a produção de tecido e os processos de a senescência e de morte de tecidos aumenta (Figura 7), sendo que o processo de senescência começa a ser desencadeado um pouco antes da máxima taxa de acúmulo líquido ser atingida. Esse processo é característico em pastagens submetidas a desfolha intermitente. Já em pastagens sob lotação contínua, mantidas com IAF mais ou menos constante, ocorrem altas taxas fotossintéticas, alta produção bruta de forragem e também alta taxa de



senescência (Parsons, 1983b).

Figura 7 – Influência da estrutura do pasto (altura e IAF) sobre as taxas de crescimento, senescência e acúmulo líquido de forragem. Adaptado de Hodgson (1990; citado por Da Silva & Pedreira, 1997).

## **2.5 Perfilhamento**

O perfilhamento é uma forma de crescimento que as gramíneas desenvolveram em seu processo evolutivo como mecanismo de produção e sobrevivência em situações de desfolha (Carvalho, 2000), podendo ser considerado um meio de desenvolvimento clonal, onde cada perfilho é um clone exato da planta a qual lhe dá origem. Assim sendo, de acordo com Langer (1956; citado por Carvalho, 2000) as plantas de gramíneas constituem-se em uma agregação de diversos perfilhos.

Conceitualmente, o perfilho é considerado a unidade vegetativa e ou modular básica de crescimento das gramíneas forrageiras (Robson et al., 1989; Hodgson, 1990). O perfilho é a estrutura que agrega e sustenta todos os demais órgãos que constituem as formas de crescimento das plantas forrageiras, tais como folhas completamente expandidas e fotossinteticamente ativas, folhas em expansão que não atingiram sua total capacidade fotossintética, folhas que ainda não emergiram, meristema apical, e gemas axilares, sendo a única exceção, as raízes (Rodrigues & Rodrigues, 1987). Apesar de o perfilho produzir o seu próprio sistema radicular, nas fases iniciais após o seu surgimento ele depende da translocação de nutrientes e minerais de outras partes da planta para o seu desenvolvimento, mantendo uma conexão radicular com o perfilho pai (Langer, 1963).

De forma geral, os perfilhos consistem de hastes laterais jovens que se desenvolvem e crescem no interior da bainha foliar de uma haste mais velha., surgindo como gemas nas axilas das folhas (Figura 8). Desta maneira, cada gema é composta de meristema apical, primórdio foliar e gemas axilares (Langer, 1972).

A morfologia do perfilho de uma gramínea é determinada pelo tamanho, número e arranjo espacial dos fitômeros, que são a unidade básica de crescimento das gramíneas, consistindo de lâmina, bainha, nó, entre-nó e gema axilar (Briske, 1991). Cada novo perfilho passa por quatro períodos de crescimento: vegetativo, alongamento, reprodutivo e maturação de sementes. O período de crescimento vegetativo é caracterizado pelo aparecimento de folhas e perfilhos, e o alongamento é referido como período de transição entre o crescimento vegetativo e o reprodutivo (Moore et al., 1991).

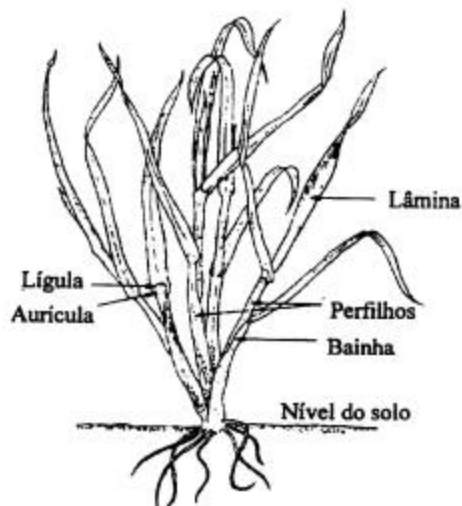


Figura 8 - Planta de azevém com quatro perfilhos. (Hodgson, 1990).



## **Classificações de perfilhos**

Em uma comunidade de plantas em pastagens já estabelecidas e submetidas a algum sistema de pastejo, existe mais de um tipo de perfilho, apresentando diferentes fases de desenvolvimento (Carvalho, 2000). Assim sendo, estes perfilhos podem receber diversas classificações com base em seus aspectos morfológicos ou vegetativos. As principais formas de classificação são:

→ Em relação à hierarquia

De acordo com Langer (1963), os perfilhos que surgiram inicialmente, a partir da emergência das plântulas são denominados de perfilhos principais. Aqueles que se originam dos perfilhos principais recebem a denominação de perfilhos primários. Os que surgem a partir dos primários são chamados secundários e os que se originam destes são os terciários de maneira sucessiva.

→ Em relação a localização da gema de crescimento

Segundo Jewiss (1972), são denominados perfilhos basais aqueles que emergem da gema de crescimento localizada na base da coroa das plantas, ao passo que aqueles que se originam das gemas laterais dos perfilhos principais são chamados de perfilhos laterais ou axilares.

→ Em relação à forma de emergência

Em relação a esta forma de classificação, Langer (1979) cita que os perfilhos podem ser agrupados em intravaginais e extravaginais. Onde os intravaginais, que são a forma mais freqüente de emergência crescem para cima, paralelamente ao perfilho que os origina, emergindo no topo da bainha da folha que o abriga. Já os extravaginais, são aqueles que se projetam horizontalmente

entre a base da bainha e o colmo principal, continuando a seguir com um crescimento de forma variável. É a forma pela qual os estolões e rizomas emergem das folhas que os abrigam.

→ Em relação ao estágio de desenvolvimento

No que diz respeito ao estágio de desenvolvimento, os perfilhos podem ser classificados em vegetativos ou reprodutivos, onde os reprodutivos são caracterizados pela emissão da inflorescência (Jewiss, 1972).

→ Em relação ao período de florescimento

Sob este aspecto, existem os perfilhos com ciclo de vida anual, que são aqueles que florescem e morrem no mesmo ano de seu desenvolvimento, os bianuais, que florescem e só morrem no ano seguinte ao aparecimento, e ainda aqueles que não completam o florescimento, para os quais a longevidade pode variar de poucas semanas até períodos superiores a um ano. Isto ocorre em função de serem pastejados, cortados ou sofrerem ação deletéria de stress do ambiente (Langer, 1963). Em espécies perenes, o florescimento é parcial, isto é, apenas uma parte dos perfilhos floresce no ano em que aparecem, de forma que em qualquer dado momento uma parte dos perfilhos está em estágio vegetativo

### **Funções do perfilhamento**

A capacidade de perfilhar é uma das principais características das gramíneas forrageiras (Langer, 1963), sendo que diversas espécies utilizam o mecanismo de perfilhamento para o desenvolvimento de hastes, que

posteriormente irão florescer, produzindo sementes ou grãos, ao passo que outras espécies promoverão o perfilhamento como estratégia de sobrevivência a situações de desfolha. De qualquer maneira, o perfilhamento é traduzido como uma resposta da planta a diversos fatores, sempre com o objetivo de perpetuação da espécie.

O perfilhamento é de fundamental importância para as gramíneas por auxiliar o estabelecimento de plantas jovens, permitindo a produção de área foliar suficiente para completa interceptação de luz, colaborando para a recuperação da arquitetura das plantas após a remoção do meristema apical, resultado de corte ou pastejo, durante o desenvolvimento da inflorescência (Jewiss, 1972).

Corsi (1994) apontou o perfilhamento como a característica mais importante para o estabelecimento da produtividade das gramíneas, e, citando Nelson & Zarrouh (1981), demonstrou que o número (densidade) e o peso dos perfilhos são os únicos fatores que efetivamente determinam alterações na produção da planta forrageira. Além da sua influência em relação à produtividade, o bom perfilhamento auxilia o estabelecimento e a perenidade das gramíneas forrageiras, assegura maior proteção ao solo contra a ação de fatores de ambiente, assegura maior resistência a pragas e doenças, bem como controla a presença de plantas invasoras através do sombreamento (Tokeshi, 1986).

Outro ponto fundamental, diz respeito ao caráter dinâmico do processo, onde perfilhos nascem e morrem continuamente na pastagem, e cada perfilho possui um tempo de vida limitado, o qual normalmente não excede a um ano (Langer, 1956; citado por Carvalho, 2000). É esta produção contínua de novos perfilhos, para a reposição daqueles que morreram que se constitui em um fator-

chave na persistência de gramíneas, principalmente as perenes, pois gramíneas anuais por não apresentarem perfilhamento após o florescimento têm menor persistência (Favoretto, 1993). Existem situações nas quais o perfilhamento não é um fator desejável, como por exemplo na cana-de-açúcar, onde apesar de ser um fator favorável para a produtividade na fase vegetativa da cultura (pois possibilita o aumento no número de colmos por touceira), é altamente prejudicial na maturação, pois provoca diminuição no teor de sacarose (Malavolta, 1982).

### **Fatores que afetam o perfilhamento**

O perfilhamento é um processo dinâmico e, apesar de estar essencialmente sob controle genético, é marcadamente influenciado por variáveis do ambiente (Hyder, 1972; citado por Da Silva e Pedreira, 1997). Langer (1956) cita que os perfilhos aparecem na ordem natural da sucessão foliar, que é determinada geneticamente, mas é a combinação da expressão genética com os fatores de ambiente que determinam qual gema será a primeira a se desenvolver. Assim, pode-se relacionar uma série de fatores que afetam o perfilhamento.

O componente genético é um dos principais fatores que controlam a taxa de produção de perfilhos (Langer, 1963) e, por este motivo, deve ser o primeiro a ser considerado no condicionamento do perfilhamento (Langer, 1979). O potencial de perfilhamento de um genótipo, durante o estágio vegetativo, é determinado por sua velocidade de emissão de folhas, pois cada folha produzida possui gemas potencialmente capazes de originar novos perfilhos, dependendo das condições de meio. A quantidade de perfilhos produzidos e a duração do processo variam entre espécies e cultivares de gramíneas, sendo que o hábito de crescimento das

gramíneas (ereto, decumbente, ou rasteiro) irá determinar a distribuição e o tipo dos perfilhos dentro do dossel (Vries & Hoogers, 1959).

O genótipo da planta forrageira é que determina a velocidade de expansão das folhas e o seu potencial de perfilhamento, desde que não hajam outros fatores limitantes (Nabinger & Medeiros, 1995). Nesse contexto, o tempo decorrente entre o aparecimento de um determinado número de folhas e o surgimento de um novo perfilho é relativamente constante dentro de uma mesma espécie, mas bastante variável entre espécies (Carvalho, 2000). Dentro de uma mesma espécie, diferentes cultivares apresentam diferenças no perfilhamento, o que pode ser observado em trabalhos como o de Gomide & Gomide (1996), que, analisando o crescimento de diferentes cultivares de *Panicum maximum*, observaram que os cultivares Mombaça, Tanzânia, Vencedor e Centenário diferiram em relação à taxa de perfilhamento, taxa de aparecimento e taxa de expansão de folhas do perfilho principal. O número de perfilhos primários cresceu linearmente durante as três primeiras semanas estabilizando em 5,7 perfilhos, o que possibilitou estimar o aparecimento de um perfilho a cada 2,8 dias. Ao tempo de aparecimento de cada perfilho havia 2 folhas completamente expandidas nos cultivares Mombaça e Tanzânia e de 2 a 3 nos cultivares Centenário e Vencedor. Os perfilhos apareceram sucessivamente nas axilas das folhas de inserção 2 a 7. O número médio de perfilhos por planta aos 22 dias variou de 9 a 14, para o Mombaça e Tanzânia respectivamente. Fonseca, et al. (1998) constataram em seu estudo que plantas de *Andropogon gayanus* apresentaram um maior número de perfilhos (29,2 perfilhos/vaso) em comparação com *Panicum maximum* (14,3 perfilhos/vaso).

