

# O ECOSSISTEMA DE PASTAGENS E A PRODUÇÃO ANIMAL

André Fischer Sbrissia<sup>1</sup>  
Sila Carneiro da Silva<sup>2</sup>

## 1. INTRODUÇÃO

O crescimento da população mundial tem levado a um contínuo e histórico debate (Meadows, 1972; Hodgson, 2001) sobre a capacidade do planeta em produzir alimentos de forma compatível com a conseqüente demanda crescente. Apesar de atualmente a produção de alimentos ser suficiente para atender às necessidades da população, acredita-se que em alguns anos esse Quadro possa se inverter (IFPRI, 2001). Projeções indicam que no ano de 2020 a população mundial será de cerca de oito bilhões de pessoas, o que deverá aumentar consideravelmente a demanda por alimentos. Apesar do planeta estar longe de atingir seu limite biofísico para produção de alimentos, há indicativos de que o crescimento da produção tem ficado menor ano a ano (Pinstrup-Andersen & Pandya-Lorch, 1997). Os principais fatores responsáveis por essa menor taxa de crescimento da produção estão associados com: i) impossibilidade de aumento da área agricultável em boa parte do mundo (exceção feita à África sub-saariana e América Latina), ii) degradação de recursos naturais importantes como solo, florestas e regiões pesqueiras entres outros (Pinstrup-Andersen & Pandya-Lorch, 1997). Além disso, existe um terceiro fator em potencial que pode vir a reduzir a produção de alimentos no mundo, que é o fenômeno de desintensificação no uso da área agrícola. Esse processo é resultado das pressões exercidas por parte de ambientalistas e consumidores que estão preocupados com o impacto ambiental das práticas de produção atual, ou seja, contaminação de lençóis freáticos pelo uso excessivo de fertilizantes nitrogenados, redução da biodiversidade pelo uso de monoculturas, efeito estufa (Duru & Hubert, 2001) e pelo uso de culturas geneticamente modificadas (qualidade do alimento).

Dentre os fatores responsáveis por esse decréscimo da taxa de aumento na produção de alimentos, a degradação das terras agrícolas pode ser considerada como uma das mais importantes, sendo que aproximadamente 74% das áreas agrícolas da América Central, 65% da África, 45% da América do Sul e 38% da Ásia encontram-se em algum estágio de degradação (Pinstrup-Andersen & Pandya-Lorch, 1997).

<sup>1</sup> Aluno do curso de doutorado em Ciência Animal e Pastagens da USP/Esalq, bolsista da Fapesp.

<sup>2</sup> Professor Doutor, Departamento de Produção Animal – USP/Esalq.

De toda área do planeta, excluindo-se a Groelândia e Antártica, cerca de 40% está coberta por pastagens e o Quadro de degradação não é muito diferente daquele mencionado anteriormente. Em termos de extensão da degradação, cerca de 60% da área de pastagens no mundo tem 5% ou menos de sua área degradada, outros 20% apresentam uma degradação por volta de 25 a 50%, enquanto que 4,1% da área de pastagens no mundo apresenta-se com metade de sua área degradada (IFPRI, 2001). Em termos de grau de degradação, aproximadamente 46% das pastagens não são degradadas, enquanto que 49% apresentam algum grau de degradação e outros 5% encontram-se severamente degradadas (Tabela 1).

**Tabela 1.** Extensão e grau de degradação da área de pastagens no mundo

Grau de degradação	Extensão de degradação (%)						Soma
	0	1-5	6-10	11-25	26-50	>50	
Nenhum	46,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	46,3
Leve	0,0	7,0	6,1	9,3	3,5	1,5	27,4
Moderado	0,0	4,0	7,7	5,7	2,4	1,3	21,1
Forte	0,0	1,5	0,7	0,9	0,5	1,3	4,9
Extremo	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,3
Soma	46,3	12,6	14,5	16,0	6,5	4,1	

Fonte: Adaptado de IFPRI (2001)

Particularmente no Brasil, a degradação de pastagens é considerada um dos maiores problemas da pecuária (Kichel, 1997). Estima-se que cerca de 80% dos 45 a 50 milhões de hectares da área de pastagens nos Cerrados do Brasil Central (que respondem por 60% da produção de carne nacional), encontra-se, atualmente, em algum estágio de degradação (Barcellos, 1996). Essa situação remete a uma preocupação muito grande, já que existe um elevado potencial para produção animal no País que corre o risco de se tornar inexplorado pelo mau uso dos recursos naturais disponíveis. Nesse sentido, a exploração planejada, sustentada em princípios sólidos relativos à biologia e ecologia de plantas forrageiras em pastagens é fundamental, e passará a ser a marca registrada de países ditos desenvolvidos em produção animal.