Cecato et al. (1996) avaliaram oito cultivares de *Panicum maximum* quanto a produção de matéria seca e vigor de rebrota sob dois regimes de corte. Houve alta variação na produtividade e na resposta fatores de ambiente, mesmo sendo os genótipos da mesma espécie.

Outro grupo de mecanismos que controlam o perfilhamento é o dos mecanismos fisiológicos. De acordo com Jewiss (1972), existem três possíveis explicações para os fenômenos que podem causar o cessamento e o reinício do perfilhamento. A primeira delas estaria ligada à chamada dominância apical, onde o ápice do caule agiria como um dreno metabólico, obtendo maior sucesso na competição com as gemas axilares durante o alongamento dos entrenós. A segunda seria a ação de uma auxina inibindo o desenvolvimento das gemas laterais, causando a extensão do caule em função do desenvolvimento do ápice ou dos meristemas intercalares deste. A terceira explicação que seria uma combinação entre as duas anteriores, onde a regulação do fluxo de assimilados até a gema e o controle do desenvolvimento das gemas laterais estariam agindo conjuntamente, controlando a divisão e a expansão celular.

As gramíneas desenvolvem um número limitado de meristemas laterais simultaneamente, os quais estão aparentemente “guardados” como reservas no caso da gema apical ser removida (Awad & Castro, 1983). A gema apical parece controlar os meristemas laterais através de uma auxina, provavelmente o ácido indol-acético, que é sintetizado na região apical e transportado para os meristemas laterais. A remoção do ápice promove a ativação das brotações laterais, e o início do alongamento das gemas, que se tornarão novos perfilhos (Goodin, 1972). Quando a dominância apical é rompida, mudanças sobre o

controle do desenvolvimento das brotações axilares permitem a síntese de DNA, RNA e proteína, e assim a informação genética dessas brotações começa a sofrer duplicação, iniciando a atividade de crescimento. Juntamente com a remoção da ápice ocorre a remoção dos hormônios por ela secretados, como a auxina, que inibe o perfilhamento (Leopold, 1994; Award & Castro, 1983). Porém não só a auxina mas também o ácido indolacético (Award & Castro, 1983) e as anticitocininas (Suge et al., 1993) inibem o perfilhamento. Por outro lado, há hormônios que estimulam o perfilhamento, como a citocinina, que é responsável pelo processo de divisão celular (Award & Castro, 1983).

Os principais fatores ambientais que afetam o perfilhamento são a temperatura, a luz, a nutrição mineral e o suprimento de água (Langer, 1979). A magnitude de resposta das plantas a um determinado fator ambiental esta associada à intensidade dos demais fatores (Laude, 1972).

Conforme já discutido, os perfilhos surgem de gemas existentes nas axilas de cada folha, sendo que as condições ambientais não apresentam grande influência na produção destas. Entretanto, as variáveis de ambiente apresentam grande impacto sobre desenvolvimento dessas gemas e, conseqüentemente, sobre a emergência dos perfilhos. Em condições ideais, o desenvolvimento das gemas laterais é determinado apenas pelo controle genético, e sob condições adversas, o perfilhamento é muito mais afetado que a produção de folhas e, conseqüentemente, de gemas (Carvalho, 2000). De acordo com Mitchell (1953; citado por Carvalho, 2000), as gemas do perfilho pode se acumular, podendo desenvolver-se mais tarde, quando as condições do ambiente lhe forem favoráveis.

A intensidade de luz pode ser considerada o fator ambiental mais limitante na dinâmica de perfilhamento em gramíneas, posto que na grande maioria das espécies, as maiores intensidades luminosas favoreceram o perfilhamento (Spietz & Ellen, 1972; Langer, 1979). O nível de radiação solar incidente é, assim, um fator ambiental de importância, sendo que, segundo Robson et al. (1988; citados por Carvalho, 2000), quando em altos níveis, a radiação solar estimula o perfilhamento, ao passo que em baixos níveis o crescimento das gemas axilares e basais é reduzido. A qualidade da luz e os efeitos morfogênicos a ela ligados também afeta o perfilhamento (Humpreys, 1991), atuando sobre a taxa de aparecimento (Chapman et al., 1983; Gomide, 1997), taxa de alongamento e longevidade da folha (Lemaire & Chapman, 1996; Gomide, 1997). Em uma comunidade de plantas, com o passar do tempo começa a ocorrer competição por luz, e de acordo com Gautier et al. (1999), em situações de desfolha freqüente, essa competição é pequena, exatamente em decorrência da constante remoção da área foliar das plantas. Já em situações de desfolha pouco freqüente, a competição torna-se gradativamente mais intensa, aumentando à medida que aumenta o intervalo entre desfolhas sucessivas. Diferenças na longevidade de perfilhos em estágio reprodutivo ou vegetativo sob cortes pouco frequentes podem ser explicadas pela diferença na competição por luz e assimilados. Perfilhos no estágio reprodutivo tendem a sombrear perfilhos em estágio vegetativo (Korte et al., 1985). Em situações de competição, apesar de grande parte das plantas apresentarem mecanismos de compensação (Spietz & Ellen, 1972), a interceptação de luz pela planta é reduzida, e a composição do espectro de luz também é alterada, diminuindo a luz azul e alterando a relação de luz vermelha



(600-700 nm) e infra-vermelha (700-800 nm), (Gautier et al., 1999). Estas alterações na qualidade da luz que atinge as plantas é consequência da radiação difusa e direta recebida, do número de folhas, e da disposição e ângulo das mesmas (Smith, 1981, citado por Carvalho, 2000). A diminuição da razão vermelho:infra-vermelho altera o perfilhamento causando um atraso no desenvolvimento das gemas em perfilhos, sem alterar o filocrono (Deregibus et al., 1985). Por outro lado, uma alta relação de vermelho: infravermelho pode promover a liberação de gemas e a produção de novos perfilhos (Zimmer, 1988; Lemaire & Chapman, 1996; Gautier et al., 1999). Quando a competição por luz aumenta, ocorre diminuição na razão vermelho:infra-vermelho dentro do dossel e, conseqüentemente, diminuição no comprimento do pecíolo e o tamanho da folha. O aparecimento de gemas axilares cessa e os internódios dos estolões têm sua alongação mais rápida. Essas modificações resultam em uma mudança no posicionamento das folhas e dos estolões no dossel (Chapman et al., 1983). Langer (1963) citou que a redução na radiação luminosa tem como principal efeito a diminuição do perfilhamento das gramíneas. Como o crescimento e a produtividade dependem da contínua produção de novas folhas e perfilhos, para repor aqueles que morreram ou foram cortados, em condições de sombreamento excessivo, a taxa de mortalidade das folhas é acelerada, podendo desta maneira levar todos os perfilhos à morte (Marshall, 1987). Em condições normais, as flutuações estacionais na quantidade de energia luminosa recebida pelas plantas irão provocar variações estacionais na área foliar e, conseqüentemente, alterações estacionais na densidade populacional de perfilhos (Matthew et al., 1999).

A quantidade potencial de radiação solar recebida pela superfície da Terra é fortemente influenciada pela latitude e época do ano (Rosenberg et al., 1983; citados por Buxton & Fales, 1994). O fotoperíodo possui uma leve influência sobre a taxa de aparecimento de folhas e com isso, a densidade populacional de perfilhos também é influenciada (Lemaire & Chapman, 1996). Desta forma, o fotoperíodo é mais um fator que atua sobre o perfilhamento. Ryle (1996), estudando os efeitos do fotoperíodo no perfilhamento de 3 gramíneas perenes, observou que todas as espécies apresentaram um maior desenvolvimento de perfilhos em dias curtos (8h de luz) em relação aos dias longos (16h de luz), além de as plantas em fotoperíodo longo terem apresentado um menor número de perfilhos, mas perfilhos com maior peso individual.

Segundo Buxton & Fales (1994), a temperatura, usualmente apresenta uma maior influência na qualidade da forragem do que os outros fatores ambientais. Isto se deve à importância da temperatura nos processos bioquímicos, pois ela determina a energia cinética das moléculas e em última análise a velocidade das reações químicas e se as reações irão ou não ocorrer.

As plantas apresentam uma faixa de temperatura ótima para o seu crescimento, a qual está diretamente ligada ao ciclo fotossintético (Rodrigues & Rodrigues, 1987). Assim sendo, as plantas C<sub>3</sub> apresentam temperatura ótima de crescimento na faixa de 15 a 22°C, e as plantas C<sub>4</sub> na faixa de 22 a 35°C. A temperatura influencia a taxa de aparecimento de folhas (Chapman et al., 1983; Korte et al., 1985; Gomide, 1997), senescência de folhas, longevidade da folha, e o desenvolvimento de gemas (Zimmer, 1988). Isso por sua vez irá influenciar as

características estruturais do pasto como o tamanho de folha; densidade de perfilhos e número de folhas por perfilho (Lemaire & Chapman, 1996; Gomide, 1997). A taxa de alongamento de folhas responde imediatamente a qualquer mudança de temperatura (Chapman et al., 1983). Para a maioria das gramíneas temperadas a resposta de taxa de alongamento foliar à temperatura tende a ser exponencial entre 0 e 12 °C (temperatura média diária) e linear para valores acima destes, sendo que o ótimo está entre 20 e 25 °C. Devido à resposta linear à temperatura, o tamanho da folha (determinado pela relação alongamento/aparecimento) aumenta com o aumento da temperatura, sendo maior no estágio reprodutivo (primavera) do que no estágio vegetativo (Lemaire & Chapman, 1996). A temperatura do solo também influencia no perfilhamento, com o perfilhamento aumentando do outono e inverno para a primavera (Chapman et al., 1983). A senescência de folhas e perfilhos, todavia, também está altamente correlacionada com a temperatura do solo (Chapman et al., 1984; Woodward, 1998).

Deinum et al. (1976; citados por Zimmer et al., 1988), estudaram o efeito dos tratamentos de temperatura diurna e noturna de 23/18°C, 29/23°C e 31/27°C, e observaram redução no número de perfilhos de *B. ruziziensis* e *Setaria anceps* cv. Nandi, para as temperaturas mais elevadas, para um período de crescimento de 18 dias. O número de perfilhos tendeu a aumentar para as duas espécies mas em ambas as situações, a *B. ruziziensis* produziu mais perfilhos. As maiores temperaturas proporcionaram maiores pesos de perfilhos e maiores produções de matéria seca. O peso dos perfilhos aumentou de acordo com a temperatura, com exceção da *Setaria anceps* na temperatura mais elevada.