Dentro desse panorama, fica clara a necessidade de uma utilização mais racional dos recursos naturais existentes, o que será possível somente através de uma melhor compreensão do ecossistema de pastagens, para que práticas de manejo e sistemas de produção animal possam ser idealizados e implementados sem colocar em risco sua sustentabilidade e produtividade.

## 2. O ECOSISTEMA DE PASTAGENS

Pastagens constituem um ecossistema bastante complexo e dinâmico que pode ser definido como aquele onde a vegetação dominante é composta por espécies herbáceas nativas ou exóticas (Hadley, 1993). Dentro de um ambiente de pastagens, ocorre uma série de interações que tornam um ecossistema extremamente particular, adaptado aos diferentes tipos de perturbações e, singularmente, com necessidade de que tais distúrbios ocorram (Deregibus et al., 2001). Segundo esse ponto de vista, o conceito de perturbação em pastagens poderia assumir uma outra conotação, ou seja, a verdadeira perturbação seria justamente a falta de perturbação. Segundo Milchunas et al. (1988), a seca, o fogo e o pastejo são os três principais agentes de perturbação nesse ecossistema. Todos os três promovem pressão de seleção para alta taxa de renovação (*turnover*) da parte aérea, localização das estruturas de perenização próximas do nível do solo e uma grande proporção de biomassa e atividade abaixo deste (Deregibus et al., 2001). A seca é um fator mais influente em regiões de baixa precipitação do globo enquanto que o fogo, contraditoriamente, é mais

frequente em regiões mais úmidas (Sala et al., 1996). Os herbívoros, por sua vez, afetam vários processos ecológicos num ambiente de pastagens tais como sucessão de espécies, fluxo de carbono, dinâmica de nutrientes e infiltração de água no solo (Deregibus et al., 2001). Todos esses processos afetam a dinâmica do fluxo de energia e de competição dentro do ecossistema, contribuindo para torná-lo complexo e dinâmico.

Dentre todos os agentes, a presença do animal é, sem dúvida, um dos principais aspectos que singularizam um ecossistema de pastagem, sendo que a compreensão de seus efeitos sobre a planta forrageira faz-se necessária para que se possa explorar ao máximo sua produtividade e persistência de maneira racional e sustentável.

## 3. A PLANTA FORRAGEIRA NO ECOSISTEMA DE PASTAGENS

Plantas individuais em pastagens estão sujeitas a desfolhas intermitentes cuja intensidade e frequência dependem, principalmente, do tipo de animal, densidade de lotação e métodos de pastejo empregados (Wade & Carvalho, 2000). Cada evento de desfolha representa para a planta um distúrbio no seu crescimento e, além disso, uma interferência na sua habilidade competitiva dentro da população (Lemaire, 2001), de tal forma que as respostas das plantas aos distúrbios da desfolha podem ser vistas como sendo uma tentativa de restabelecimento e manutenção de padrões "homeostáticos" de crescimento, onde todos os recursos são usados de maneira balanceada a fim de atingir uma produção ótima (Lemaire & Chapman, 1996). No entanto, num ambiente de pastagens, a desfolha não afeta somente uma planta isolada, mas também toda sua vizinhança, de tal forma que a desfolha de determinada área do pasto pode ser vista como uma maneira pela qual a competição por luz é eliminada (Lemaire, 2001). Dessa forma, a resposta global de uma planta ao pastejo pode ser visualizada como parte de um mecanismo complexo que depende não apenas da frequência e severidade da desfolha, mas que é também o resultado do padrão de desfolha ocorrido em toda a sua vizinhança. Assim, dependendo do comportamento seletivo dos animais em pastejo, a competitividade de diferentes plantas dentro de uma comunidade pode ser grandemente influenciada pelo manejo do pastejo (Crawley, 1983; Louda et al., 1990).

### 3.1. Respostas fisiológicas das plantas à desfolha

As respostas de plantas individuais à desfolha englobam uma série de processos morfofisiológicos que atuam dentro de uma ampla variação de escalas temporais. Nessa parte do texto será discutido o efeito da desfolha sobre a planta vivendo em comunidade dentro de uma seqüência lógica de eventos.