Korte (1986) verificou a influência da estação do ano sobre o perfilhamento de azevém na Nova Zelândia. Durante o final de primavera e início do verão foi observado um rápido perfilhamento após o corte. Outono foi um período de perfilhamento lento para os dois anos de experimento. O perfilhamento no inverno foi de grande importância para o ciclo anual e para a perenização da pastagem, pois durante este período a densidade de perfilhos dobrou. O aumento na densidade de perfilhos ocorreu devido às baixas taxas de senescência e morte combinadas com a baixa taxa de perfilhamento, com esses perfilhos predominando na estação seguinte. Barbosa et al. (1996) estudou o perfilhamento de quatro cultivares de *Panicum maximum* Jacq. (Tobiatã, Mombaça, Tanzânia e Colômbia) e a sua distribuição nas três primeiras semanas após o corte, que variaram de acordo com a época do ano para todos os cultivares (Tabela 3). O perfilhamento na primavera ocorreu principalmente na primeira semana, sendo que a contribuição dos perfilhos remanescentes foi maior que a dos perfilhos novos (estes eram na maioria aéreos). Nas demais épocas, o perfilhamento foi distribuído até a terceira semana sendo que no inverno a contribuição dos perfilhos novos (também na maioria aéreos) foi superior à dos remanescentes, enquanto que no outono houve o comportamento inverso. No verão não houve diferença entre a contribuição de perfilhos novos e remanescentes.

Tabela 3 – Contribuição de diferentes tipos de perfilhos para a rebrota após o corte, nas diferentes estações do ano.

| Estação de Crescimento | Número de Perfilhos por Touceiras |        |        |        |        |
|------------------------|-----------------------------------|--------|--------|--------|--------|
|                        | Remanescente                      | Novo   | Aéreo  | Basal  | Total  |
| Inverno                | 22.27B                            | 29.37A | 35.81a | 15.83b | 103.28 |
| Primavera              | 37.10A                            | 3.92B  | 25.42a | 15.60b | 173.12 |
| Verão                  | 17.85A                            | 16.80A | 16.14a | 18.52a | 69.31  |
| Outono                 | 26.85A                            | 13.63B | 21.60a | 18.88a | 80.96  |

Médias, na linha, seguidas de letras diferentes são estatisticamente distintas, pelo Teste de F ao nível de 5% de probabilidade.

Fonte: Barbosa et al. (1996).

A manutenção do crescimento de plantas em pastagens depende do suprimento de nutrientes, sendo, portanto, os mais importantes deles o nitrogênio (N), fósforo (P) e o potássio (K). Esses nutrientes podem estar disponíveis para a planta através de vários processos como o seu desprendimento das partículas do solo devido a quebra realizado por agentes físicos ou bioquímicos, mineralização de resíduos de plantas ou animais durante a decomposição e através da adição de fertilizantes no solo (Hodgson, 1990).

O nitrogênio assume papel importantíssimo no crescimento e produção das plantas (Langer, 1963), sendo o principal constituinte das proteínas e participante ativo na síntese e composição da matéria orgânica que forma a estrutura vegetal (Werner, 1986). Para plantas temperadas o N possui uma influencia marcante sobre a taxa de aparecimento de folhas (Korte et al., 1985) e taxa de alongamento de folhas (Lemaire & Chapman, 1996). Caso o suprimento de N for adequado e

não havendo competição severa por espaço entre as plantas do relvado, a maioria das gemas se desenvolvem em perfilhos. Quando o N é deficiente, o perfilhamento é inibido e ao aumentar-se o suprimento de N, aumenta-se o número de perfilhos por planta (Langer, 1963).

De acordo com Andrew (1962, citado por Monteiro et al., 1995) a deficiência de enxofre reduz a quantidade de nitrogênio convertida à forma orgânica, resultando em restrição ao crescimento da planta, devido a proporção destes nutrientes nas proteínas. O fósforo também desempenha um papel importante no perfilhamento e no desenvolvimento do sistema radicular da gramínea (Werner, 1986).

O efeito do nitrogênio sobre perfilhamento é ilustrado no trabalho realizado por Barbosa, et al (1997), quando se comparou doses de N (0 e 400 kg/ha) combinado com quatro intervalos entre cortes (28, 35, 42 e 49 dias de crescimento) no perfilhamento do capim *Panicum maximum* Jacq. cv. Mombaça. Pode-se observar que o N apresentou efeito marcante na sobrevivência de perfilhos basais e aéreos e sobre o comportamento de perfilhamento desta forrageira, sendo que na presença de N esta apresentou maiores quantidades de ambos os perfilhos (Tabela 4), mesmas respostas encontradas por Barbosa et al. (1998). Na ausência do N a planta possui uma maior dependência da decapitação como um estímulo para o perfilhamento (Barbosa, et al., 1998).

Tabela 4 - Efeito do nitrogênio (kg/ha) sobre a sobrevivência de perfilhos, eliminação do meristema apical e aparecimento de perfilhos novos.

| Nível de N | Aéreo remanescente  | Basal remanescente   | Decapitado          | Aéreo novo          | Basal novo |
|------------|---------------------|----------------------|---------------------|---------------------|------------|
| 0          | 0,4683b             | 17,0595b             | 8,0913b             | 1,8294b             | 14,3056b   |
| 400        | 0,3095 <sup>a</sup> | 23,3214 <sup>a</sup> | 5,5595 <sup>a</sup> | 1,9286 <sup>a</sup> | 17,8330a   |

Números seguidos de letras diferentes na mesma coluna diferem estatisticamente (P<0,05).

Fonte: Barbosa et al. (1997).

Resultados semelhantes foram obtidos por Herling et al. (1991), que estudaram os efeitos da adubação nitrogenada (80 e 160 kg de N/ha) e potássica (80 kg K<sub>2</sub>O/ha) sobre o perfilhamento basal e lateral de capim setária em regime de cortes (30, 40, 50 e 60 dias de crescimento), concluindo que a adubação potássica não surtiu efeito sobre estes parâmetros. Tamassia et al. (1999) encontraram resposta similar para o capim Tanzânia, com variação significativa no número de perfilhos somente quando se considerou a dose de N aplicada, sendo o perfilhamento independente da dose de enxofre.

Monteiro et al. (1995) estudando o braquiário (*B. brizantha* cv. Marandu) em solução nutritiva com técnica de omissão de nutrientes observaram que o número de perfilhos foi mais severamente afetado nas omissões de N e P. A omissão de enxofre (S) resultou em reduções na produção de matéria seca, número de perfilhos e altura de plantas, comparado com o tratamento completo (todos os macronutrientes). Alexandrino et al. (2000) avaliaram o efeito do N

sobre características morfológicas do braquiário (número de folhas totais e vivas por perfilho, número de perfilhos e peso médio de perfilhos). O número de folhas vivas por perfilho foi maior para as plantas adubadas embora elas tenham apresentado maior taxa de senescência. O peso médio de perfilhos para as plantas adubadas foi sempre superior ao das não adubadas o que está correlacionado com a produção de matéria seca da pastagem ao longo do tempo de rebrota.

Avaliando os efeitos da adubação potássica em *Brachiaria decumbens* em solução nutritiva, Mattos (1997) observou que o número de perfilhos foi significativamente influenciado pelas doses de potássio. No primeiro crescimento o número de perfilhos aumentou da dose de 0 para 9,75 mg K/L e não variando até 156 mg/L. Monteiro et al. (1995), todavia, reportou que a omissão de potássio na solução nutritiva, não proporcionou a redução na produção de matéria seca e no perfilhamento, embora sintomas visuais de deficiência tenham sido observados a partir da terceira semana após o transplante nos vasos.

Durante o desenvolvimento de uma cultura, ocorrem de forma sucessiva, a formação, desenvolvimento e morte de perfilhos (Gomide, 1994). Ao número de perfilhos encontrados em uma comunidade de plantas tem sido atribuídos os termos de população de perfilhos ou densidade de perfilhos (Corsi & Nascimento Jr., 1994) ou ainda, e mais corretamente densidade populacional de perfilhos. Da Silva & Pedreira (1997; citando Hodgson, 1990), relataram que trabalhos recentes vêm demonstrando a importância dos fatores que governam as populações de perfilhos na determinação da produtividade das pastagens. As taxas de



aparecimento, crescimento e morte de perfilhos em pastagens determinam a produção e persistência da mesma.

Comunidades de plantas forrageiras, visando manter sua eficiência fotossintética e em condições mais extremas, sua sobrevivência, estão constantemente ajustando-se às variáveis ambientais e de manejo às quais são submetidas. Em função disso, fatores compensatórios passam a atuar na determinação da eficiência final de acúmulo de forragem. Segundo Sbrissia (2000; citando Puntieri, 1993), há muito tempo é sabido que plantas crescendo em comunidade possuem mecanismos de compensação.

As alterações na densidade populacional de perfilhos ocorrem em função da competição das plantas por fatores de crescimento, notadamente luz, CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, água e nutrientes (Carvalho, 2000). Corsi & Nascimento Jr. (1994), afirmaram que a densidade de perfilhos tende a aumentar até um ponto onde a competição entre eles torna-se tão intensa que a população se estabiliza, e para cada perfilho que nasce, ocorre a morte de outro. Dentro desse mecanismo, outro fator que também rege a dinâmica de competição é o chamado mecanismo de compensação tamanho/densidade, o qual segundo Nelson & Zarrough (1981), demonstra que peso (tamanho) e número de perfilhos estão negativamente correlacionados.

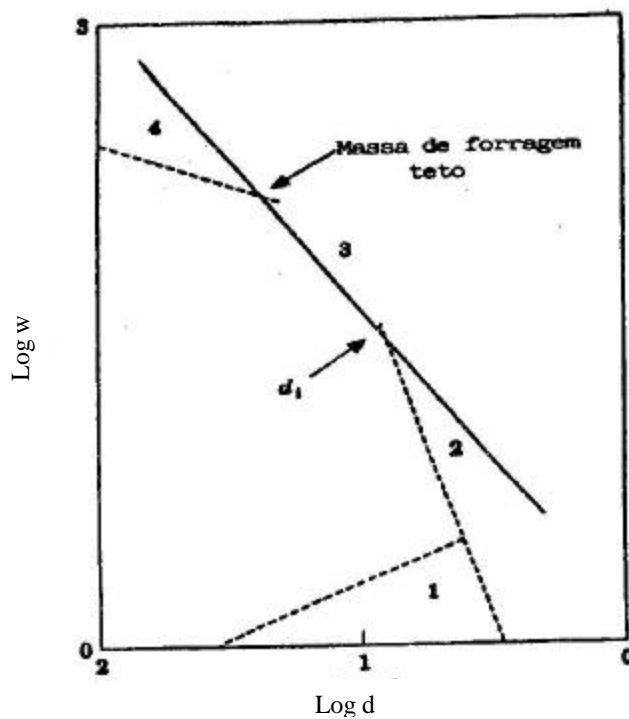
Este princípio da compensação tamanho/densidade de perfilhos também conhecido como lei do auto desbaste, descreve uma situação dentro da população de plantas em crescimento onde, de forma concomitante, ocorrem o aumento de massa individual dos indivíduos e a redução do número de indivíduos por unidade de área (Yoda et al., 1963; citado por Sbrissia, 2000). Assim sendo, pastos mantidos baixos e bem pastejados desenvolvem altas densidades populacionais

de perfilhos pequenos, ao passo que pastos mantidos mais altos desenvolvem densidades mais baixas de perfilhos maiores (Da Silva & Pedreira, 1997).