#### 3.1.1. Fotossíntese

O primeiro efeito imediato da desfolha sobre a planta é a redução de sua área foliar e, conseqüentemente, de sua capacidade em interceptar luz (Lemaire, 2001) de tal forma que a fotossíntese global da planta é instantaneamente reduzida (Briske & Richards, 1995). O resultado dessa redução na captura de luz sobre a economia de carbono na planta depende de: i) proporção de tecido removido; ii) o grau de desfolha das plantas vizinhas e iii) a capacidade fotossintética do tecido foliar remanescente após a desfolha (Lemaire, 2001).

A redução na fotossíntese que ocorre após a desfolha não é necessariamente proporcional à área foliar ou biomassa removida, já que concomitantemente ocorre uma modificação no microclima do relvado associada a contribuições desiguais de folhas de diferentes idades e, em alguns casos, fotossíntese compensatória (Briske & Richards, 1995). Como exemplo, pode-se

citar as folhas maduras, originalmente sombreadas, que com a desfolha ainda permanecem na planta, porém sem limitação de luz. Nesse caso, a taxa fotossintética do relvado é reduzida numa extensão maior que a proporção de área foliar removida pela desfolha, consequência da menor capacidade fotossintética das folhas remanescentes (Ludlow & Charles-Edwards 1980; Gold & Caldwell 1989). Por outro lado, uma desfolha leniente pode conduzir a apenas uma pequena redução na assimilação de carbono pela planta, podendo, inclusive, gerar um efeito positivo caso essa desfolha seja acompanhada de uma remoção de folhas de plantas vizinhas. Assim, se uma grande proporção de folhas jovens permanece na planta após a desfolha, a redução na fotossíntese do dossel é mais diretamente relacionada com a quantidade de área foliar removida, de tal forma que medidas de taxas fotossintéticas do dossel são mais fortemente correlacionadas com o potencial para rebrota do que medidas de fotossíntese de folhas individuais (Parsons et al., 1983; King et al., 1984; Gold & Caldwell, 1989).

À medida que a desfolha se torna mais severa, a proporção de tecido remanescente é reduzida, podendo tornar-se muito baixa para assegurar um suprimento mínimo de carbono para a planta. Isso ocorre porque folhas que estavam em condições de sombra são pouco capazes de readaptar seu aparato fotossintético a altas intensidades luminosas (Woledge, 1973). Assim, depois de uma desfolha severa, o suprimento de carbono para a planta torna-se tão baixo (considerando as necessidades de manutenção e crescimento) que seu balanço de C torna-se temporariamente negativo, até que uma área foliar suficiente, com alta capacidade fotossintética, seja novamente reconstituída (Richards, 1993).

Dessa forma, a principal adaptação fisiológica de plantas após a desfolha seria aquela associada com alocação preferencial de C para os meristemas (Ryle & Powell, 1975; Schnyder & De Viser, 1999), com a finalidade de maximizar a expansão de nova área foliar. Adaptações morfológicas adicionais das folhas novas em expansão, como o aumento na área foliar específica (AFE,  $m^2 g^{-1}$ ), permitem uma maior expansão foliar e uma exposição mais eficiente à luz (Van Loo, 1993). No entanto, essa alocação preferencial de C para os meristemas em situações de baixo suprimento de carbono, especialmente após a remoção da área foliar, provoca inevitavelmente uma forte redução na quantidade de carbono nas raízes, comprometendo o nível dos estoques de compostos orgânicos de reserva das plantas.

### 3.1.2. Compostos orgânicos de reserva e partição de fotoassimilados

Após a desfolha, ocorre um rápido declínio na quantidade de carboidratos solúveis nas raízes (Jameson, 1963), resultado principalmente de: i) redução na taxa fotossintética da planta como um todo e ii) alocação preferencial de carbono para as partes áreas da planta com a finalidade de restaurar sua área foliar. Diversos estudos com plantas  $C_3$  e  $C_4$  têm mostrado que o crescimento da raiz cessa após a remoção de cerca de 50% ou mais de sua área foliar (Richards, 1993). Apesar disso, Dawson et al. (2000) comentaram que existem diferenças de resposta à desfolha entre espécies de plantas numa mesma comunidade de pastagens.