De acordo com Matthew et al. (1995), em pastagens, a lei do auto-desbaste descreve a relação entre tamanho médio e densidade populacional média de perfilhos em populações em crescimento, na qual a mortalidade seria função direta da densidade, e para Westoby (1984), nesta situação o mecanismo de auto-compensação descreve uma reta de inclinação  $-3/2$ , quando tamanho e densidade são plotados um contra o outro em escala logarítmica (Figura 9).

O principal fator responsável por este controle populacional é a competição por luz, onde as plantas de menor tamanho morrem em consequência de suas folhas estarem em

Figura 9. - Esquema das quatro fases compensação tamanho/densidade de



perfilhos em pastos sob desfolha. (Adaptado de Matthew et al., 1995).

níveis inferiores do relvado, não recebendo luz o suficiente para manter um balanço positivo de carbono (Westoby, 1984).

Em situações de pastejo, no entanto, Matthew et al. (1995), postularam que o mecanismo de compensação tamanho/densidade se dá em quatro fases distintas (Figura 9). A primeira fase é onde a massa de forragem é baixa e os perfilhos de pequeno tamanho, sendo o aparecimento de novos perfilhos insuficiente para alcançar a reta  $-3/2$ ; na segunda fase, a fase de rebrota, a área foliar é variável e a auto compensação assume uma inclinação de  $-5/2$ ; na terceira fase a área foliar é constante e a auto-compensação obedece a reta  $-3/2$ ; e por fim, uma situação hipotética onde a inclinação da reta é  $-1$ .

Na realidade, o ajuste na densidade populacional de perfilhos é constante, pois de acordo com Grant & King (1983), a variação estacional da radiação solar e da massa de forragem determinam a densidade populacional de perfilhos. Outros fatores como temperatura, água e nutrientes que influenciam a taxa de crescimento, acabam por determinar a velocidade com que o pasto se adapta a essas variações. De acordo com Hunt & Field (1979) nenhum perfilho sobrevive indefinidamente, sendo que mesmo aqueles que não morrem em função competição entre perfilhos, acabam florescendo e completando seu ciclo de vida.

Em pastos submetidos a desfolha, cada planta apresenta um determinado limite de plasticidade fenotípica. Esses limites não permitem aumentos em densidade populacional de perfilhos à medida que se aumenta a intensidade de

pastejo (Chapman & Lemaire, 1993). Um exemplo é o caso observado por Coelho et al, (2001) que estudaram o comportamento do perfilhamento do capim Mombaça após a desfolha e observaram que o número de perfilhos era maior em pastagens de baixa disponibilidade de forragem (4%). A redução de perfilhos ficou bem evidente nas pastagens de alta disponibilidade de forragem (8 e 12%), principalmente após a segunda semana de descanso.

## **2.6 Florescimento e ressemeadura**

A participação florística das gramíneas é geralmente pequena nos ecossistemas naturais, comparada às demais famílias vegetais, embora as gramíneas dominem ecologicamente a grande maioria das áreas “naturais” de pastejo em todo o mundo (Rocha, 1989). O processo de ressemeadura, denominado regeneração, é aplicado a plantas anuais e também nas espécies perenes através da auto-semeadura (Favoretto, 1993).

Segundo Humphreys (1991), os efeitos indiretos do pastejo sobre o banco de sementes são: modificação na densidade de inflorescência; alteração do suprimento de assimilados para as inflorescências; atraso na ontogenia através de alteração nas condições que ocorrem durante a formação de sementes e mudança nas relações competitivas das espécies constituintes da pastagem. A desfolha tanto pelo pastejo como pelo corte, no início do florescimento prejudica a produção de sementes devido à redução da área foliar remanescente. O tempo de pastejo ou corte, considerados em relação ao desenvolvimento da cultura e às condições ambientais subsequentes, determinam a extensão em que a produção de sementes é reduzida (Favoretto, 1993).

Pastejo ou corte, que modificam as relações competitivas entre as espécies em pastagens consorciadas, afetam indiretamente, a produção de sementes das espécies componentes. O fenômeno é mais evidente quando plantas de menor porte são sombreadas por plantas mais altas, em pastagens sub-utilizadas. O banco de sementes ótimo para regeneração das plantas deve conter uma quantidade suficiente de sementes germináveis para proporcionar emergência sob quaisquer condições de chuvas favoráveis e densidade de sementes com maior longevidade, para manter as reservas de sementes em nível satisfatório, caso haja interrupção no processo de povoamento do solo ou fatores climáticos adversos.

O estabelecimento de níveis adequados de reservas de sementes para as diferentes espécies em seus respectivos locais depende do nível de sementes oriundas da pastagem; da taxa de perdas de sementes por predação, deterioração ou movimentação para camadas inacessíveis (mais profundas) e da incidência de germinação. As sementes de gramíneas tropicais como *Chloris gayana*, *Melinis minutiflora*, *Paspalum dilatatum* e *Setaria sphacelata* quando expostas à luz tendem a germinar, o mesmo acontecendo com espécies invasoras, que são favorecidas pela remoção da cobertura vegetal e a movimentação do solo. As fezes dos animais também favorecem a propagação de sementes, que são depositadas nas pastagens proporcionando locais específicos de ressemeadura. Após a ressemeadura a plântula deve sobreviver e crescer sob pastejo e isso dependerá do balanço entre as influências favoráveis do ambiente e os efeitos negativos do pisoteio e da desfolha (Favoretto, 1993).

A ressemeadura pode ser utilizada quando se tem uma densidade de plantas muito baixa, sendo desejável deixar as plantas crescerem livremente para

a produção de sementes e o pastejo poderá ser iniciado no início da queda das sementes. O pastejo pode auxiliar na queda e distribuição das sementes, favorecendo a ressemeadura natural na estação seguinte, sendo um manejo bem utilizado em pastagens de braquiárias (Zimmer et al., 1994). A presença de perfilhos reprodutivos, no entanto, nem sempre é desejável, principalmente quando se procura uma melhor persistência da pastagem através de perfilhos vegetativos. Bahmani et al. (2001) estudaram a influência da adubação nitrogenada no desenvolvimento de perfilhos reprodutivos em pastagens de azevém perene e concluíram que a adubação antes do florescimento favorece a produção de perfilhos vegetativos, aumentando a persistência da pastagem.

A prática de ressemeadura pode ser vital para a persistência de pastagens de determinadas espécies forrageiras, mas a viabilidade desse tipo de manejo deve ser cuidadosamente avaliada para que não haja perdas no sistema de produção.

### **3 Produção da pastagem sob pastejo**

Sistemas de produção animal a pasto são baseados na manipulação de fatores de meio, da planta e do animal, de forma a gerar um equilíbrio dinâmico entre o suprimento de alimento (acúmulo de forragem e forragem conservada) e a demanda por esse alimento (requerimentos individuais x número de animais/área) (Da Silva & Pedreira, 1997). Assim, o manejo da pastagem tem por objetivo principal o comprometimento de, ao mesmo tempo, manter área foliar fotossinteticamente ativa e permitir que os animais colham grandes quantidades de tecido foliar de alta qualidade antes que esse material entre em senescência.

Isso influencia não somente o crescimento e a morfologia das plantas, mas a maioria dos processos envolvidos em sistemas de produção animal baseados na utilização de pastagens, como a economia de nutrientes do crescimento da pastagem através de mudanças na quantidade e qualidade da matéria orgânica do solo (Brock et al., citados por Da Silva & Pedreira, 1997).

Segundo Vickery (1981), alterações na comunidade do pasto ocorrem como resultado da ação isolada ou conjunta de quatro possíveis mecanismos: 1) as plantas podem possuir características, como baixa palatabilidade ou “acessibilidade”, que dificultem o pastejo; 2) o pastejo seletivo exerce uma seleção da dieta, favorecendo o pastejo de uma espécie em detrimento de outra; 3) o nível ou distribuição espacial dos nutrientes na planta pode influenciar a composição botânica e 4) o ambiente físico e as condições climáticas atuam diretamente ou interagem com os outros três parâmetros. A rebrota da pastagem está diretamente relacionada a frequência e intensidade do pastejo (Matches, 1992; Cacho, 1993), que interagindo com os fatores de ambiente afetam as taxas de acúmulo de forragem após o pastejo. Vickery (1981) aponta que esse tópico pode ser dividido em três pontos: a eficiência com a qual o dossel intercepta a radiação incidente para realizar fotossíntese; o “status” de reservas orgânicas e a interação entre a produção do pasto, taxa de lotação e a produção animal por cabeça e por área. O autor cita que o pastejo seletivo juntamente com altas taxas de lotação podem causar alterações na composição botânica do pasto, que resulta no aumento da utilização da forragem produzida e na produção animal por área. Pastejos lenientes favorecem espécies de crescimento ereto, como *Panicum* e *Pennisetum*, enquanto pastejos intensivos tendem a favorecer espécies de

crescimento prostrado como boa parte das leguminosas (Matches, 1992) e algumas gramíneas. Sob baixas taxas de lotação tanto crescimento do pasto como produção por animal tendem a se aproximar de seus ganhos máximos, enquanto que, sob altas taxas de lotação, essas produções tendem a se reduzir (Vickery, 1981).

Respostas de plantas forrageiras submetidas ao pastejo são, de maneira geral, diferentes daquelas submetidas ao corte mecânico. Razões para isso incluem a seletividade animal, os danos físicos causados pelo pisoteio, retorno de nutrientes através de fezes e urina, deposição de saliva, compactação do solo, dentre outros (Watkin & Clements, 1978; Vickery, 1981; Korte & Harris, 1987; Matches, 1992). O comportamento animal é outro fator que interfere nessas respostas. Dificilmente os animais permanecem em um mesmo local da pastagem até desfolhar a planta por inteiro. Ao contrário, eles percorrem vários “sítios” de pastejo e, alguns perfilhos podem escapar do pastejo, permitindo assim uma desuniformidade na desfolha (Matches, 1992).

Segundo Korte & Harris (1987), as fezes e urina são fontes potenciais de N, P, K, S, Mg e Ca para a pastagem. Embora as respostas das plantas a esses nutrientes depositados sejam variáveis, vários experimentos têm demonstrado que essa deposição estimula a produção de forragem (Tabela 6) além de afetar a composição botânica.

Tabela 6 – Efeito de desfolha, pisoteio e deposição de fezes e urina, sob duas taxas de lotação, sobre o acúmulo de forragem ( $\text{kg MS ha}^{-1}$ ) de um pasto consorciado de azevém perene e trevo branco.



|                                     | Carneiros ha <sup>-1</sup> |       |
|-------------------------------------|----------------------------|-------|
|                                     | 25                         | 50    |
| Desfolha                            | 8.990                      | 5.420 |
| Desfolha + Pisoteio                 | 8.640                      | 4.870 |
| Desfolha + Pisoteio + Fezes e Urina | 10.880                     | 7.440 |
| Média                               | 9.500                      | 5.910 |

Fonte: Curll & Wilkins (1983).

### 3.1 Efeitos do animal sobre a pastagem

Os fatores relativos aos animais que interferem na rebrota das forrageiras, tais como intensidade e frequência de pastejo, espécie do animal, método de apreensão da forragem, pisoteio, deposição de fezes e urina e, eventualmente, de saliva, podem causar alterações substanciais na persistência, produtividade e composição botânica do dossel. Teoricamente, a intensidade de pastejo deve ser regulada de forma a manter uma área foliar adequada para taxas máximas de acúmulo de forragem durante toda a estação de crescimento. Na prática, entretanto, essa é uma tarefa das mais difíceis de se realizar.

Hodgkinson & Mott (1986; citados por Matches, 1992), propuseram três hipóteses alternativas de como a intensidade de pastejo pode afetar o crescimento da pastagem (Figura 10). Na linha A, a produção primária líquida mostra um consistente declínio com o aumento da intensidade de pastejo. Segundo os autores, essa é uma resposta típica para a maioria das forrageiras sob pastejo. Na linha B, as plantas são capazes de compensar a desfolha até certo nível, além do qual a produtividade começa a declinar. Essa resposta também não é

incomum, principalmente em pastagens com densidades relativamente altas. A linha C é a mais interessante e também a mais controversa. De acordo com os autores, um crescimento compensatório pode ocorrer com níveis moderados de desfolha. Ultrapassando esse limiar da intensidade de pastejo, todavia, a produtividade do pasto também entra em declínio.

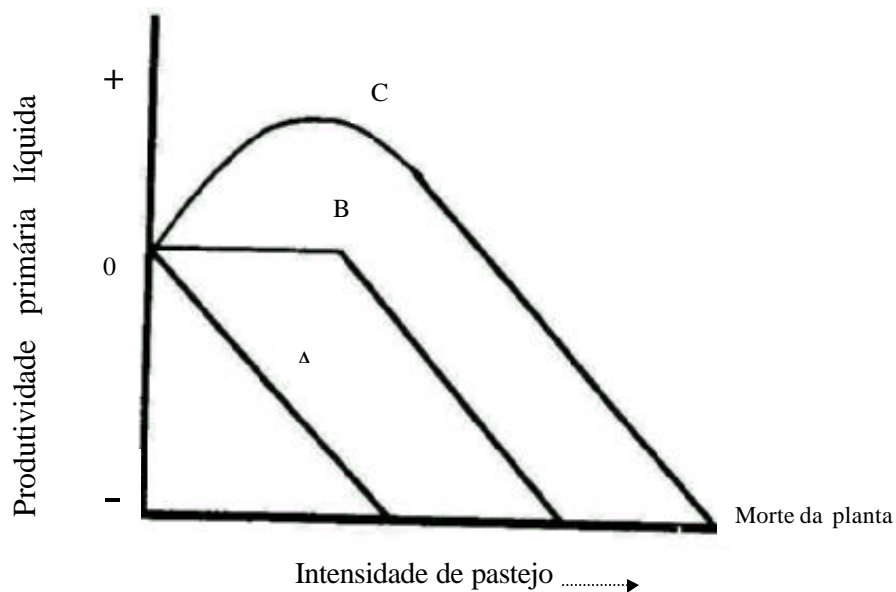


Figura 10 – Relações teóricas entre a produtividade primária líquida de um dossel pastejado e a intensidade de pastejo. Linhas A, B e C representam possíveis tendências da produtividade com o aumento da intensidade de pastejo (Hodgkinson & Mott, 1986, adaptado por Matches, 1992).

A espécie animal interfere nas respostas das plantas em função do hábito de pastejo, que difere em função do tamanho da boca, anatomia dos lábios e método de apreensão da forragem. Hughes et al. (1984; citados por Matches, 1992) compararam a seleção da dieta em uma pastagem consorciada de azevém+trevo branco, pastejada por caprinos, ovelhas e bezerros. Na mesma

pastagem, a dieta dos ovinos apresentava uma maior proporção de trevo e uma menor proporção de azevém e material morto do que a dieta dos bovinos. A dieta dos caprinos obteve uma posição intermediária em relação às outras espécies de animais. A uniformidade da pastagem em termos de composição e crescimento permite uma distribuição também mais uniforme dos animais dentro da área de pastejo. Outrossim, os animais juntam-se em grupos e, geralmente, pastejam uma mesma área, promovendo assim o superpastejo de algumas áreas e o subpastejo de outras, dando a pastagem uma aparência desuniforme (“patches”). A resistência das plantas ao pastejo pode ser devido a mecanismos de escape ou tolerância (Briske, 1996). O mecanismo de escape reduz a probabilidade da planta ser desfolhada e o de tolerância facilita o crescimento após a desfolha.

A intensidade de pastejo regula a oportunidade dos animais pastejarem seletivamente. Com o aumento da intensidade de pastejo através da elevação da taxa de lotação, passa a existir uma menor oferta de forragem para o animal, tornando-o menos seletivo no pastejo das plantas ou de partes delas. Em conseqüência, aumenta-se o nível de desfolha e, com isso, há uma alteração na morfologia e composição do dossel (Matches, 1992). Um dos resultados dessa alteração é a mudança na demografia do perfilhamento. Com o aumento da intensidade de pastejo, promove-se uma elevação no número de perfilhos, com conseqüente perda de peso desses perfilhos. Carvalho et al. (2000) observaram esse comportamento em Tifton 85 quando avaliaram a demografia do perfilhamento sob quatro intensidades de pastejo.

Christiansen & Svejcar (1988) notaram que após dois anos de pastejo em *Bothriochloa caucasica* (Trin.) E.E. Hubb., havia 125% a mais de perfilhos sob

altas taxas de lotação, quando comparados com baixas taxas de lotação, com o peso por perfilho 89% menor, nas altas taxas de lotação. Como consequência, peso máximo de raízes nas altas taxas de lotação foi 27% menor, no primeiro ano, e 46% menor no segundo ano, quando comparada aos valores sob baixas taxas de lotação. Outra alteração na morfologia do dossel em função da intensidade de pastejo, pode também ser observada em *Cynodon dactylon* (L.) Pers.. Sob baixas pressões de pastejo, observa-se um hábito de crescimento mais ereto do que sob baixas pressões de pastejo, nas quais, essa gramínea tende a se desenvolver através de pequenos e espessos rizomas crescendo horizontalmente, produzindo pequenas folhas próximo às hastes (Matches, 1992).

Os danos físicos causados à pastagem em função do pisoteio dos animais pode ser substancial e varia entre espécies e cultivares. O pisoteio causa danos diretamente, destruindo pontos de crescimento, folhas, hastes e raízes e ainda danos indiretos, no caso da compactação do solo (Watkin & Clements, 1978), com mudanças nas relações solo-água e temperatura do solo (Edmond, 1964). Esses danos são tão maiores quanto maiores forem as taxas de lotação, reduzindo a produtividade da pastagem e alterando a composição botânica do dossel. De acordo com os mesmos autores, os efeitos do pisoteio são pouco influenciados pelo tipo de solo, fertilidade e altura do dossel, sendo, porém, fortemente influenciados pelas espécies de planta (Tabela 7) e umidade do solo.

Tabela 7 – Redução de produção devido ao pisoteio de carneiros (taxa de lotação de 32 animais ha<sup>-1</sup>).

| Espécie forrageira | % de redução |
|--------------------|--------------|
|--------------------|--------------|

|  |    |
|--|----|
| <i>Lolium perenne</i> L.                                     | 23 |
| <i>Poa pratensis</i> L.                                      | 31 |
| <i>Poa trivialis</i> L.                                      | 50 |
| <i>Lolium perenne</i> L. x <i>Lolium multiflorum</i><br>Lam. | 56 |
| <i>Trifolium repens</i> L.                                   | 60 |
| <i>Agrostis tenuis</i> Sibth.                                | 60 |
| <i>Phleum pratense</i> L.                                    | 62 |
| <i>Dactylis glomerata</i> L.                                 | 80 |
| <i>Trifolium pratense</i> L.                                 | 87 |
| <i>Holcus lanatus</i> L.                                     | 91 |

---

Fonte: adaptado de Edmond (1964).

Outro fator que pode alterar a composição botânica do dossel é a deposição de fezes e urina. Geralmente, o N da urina estimula o crescimento de gramíneas e o P das fezes o de leguminosas, principalmente em solos deficientes nesse nutriente (Wolton, 1979; citado por Matches, 1992), o que é comum nos solos brasileiros. Aquele autor aponta que em sistemas com nível de produtividade de moderada a alta, os benefícios da deposição de nutrientes (principalmente N) superam os danos causados à pastagem.

A literatura reporta alguns trabalhos conduzidos para observar os resultados dos efeitos combinados desses fatores dos animais sobre a pastagem. Currl & Wilkins (1982) desenvolveram um trabalho onde carneiros pastejavam continuamente um pasto consorciado de azevém+trevo branco. Os autores concluíram que o pisoteio teve pequeno efeito na produtividade do dossel, que a deposição de N aumentou a produção de forragem, mas reduziu o “stand” de trevo, que altas taxas de lotação reduzem a produtividade da pastagem e que os

efeitos benéficos de deposição de N foram maiores nas altas taxas de lotação do que os prejuízos causados pelo aumento na intensidade de desfolha e pisoteio.

Outro efeito do animal sobre a pastagem é a dispersão de sementes. As sementes podem ser transportadas através dos cascos, pele, pêlos e lã dos animais e depositadas no solo. Outra forma de transporte das sementes é através do trato digestivo dos animais, sendo depositadas no solo através das fezes. Segundo Watkin & Clements (1978), o grau de digestão das sementes ao passarem pelo trato intestinal varia tanto com a espécie da planta como a do animal.

### **3.2 Métodos de pastejo**

O critério para definição do manejo do pastejo deve ser baseado nas decisões de planejamento que influenciam os equilíbrios globais e estacionais entre produção de forragem e demanda. Neste contexto, o objetivo do manejo é promover o controle dos recursos vegetais e animais com a finalidade de atingir altas eficiências globais no sistema de produção (Hodgson, 1990; Gomide, 1988). A manutenção da condição da estrutura do pasto é, portanto, muito mais importante para o sucesso da exploração do que o método de pastejo utilizado (Hodgson, 1990).

Os métodos de pastejo podem ser classificados em dois grandes grupos (Hodgson, 1990):

- ♣ Lotação contínua: caracterizada pela permanência de animais no pasto por várias semanas ou mesmo durante uma estação de crescimento. Porém isso

não implica que os perfilhos ou as plantas estejam sob constante desfolha, pois o intervalo entre desfolha pode variar de 5 dias a 3-4 semanas.

- ♣ Desfolha intermitente: caracterizada pela desfolha rápida, que pode ser realizada tanto pelo corte como pelo pastejo, antes dos animais serem transferidos para uma nova área.

No método de lotação contínua pode-se adotar a taxa de lotação fixa, onde o número de animais que permanece na área por um determinado período é constante, ou a taxa de lotação variável, onde o número de animais pode variar dentro de uma determinada área durante o período de pastejo (Hodgson, 1990).

Dentro do conceito de desfolha intermitente temos o pastejo rotacionado, que é caracterizado por uma sequência regular entre o pastejo e o descanso sobre um número determinado de piquetes. O manejo do pastejo rotacionado pode ser descrito de acordo com o período de pastejo e o período de descanso, sendo que a soma destes dois períodos determinam o ciclo de pastejo, e a razão entre o tempo de descanso e o tempo de pastejo determina o número de piquetes no sistema. O pastejo em faixa é um caso especial do rotacionado onde as divisões podem ser modificadas diariamente através do uso intensivo da cerca elétrica móvel (Hodgson, 1990).