Como a absorção de N mineral ou fixação de  $N_2$  parecem estar relacionados com o fluxo de assimilados de C nas raízes (Lemaire & Millard, 1999), a desfolha pode provocar uma temporária diminuição na absorção de N pela planta até que o suprimento de C tenha sido restabelecido através da formação de nova área foliar, como demonstrado por Kim et al. (1991) com *Medicago sativa*. Dessa forma, a recuperação da planta após uma desfolha severa gera um paradoxo, ou seja, a planta precisa usar os assimilados de carbono para promover a rápida recuperação de sua área foliar, mas, no entanto, a deficiência de C nas raízes impede a absorção de N, necessário para a rápida recuperação do crescimento foliar (Lemaire, 2001). Essa contradição pode ser resolvida pelo armazenamento e utilização das reservas de C e N, que representam uma impor-

tante adaptação fisiológica de plantas à desfolha (Thornton et al., 2000). Diversos autores têm estudado a dinâmica da mobilização de reservas nitrogenadas a partir de estolões e raízes de gramíneas para as novas folhas em expansão (Ourry et al., 1990; Thornton et al., 1994), e demonstraram que o nitrogênio previamente armazenado nos estolões pode ser rapidamente reciclado dentro da planta e utilizado para formação de nova lâmina foliar até que um suprimento suficiente de C seja obtido, e permita a restauração de sua capacidade de absorção de N.

A importância das reservas orgânicas para o vigor de rebrota após a desfolha por corte ou pastejo tem sido um dos tópicos mais controversos da agronomia de pastagens (Da Silva & Pedreira, 1997). Embora os carboidratos (açúcares, frutanas, e amidos) sejam os compostos de reserva mais importantes, eles estão em equilíbrio com uma reserva de compostos nitrogenados lábeis (Smith, 1973; Vickery, 1981). Maiores concentrações de carboidratos não estruturais (CNE) têm sido encontradas em plantas com deficiência de nitrogênio, quando comparadas à plantas adequadamente supridas desse elemento. Além disso, existe uma tendência generalizada para maiores concentrações de CNE em gramíneas  $C_3$  do que em  $C_4$  (Wilson & Mannerje, 1978; Adjei et al., 1988; Humphreys, 1991). Há indicações de que os assimilados são mais prontamente utilizados para a produção de novos tecidos quando o suprimento de N é adequado, embora Wilson (1975) considere essa generalização mais aplicável às gramíneas de ciclo  $C_3$  do que às de ciclo  $C_4$ .

Diversos estudos (Huokuna, 1961; Weinmann, 1961; Dovrat & Cohen, 1970) têm mostrado uma associação entre as reservas orgânicas e o vigor de rebrota dos pastos. Reis et al. (1985) verificaram uma redução na concentração de CNE em raízes e base das hastes de capim braquiária (*Brachiaria decumbens* Stapf.) após o corte, e notaram que havia uma interação com o meio ambiente. Quando o corte foi efetuado após o término da estação quente e chuvosa e não houve aplicação de N, as concentrações de CNE não declinaram, provavelmente devido à falta de condições adequadas para o desenvolvimento vegetativo. Trabalhando com *Hemarthria altissima* Stapf. & Hubb., Christiansen et al. (1988) observaram concentrações mais baixas de CNE em tecido jovem e metabolicamente ativo do que na forragem madura mais velha, concluindo que a atividade do crescimento demandava um maior suprimento de assimilados. Os autores também concluíram que a concentração de CNE foi indiretamente afetada por fatores de meio ambiente uma vez que dois dos três cultivares estudados acumularam CNE na base do colmo ao final da estação de crescimento.

Embora em muitos casos as reservas orgânicas tenham sido positivamente relacionadas com o vigor da rebrota, Humphreys (1991) argumentou que existem evidências mais fortes contra uma relação causativa. Segundo esse autor, a translocação de assimilados das raízes ou colo da planta em direção aos meristemas afeta pouco o crescimento, e o faz apenas de maneira transitória. Estudando a translocação de carbono durante a rebrota de capim pensacola (*Paspalum notatum* Flüge var. *saurae*), Beaty et al. (1974) notaram que quando as plantas eram expostas a  $^{14}C$  e desfolhadas 48 horas depois, apenas cerca de 10% do  $^{14}C$  da planta era translocado para pontos de crescimento de folhas nos três dias subsequentes. Em plantas colhidas em períodos mais longos de tempo após a exposição ao  $^{14}C$ , houve um acréscimo de duas unidades percentuais na concentração total desse elemento nas folhas novas. Essas observações indicam que praticamente toda a translocação de substâncias de reserva cessa num prazo de três a seis dias após a desfolha completa. Da mesma forma, Hodgkinson et al. (1985) concluíram, em um estudo com *Themeda triandra* Forsk., que as reservas de CNE durariam apenas dois dias se fossem completamente mobilizadas para a rebrota. Sampaio et al. (1976) demonstraram, todavia, a importância das reservas orgânicas para a manutenção dos tecidos em capim pensacola ao relatarem que, mesmo com a remoção diária de todo o tecido foliar da planta, foram necessárias 13 semanas para causar a morte dos estolões.