Durante muito tempo acreditou-se que os níveis de desempenho animal seriam superiores quando manejados em pastejo rotacionado do que sob lotação contínua. Isto porque era assumido que o controle dos padrões de desfolha e rebrota poderiam aumentar a produção de forragem. Entretanto, evidências indicam claramente que a variação no manejo de pastagem, dentro de grandes limites, parece ter baixo impacto na produção de forragem e no consumo por

unidade de área. Na maioria das circunstâncias, a lotação contínua e o pastejo intermitente poderiam ser classificados como um complemento do sistema de produção e usado em combinação com outras alternativas para fazer um uso mais eficiente dos recursos vegetais (Hodgson, 1990).

Em muitos aspectos, a lotação contínua é o manejo mais efetivo para encorajar o perfilhamento, o qual auxilia na estabilidade da pastagem. Este proporciona condições para os animais, e as mudanças na pastagem são relativamente lentas, o que torna mais simples o monitoramento da pastagem através dos programas. Por outro lado, o pastejo rotacionado, requer muito mais tomadas de decisões de curto espaço de tempo, devido ao grande número de piquetes envolvidos e a mudança relativamente rápida das condições do pasto. Neste caso, sempre será necessário o monitoramento das condições antes e após o pastejo, checar a rebrota, para integrar o uso e uma série de piquetes efetivamente. Os animais tendem a ser menos calmos e exercem sua própria influencia sobre as decisões de manejo (Hodgson, 1990). O pastejo intermitente ajuda a manter o vigor das plantas forrageiras que são sensíveis a desfolha frequente, porém exige alto custo para a implantação de cercas, bebedouros e acessos a corredores por causa do grande número de sub-divisões necessárias.

A escolha do método de pastejo deve ser feita de modo que se tenha uma melhor eficiência do sistema de produção que sirva para as condições de cada fazenda, e a escolha não deve ser influenciada pelas previsões errôneas sobre a produção animal e forrageira (Hodgson, 1990).



( \_\_\_\_ ) cerca permanente

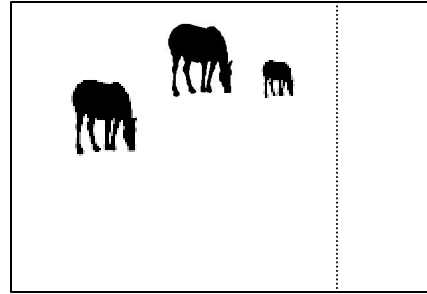
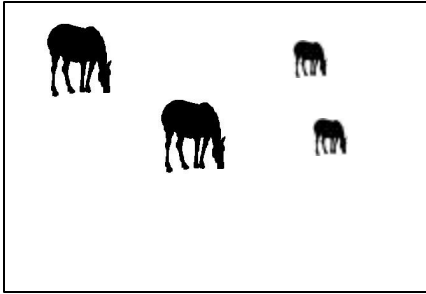
( - - - - ) cerca temporária

Lotação contínua

Taxa de lotação fixa

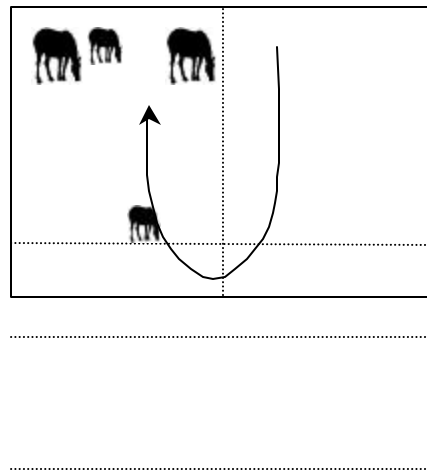
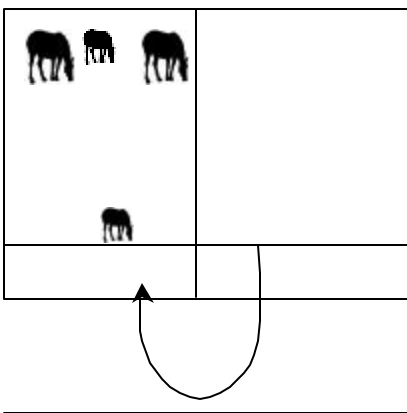
Taxa de lotação

variável

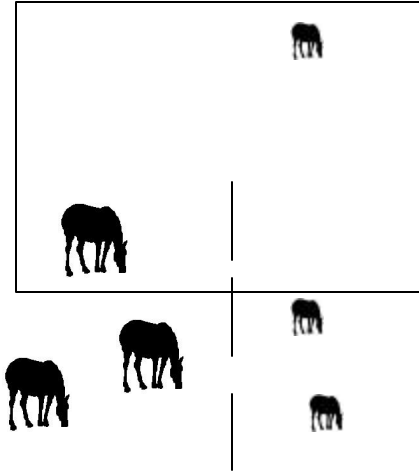


Pastejo rotacionado

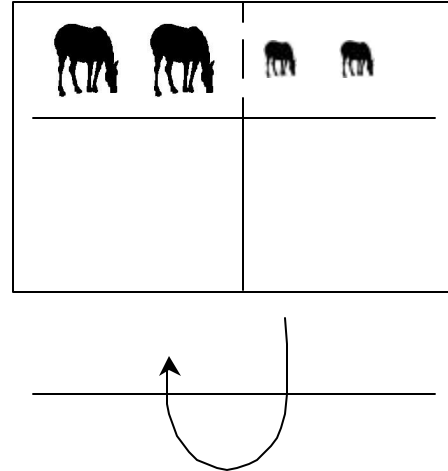
Pastejo rotacionado em faixa



Lotação contínua-“creep grazing”



Pastejorotacionado-“creep grazing”



Forragem cortada

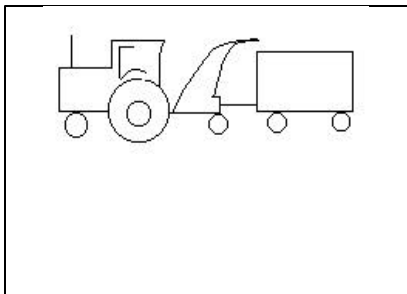


Figura 11 - Métodos de manejo do pastejo. Adaptado de Hodgson (1990).

O método de pastejo podem influenciar tanto a quantidade de forragem consumida diariamente por animal, como o modo pelo o qual o pasto é colhido pastejado. Estes, por sua vez, podem influenciar a produção subsequente dos animais e das pastagens. O manejo do pastejo é, portanto, um aspecto importante

do manejo nutricional dos animais (Holmes & McMillan, 1982). Assim, fica evidente que o método de pastejo pode ter grande influência sobre o desempenho tanto da planta forrageira como do animal.

Cada método de pastejo possui eficiências relativas diferentes e flexibilidades de uso variáveis. Assim, métodos baseados em lotação contínua apresentam-se como estratégias de pastejo onde se tem pouco controle sobre o nível de consumo individual de matéria seca de forragem e, portanto, são compatíveis com situações onde não existe déficit de forragem e que, normalmente, se procura desempenho animal elevado. No entanto, em situações onde existe falta ou excesso de alimento, ou seja, a taxa de acúmulo de forragem é menor ou maior que os requerimentos dos animais (demanda), respectivamente, a possibilidade de controle na lotação contínua é menor do que nos métodos baseados em pastejo rotacionado, que permitem um melhor ajuste da frequência de colheita da planta forrageira e que permitem, também, o racionamento ou introdução de estratégias de conservação de forragem em situações críticas (Figura 12). É importante que se tenha em mente que não existe um método de pastejo ideal, mas sim aquele mais apropriado e indicado para cada situação em particular (Da Silva & Pedreira, 1997).

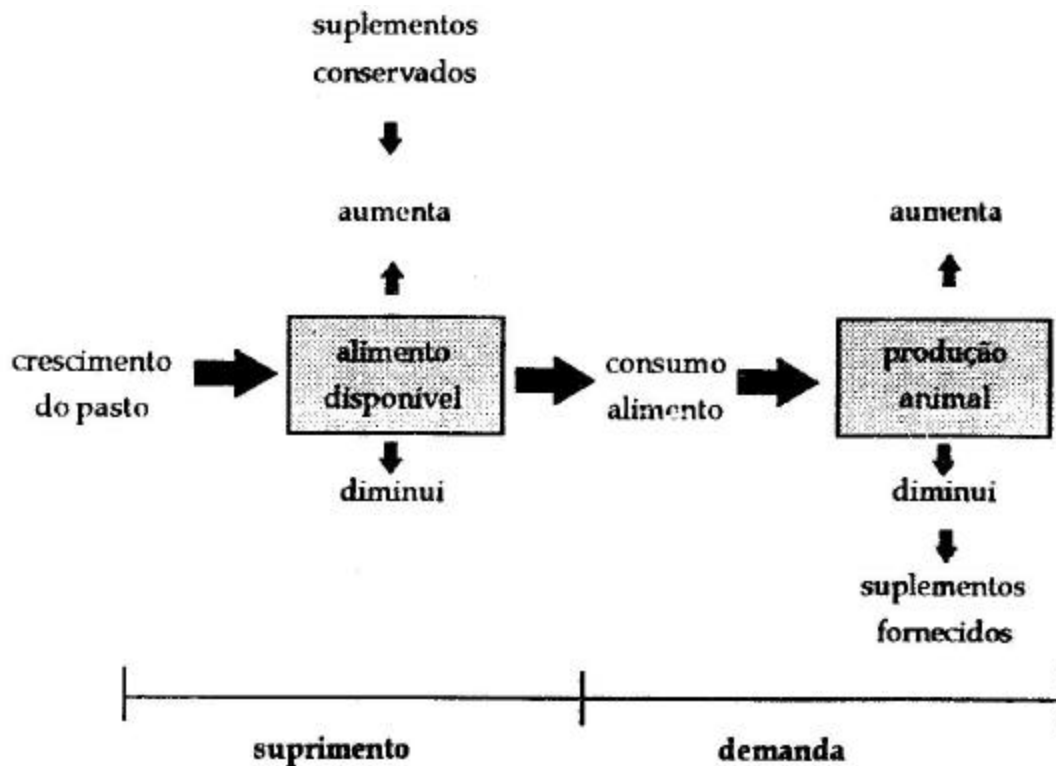


Figura 12 – Representação esquemática da logística da produção animal a pasto (da Silva & Pedreira (1997)).

Alguns autores, argumentam por um ponto de vista mais acadêmico, como no caso de Mitchell et al. (1998), segundo quem o método de pastejo deveria ser baseado na população de perfilhos e IAF durante os vários períodos de crescimento ao invés de se utilizar datas pré-determinadas de desfolha e descanso. Apesar disso, a maioria da informação até hoje gerada pela pesquisa é baseada em calendários fixos, com períodos definidos em dias, e datas pré estabelecidas para a realização do pastejo. O efeito da intensidade de desfolha sobre a densidade de perfilhos foi observado por Korte et al. (1984). Pastagens sob desfolha severa, tomando como base o IAF residual, apresentaram maior

densidade populacional de perfilhos vegetativos do que as que sofreram desfolha mais leniente. Essa diferença pode ser explicada através do sombreamento e competição por assimilados. O efeito da frequência de desfolha na longevidade da folha depende do estágio em que mesma se encontra na pastagem, vegetativo ou reprodutivo. Korte et al. (1985) notaram que a interrupção tardia do crescimento reprodutivo (desfolha menos frequente) reduz o número de perfilhos em pré-florescimento até o verão, mas durante o crescimento vegetativo a desfolha menos frequente aumenta a longevidade do perfilho, possibilitando a sobrevivência de perfilhos mais velhos. O pastejo leniente alternado com o pastejo pesado realizado em pastagens de azevém que possuem perfilhos em estágio reprodutivo aumenta a produtividade do pasto no verão e no outono devido ao aumento na densidade populacional de perfilhos, além de aumentar a produção por perfilho (Hernández Garay et al., 1997). Isto pode ser devido à contribuição dos perfilhos basais, originários de perfilhos reprodutivos que sofreram desfolha, para a perenização da pastagem, onde os perfilhos vegetativos sobrevivem por um período mais longo (Korte, 1986).

Estratégias de manejo podem ser empregadas para manter uma densidade adequada de perfilhos. Evidência disso advém de estudos de demografia de população de gemas em perfilhos pois estas podem prever variações estacionais de densidade de perfilho (Lemaire & Chapman, 1996). Gonzalez et al. (1998) verificou o efeito da altura e idade de corte sobre a quantidade de gemas axilares e basilares em quatro cultivares de *Pennisetum purpureum* Schum. O cultivar TaiwanA-44 apresentou maior número de gemas axilares (17,5) e basilares (4,7) do que o cultivar Wruckwona (12,9 axilares e 2,3 basilaras). O

corde a 20 cm apresentou mais gemas basilares combinado com a idade de 135 dias, seguindo em ordem decrescente aos 45, 180 e 90 dias. A produção de matéria seca não foi diferente entre os cultivares.

Dentro do gênero *Brachiaria* existe uma grande amplitude no número de gemas (Tabela 8). As *B. decumbens* cv. Brasilisk e IPEAN, *B. humidicola* e Tangola possuem maior número de gemas o que as caracteriza como plantas que podem tolerar pastejos relativamente mais intensos, com as demais devendo ser manejadas com mais cuidado. A *B. humidicola*, por apresentar hábito de crescimento prostrado, possui internódios muito curtos e, com isso, um grande número de gemas rente ao solo, explicando assim a sua tolerância a manejo de pastejo baixo e intenso (Zimmer, 1988).

Tabela 8 – Número de gemas axilares (de 0 a 20 cm de altura), relação folha/caule e o IAF de diversas braquiárias.

| Forrageira                        | Número de gemas | IAF  | Relação F/H |
|-----------------------------------|-----------------|------|-------------|
| <i>B. decumbens</i> cv. Brasilisk | 4,3             | 15,8 | 0,67        |
| <i>B. decumbens</i> cv. IPEAN     | 4,2             | 8,0  | 1,29        |
| <i>B. brizantha</i>               | 3,1             | 6,9  | 1,28        |
| <i>B. brizantha</i> cv. Marandu   | 3,4             | 15,5 | 1,17        |
| <i>B. dictyoneura</i>             | 3,2             | 22,7 | 46,5        |
| <i>B. humidicola</i>              | 4,5             | 5,9  | 1,09        |
| <i>B. mutica</i>                  | 3,8             | 8,7  | 0,77        |

|                                      |     |     |      |
|--------------------------------------|-----|-----|------|
| <i>B. mutica</i> x <i>B. arrecta</i> | 5,2 | 4,0 | 0,90 |
| <i>B. ruzizensis</i>                 | 2,8 | 8,4 | 0,91 |

---

Fonte Alcântara, citado por Zimmer et al., 1988.

Corsi (1988) recomenda para pastagens de *Panicum* o sistema de lotação intermitente ou suas variações, pastejo rotacionado, alternado, em faixa, etc., devido à característica fisiológica de perfilhamento aliada ao potencial de produtividade desta planta.

#### **4 CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Comunidades de plantas forrageiras são entidades dinâmicas e altamente interativas com o ambiente ao seu redor. Fatores abióticos (clima e seus componentes, mais o fator edáfico) e bióticos (relações entre plantas e animais, e dentro de plantas nos mais diversos níveis hierárquicos, além do efeito de pragas e patógenos) contribuem para tornar extremamente complexo o ecossistema de pastagens. A produção de forragem, entendida como o balanço líquido entre a síntese de novos tecidos e a perda de tecidos por senescência e morte, pode ser influenciada positiva ou negativamente por um mesmo fator, dependendo da combinação, espécie-ambiente. Da mesma forma, o perfilhamento, componente-chave da produtividade, além de determinado por fatores genéticos, é altamente sensível aos de ambiente. O domínio e o controle desses processos só será possível se forem conhecidas as particularidades biológicas de cada espécie ou grupo de espécies de plantas forrageiras, e suas respostas aos

ambientes onde se pretende explorá-las economicamente. Muito já se sabe sobre essas plantas, mas as lacunas ainda são grandes, especialmente no que diz respeito às espécies tropicais. Com a geração de novos bancos de dados maiores e mais completos, poderá ser possível racionalizar sobre o processo produtivo, tornando-o cada vez mais eficiente.

## 5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, E.X.; SETELICH, E.A.; MARASCHIN, G.E. Oferta de forragem e variáveis morfogenéticas em capim-elefante anão cv. Mott. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 34., Juiz de Fora, 1997. **Anais**... Juiz de Fora: SBZ, 1997. P.240-242.

AERTS, R. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. **Journal of Experimental Botany**, v. 50, n. 330, p. 29-37, 1999.

BAHMANI, E.R.; THOM, C.; MATTHEW, C.; LEMAIRE, G. Effect of nitrogen fertilizer on reproductive tiller development in perennial ryegrass. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS. 19, Brazil, 2001. **Proceedings**...Brazil: FEALQ. p.39-40, 2001.

BARBOSA, M.A.A.F.; DAMASCENO, J.C.; CECATO, U.; SAKAGUIT, E.S. Dinâmica do aparecimento, expansão e senescência de folhas em diferentes cultivares de *Panicum maximum* Jacq. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE



- BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 34., Juiz de Fora, 1997. **Anais...** Juiz de Fora: SBZ, 1997. P.101-103.
- BERNARDES, M. S. Fotossíntese no dossel das plantas cultivadas. In: CASTRO, P.R.C. et al. (Eds.). *Ecofisiologia da produção agrícola*. Piracicaba: POTAFOS, 1987. p. 13-48.
- BRISKE, D.D. Strategies of Plant Survival in Grazed Systems: A functional interpretation. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Eds.) *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Wallingford: CAB International, 1996. p. 37-67.
- BROWN, R. H.; BLASER, R. E.; DUNTON, H. L. Leaf-area index and apparent photosynthesis under various microclimates for different pasture species. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 10., Helsinki, 1966. **Proceedings...** p. 108-113, 1966.
- CACHO, O.J. A practical equation for pasture growth under grazing. *Grass and Forage Science*, v. 48, p. 387-394, 1993.
- CALOIN, M. Analysis of dry matter partitioning in *Dactylis glomerata* during vegetative growth using a carbon budget model. *Annals of Botany*, v. 73, p. 665-669, 1994.
- CARVALHO, C.A.B. de; SILVA, S.C. da; SBRISSIA, A.F. et al. Demografia do perfilhamento e taxas de acúmulo de matéria seca em capim 'tifton 85' sob pastejo. *Scientia Agricola*, v. 57, n. 4, p. 591-600, 2000.
- CARVALHO, D.D.& DAMASCENO, J.C. Aspectos fisiológicos do capim elefante cv. Roxo de Botucatu. I. Taxa de aparecimento, expansão e senescência de

- folhas. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 33., Fortaleza, 1996. **Anais**... Fortaleza: SBZ, 1996. p. 4-6.
- CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: BAKERS, M.J. (Ed.) Grasslands for our world. Wellington: SIR Publishing, cap.3, p.55-56, 1993.
- CHRISTIANSEN, S.; SVEJCAR, T. Grazing effects on shoot and root dynamics above- and below-ground nonstructural carbohydrates in caucasian bluestem. Grass and Forage Science, v. 43, p. 111-119, 1988.
- COELHO, E.M; HERLING, V.R.; GOMES, M.A.; SCHMIDT, R.J.; LIMA, C.G. Tillering dynamics in Mombaça grass (*Panicum maximum*, Jacq.) under grazing. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19, Brazil, 2001. **Proceedings**... Brazil: FEALQ, 2001. p.63.
- COOPER, J. P.; WILSON, D. Variation in photosynthetic rate in *Lolium*. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 11., 1970. Surfers Paradise. Proceedings... Santa Lucia: University of Queensland Press, 1970. p. 522-527.
- CORSI, M.; BALSALOBRE, M.A.A; SANTOS, P.M.; DA SILVA, S.C. Base para o estabelecimento de pastagens de *Brachiaria* spp. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 11, Piracicaba, 1994. **Anais**... Piracicaba: FEALQ, 1994. p.249-266.
- CORSI, M; NASCIMENTO JR., D. Princípios de fisiologia e morfologia de plantas forrageiras aplicados ao manejo das pastagens. In: Pastagens: Fundamentos da Exploração Racional. Piracicaba: FEALQ, 1994. p. 15-48.

- CUNHA, M.A.D.; LEITE, G.G.; DIOGO, J.M.S.; VIVALDI, L.J. Características morfológicas do *Paspalum atratum* BRA-009610 submetido ao pastejo rotacionado. II. Lâmina viva, lâmina removida e senescência de folhas. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37, Viçosa, 2000. **Anais...** Viçosa: SBZ, 2000 (Compact disc).
- CURLL, M.L.; WILKINS, R.J. The comparative effects of defoliation, treading and excreta on a *Lolium perenne-Trifolium repens* pasture grazed by sheep. *Journal of Agriculture Science*, v. 100, p. 451-460, 1983.
- DA SILVA, S.C.; PEDREIRA, C.G.S. Princípios de ecologia aplicados ao manejo de pastagem. In: SIMPÓSIO SOBRE ECOSISTEMAS DE PASTAGENS, 3., Jaboticabal, 1997. **Anais...** Jaboticabal: Funep, 1997. p. 1-12.
- DALE, J.E. The growth of leaves. London: Edward Arnold, 1982. 60 p.
- DAVIES, A. The regrowth of grass swards. In: JONES, M.B.; LAZENBY, A. (Eds.) *The grass crop*. London: Chapman and Hall, 1988. p. 85-127.
- DE FARIA, V.P.; PEDREIRA, C.G.S.; SANTOS, F.A.P. Evolução do uso de pastagens para bovinos. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 13, Piracicaba, 1996. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 1997. p.1-14.
- DYER, M. I.; ACRA, M. A.; WANG, G. M. et al. Source-sink carbon relations in two *Panicum coloratum* ecotypes in response to herbivory. **Ecology**, v. 72, n. 4, p. 1472-1483, 1991.
- EDMOND, D.B. Some effects of sheep treading on the growth of 10 pastures species. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v. 7, p. 1-16, 1964.

- ENGELS, C. Effect of root and shoot meristem temperature on shoot to root dry matter partitioning and the internal concentration of nitrogen and carbohydrates in maize and wheat. **Annals of Botany**, v. 73, p. 211-219, 1994.
- FAGUNDES, J. L. Efeito de intensidades de pastejo sobre o índice de área foliar, interceptação luminosa e acúmulo de forragem em pastagens de *Cynodon* spp. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" – Universidade de São Paulo. Dissertação (Mestrado). Piracicaba, SP. 69 p. 1999.
- FAVORETTO, V. Adaptação de plantas forrageiras ao pastejo. In: FAVORETTO, V.; RODRIGUES, L.R.A.; REIS, R.A. (Eds.) SIMPÓSIO DE ECOSISTEMAS DE PASTAGEM. 2., Jaboticabal, 1993. **Anais...** Jaboticabal: FUNEP, 1993. p.130-165.
- FULKERSON, W. J.; SLACK, K. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 1. Effect of water-soluble carbohydrates and senescence. **Grass and Forage Science**, v. 49, p. 373-377, 1994.
- FULKERSON, W. J.; SLACK, K. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 1. Effect defoliation frequency and height. **Grass and Forage Science**, v. 50, p. 16-20, 1995.
- GIFFORD, R. M.; THORNE, J. H.; HITZ, W. D. et al. Crop productivity and photoassimilate partitioning. **Science**, v. 225, n. 4664, p. 801-808, 1984.
- GILLET, M. **Las gramíneas forrajeras**. Acribia, Zaragoza, 1984. 355 p.
- GOMIDE, J. A. Fisiologia e manejo de plantas forrageiras. **Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 2, p. 17-26. 1973.
- GOMIDE, C.A.M.; GOMIDE, J.A.; QUEIROZ, D.S.; PACIULLO, D.S.C. 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. O fator tempo e o número de piquetes do pastejo rotacionado. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO. Viçosa, 1997. **Anais...** Viçosa: UFV, 1997a. p. 253-272.
- GOMIDE, J.A. Morfogênese e análise de crescimento de gramíneas tropicais. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO, Viçosa, 1997. **Anais...** Viçosa: UFV, 1997b. p. 411-429.
- GOMIDE, J.A.; GOMIDE, C.A.M. Fundamentos e estratégias do manejo de pastagens. In: SIMPÓSIO DE PRODUÇÃO DE GADO DE CORTE, Viçosa, 1999. **Anais...** Viçosa: UFV, p.179-200, 1999.
- 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.
- HAY, R. K. M.; WALKER, A. J. Interception of solar radiation by the crop canopy. In: HAY, R. K. M.; WALKER, A. J. An introduction to the physiology of crop yield. Longman Scientific & Technical, New York, 1989. p. 8-30.
- HODGSON, J. Grazing management: Science into practice. Longman Scientific and Technical, Longman Group, London, UK, 1990.
- HODGSON, J; BIRCHAM, J.S.; GRANT, S.A.; KING, J. The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. In: Occasional Symposium, 13., British Grassland Society, 1981. p. 51 – 62.

- HUMPHREYS, L.R. **Tropical pasture utilization**. Great Britain: Cambridge Univ. Press., 1991. 206p.
- JACQUES, A. V. A. Fisiologia do crescimento de plantas forrageiras. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 1., Piracicaba, 1973. Piracicaba: FEALQ, 1973. p. 95-101.
- KORTE, C.J.; HARRIS, H. Effects of grazing and cutting. In: SNAYDON, R.W. (Ed.) *Managed grasslands – Analytical studies ecosystems of the world*, v. 17-B. Amsterdam: Science Publishers B.V., 1987. p 71-79.
- LANGER, R.H.M. **How grasses grow**. London. 1972. 60p (Studies in Biology, 34).
- LEMAIRE, G. & CHAPMAN, D. Tissue flows in grazed plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Eds.) *The ecology and management of grazing systems*. Guilford: CAB International, 1996. p.3-36.
- LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. Leaf tissue turn over and efficiency of herbage utilization. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL “GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND ECOLOGY”, 1., Curitiba, 1999. **Anais...** Curitiba: UFPR, 1999. p. 165-183.
- LOOMIS, R. S.; WILLIAMS, W. A. Productivity and the morphology of crop stands: patterns with leaves. In: EASTIN, J. D. et al. **Physiological aspects of crop yield**. Madison: ASA/CSSA/SSA, 1969, p. 27-47.
- MATCHES, A.G. Plant Response to Grazing: A Review. **Journal of Production Agriculture**, v. 5, n. 1, p. 1-7, 1992.
- MAZZANTI, A. Adaptacion de espécies forrajeras a la defoliacion. In: SIMPÓSIO SOBRE AVALIAÇÃO DE PASTAGENS COM ANIMAIS. Maringá, 1997. **Anais...** Maringá: Cooper Graf. Artes Gráficas Ltda., 1997. p. 75-84.

- MELLO, A.C.L. de; SANTOS, P.M.; PEDREIRA, C.G.S. et al. Photosynthetic light response of Tanzania grass under four levels of leaf temperature. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19., 2001. São Pedro, SP. Proceedings... Piracicaba: FEALQ, 2001. p. 73-74.
- MILTHORPE, F. L.; DAVIDSON, J. L. Physiological aspects of regrowth in grasses. In: MILTHORPE, F. L.; IVINS (Eds.) The growth of cereals and grasses, 1966, p. 241-254.
- MITCHELL, R.L. Crop growth and culture. Ames: Iowa State University Press, 1979. 349 p.
- NABINGER, C. Princípios da Exploração Intensiva de Pastagens. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 14., Piracicaba, 1997. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 1997. p. 213-272.
- NIJS, I.; IMPENS, I. An analysis of the balance between root end shoot activity in *Lolium perenne* cv. Melvina. Effects of CO<sub>2</sub> concentration and air temperature. **New Phytologist**, v. 135, p. 81-91, 1997.
- OLFF, H. Effects of light and nutrient availability on dry matter and N allocation in six successional grassland species. **Oecologia**, v. 89, p.412-421, 1992.
- OLIVEIRA, M.A.; PEDREIRA, O.G.; GARCIA, R.; HUAMAN, C.M.A.; SILVEIRA, P.R. Morfogênese de folhas do Tifton-85 (*Cynodon spp.*) em diferentes idades de rebrota. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 35., Botucatu, 1998. **Anais...** Botucatu: SBZ, 1998. p. 302-303.
- PARSONS, A. J.; ROBSON, M. J. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). 3. Partitioning of assimilates between

- root and shoot during the transition from vegetative to reproductive growth. **Annals of Botany**, v. 48, p. 733-744, 1981.
- PARSONS, A.J.; JOHNSON, J.R.; WILLIAMS, J.H.H. Leaf age structure and canopy photosynthesis in rotationally and continuously grazed swards. **Grass and Forage Science**, v. 43, n. 1, p. 1-14, 1988.
- PEARCE, R. B.; BROWN, R. H.; BLASER, R. E. Relationships between leaf area index, light interception and net photosynthesis in orchardgrass. **Crop Science**, v. 5, p. 553-556. 1965.
- PINTO, J.C. Crescimento e desenvolvimento de *Andropogon gayanus* Kunt.; *Panicum maximum* Jacq. e *Setaria anceps* Stapf. Ex Massey cultivadas em vasos, sob diferentes doses de nitrogênio. Viçosa, 1993. 149p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
- PINTO, J.C.; GOMIDE, J.A.; MAESTRI, M.; LOPES, N.F. Crescimento de folhas de gramíneas forrageiras tropicais, cultivadas em vasos, com duas doses de nitrogênio. **Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia**, v. 23, p. 327-332, 1994.
- PINTO, L.F.M. Dinâmica do acúmulo de matéria seca em pastagens de *Cynodon spp.* Piracicaba, 2000. 124p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- ROBSON, M.J.; RYLE, G.J.A.; WOLEDGE, J. The grass plant – its form and function. In: JONES, M.B.; LAZENBY, A. (Eds.) The grass crop: the physiological basis of production. London: Chapman and Hall, 1988, p. 25-83.
- ROCHA, G.L. Ecosistema de pastagem: aspectos dinâmicos. Sociedade Brasileira de Zootecnia. Piracicaba: FEALQ. v. 2. 1989. 391p.



- RHODES, I. The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium* spp.). **J. Agric. Sci.**, Camb., v. 37, p. 283-292. 1971.
- RHODES, I.; MEE, S. S. Changes in dry matter yield associated with selection for canopy characters in ryegrass. **Grass and Forage Science**, v. 35, p. 35-39. 1980.
- RODRIGUES, L. R. de A.; RODRIGUES, T. de J. D. Ecofisiologia de plantas forrageiras. In: CASTRO, P. R. C. et al. (Eds.) Ecofisiologia da produção Agrícola. Piracicaba: POTAFOS, 1987. p. 203-230.
- ROSSETO, F.A.A. Desempenho agrônômico de pastagens de capim elefante cv. Guaçu (*Pennisetum purpureum* Schum.) e capim Tanzânia (*Panicum maximum* Jacq.) em sistemas de produção de leite. Piracicaba, 2000. 144 p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. Plant physiology. 4 ed. Wadsworth Publish, 1992. 682 p.
- SHEEHY, J. E.; COOPER, J. P. Light interception, photosynthetic activity, and crop growth rate in canopies of six temperate forage grasses. *Journal of Applied Ecology*, v. 10, p. 239-250, 1973.
- SILSBURY, J.H. Leaf growth in pasture grasses. **Tropical Grasslands**, v. 4, p. 17-36, 1970.
- SKINNER, R.H. & NELSON, C.J. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phylochron. **Crop Science**, v. 34, n. 1, p. 4-10, 1995.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. Plant physiology. 2 ed. Sinauer Associates, Inc., 1998. 792 p.

- VENDRAMINI, J.M.B. Produção de matéria seca, digestibilidade *in vitro* e composição químico-bromatológica do capim *Paspalum notatum* cv Tifton 9 em diferentes idades de crescimento. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- VERHAGEN, A. M. W.; WILSON, J. H., BRITTEN, E. J. Plant production in relation to foliage illumination. **Annal of Botany**, N. S., v. 27, n. 108, p. 626-640. 1963.
- VICKERY, P.J. Pasture growth under grazing. In: MORLEY, F.H.W. (Ed.) Grazing animals. World Animal Science, v. B-1. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, 1981. p 55-77.
- WARD, C. Y.; BLASER, R. E. Carboydrate Food Reserves and Leaf Area in Regrowth of Orchardgrass. **Crop Science**, v. 1, p. 366-370. 1961.
- WARREN WILSON, J. Influence of spatial arrangement of foliage area on light interception and pasture growth. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 8., 1961. **Proceedings...** Berkshire: Alden Press. 1961. p. 275-79.
- WATKIN, B.R.; CLEMENTS, R.J. The effects of grazing animals on pastures. In: WILSON, J.R. (Ed.) Plant relations in pastures. CSIRO, East Melbourne, 1978. p. 273-289.
- WATSON, D.J. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. 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.

- WILMAN, D. & MARES MARTINS, V.M. Senescence and death of herbage during period of regrowth in ryegrass and red and white clover, and the effect of applied nitrogen. **Journal of Applied Ecology**, v. 14, p. 615-620, 1977.
- WILSON, D.; JONES, J. G. Effect of selection for dark respiration rate of mature leaves on crop yields of *Lolium perenne* cv. S23. **Annals of Botany**, v. 49, p. 313-320, 1982.
- WILSON, J. B. A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. **Annals of Botany**, v. 61, p. 433-449, 1988.
- ZELITCH, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. **BioScience**, v. 32, p. 796-802, 1982.
- ZIMMER, A.H; MACEDO, M.C.M.; BARCELLOS, A.O.; KICHEL, A.N. Estabelecimento e recuperação de pastagens de *Brachiaria spp.* In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 11., Piracicaba, 1994. Anais... Piracicaba: FEALQ, 1994. p.153-208.