Com base nas evidências encontradas na literatura, Humphreys (1991) postulou que, na maioria dos casos, o tamanho e as perdas das reservas lábeis de carboidratos são insuficientes para justificar grande parte da rebrota. Perfilhos jovens normalmente se tornam fotossinteticamente independentes num prazo de até três dias de sua expansão e iniciam, rapidamente, a exportação de assimilados para outras partes da planta, passando de uma condição de "dreno" para "fonte". Nesse cenário, o autor argumenta que as reservas de CNE podem ser consideradas apenas como um mecanismo de tamponamento do sistema ao invés de uma reserva grande e utilizável. A redução das reservas de CNE de raízes, rizomas, estolões e bases das hastes após a desfolha é vista mais como uma consequência da contínua respiração dos tecidos do que da translocação para processos anabólicos (Vickery, 1981). Isso foi observado por Steinke (1975) em plantas de *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees., onde a demanda respiratória foi a causa da maior parte das perdas de CNE após a desfolha, embora tenha havido alguma exportação da base das hastes para os pontos de crescimento.

O possível consenso sobre o verdadeiro papel das reservas orgânicas no processo de rebrota parece residir, em grande parte, nos aspectos de morfologia e hábito de crescimento das plantas forrageiras (Da Silva & Pedreira, 1997).

### 3.1.3. Interceptação de luz e índice de área foliar

A quantidade de carbono fixado por uma pastagem por unidade de tempo depende diretamente da quantidade de radiação fotossinteticamente ativa absorvida pelas folhas verdes (RFA<sub>1</sub>). Essa quantidade é determinada pela radiação incidente (RFA<sub>0</sub>) e pela eficiência de absorção do relvado (E<sub>r</sub>), sendo esta última determinada por variáveis do pasto como área de folhas disponível para interceptar a luz por unidade de área de solo (IAF), ângulo foliar e propriedades de transmissão de luz das lâminas foliares, e por características de radiação solar como a relação entre luz difusa/direta e ângulo da radiação incidente (Lemaire & Chapman, 1996). Um modelo genérico que relaciona a E<sub>r</sub> e o índice de área foliar do pasto foi proposto por Monsi & Sacki (1953), e pode ser assim escrito:

$$E_r = k_1 (1 - e^{-k_2 \text{IAF}})$$

K<sub>1</sub> é um coeficiente determinado pelas propriedades óticas das folhas. Um valor próximo de 0,95 é o normalmente encontrado para a maioria das culturas (Varlet-Grancher et al., 1989). K<sub>2</sub> é o coeficiente de extinção luminosa, o qual depende de características do pasto.

Normalmente, quanto maior o IAF do pasto, maior sua capacidade de interceptar luz (Hodgson, 1990) (Figura 1). Num valor de IAF chamado "ótimo" (IAF<sub>ótimo</sub>), a interceptação de aproximadamente toda a luz incidente, com um mínimo de auto-sombreamento, proporcionaria o máximo valor de taxa de crescimento da cultura (TCC, massa de matéria seca acumulada por uni-

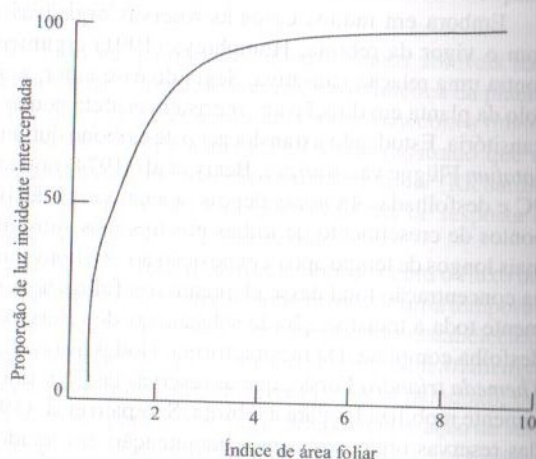


Figura 1. Relação entre o índice de área foliar e a interceptação de luz pelo pasto. Adaptado de Hodgson (1990).

dade de área por unidade de tempo) (Watson, 1958). O valor de IAF que proporciona 95% de interceptação luminosa e no qual o valor de TCC está próximo do máximo, é definido como "crítico" (IAF<sub>crítico</sub>). Abaixo do IAF<sub>ótimo</sub> as TCC são dependentes do IAF e são reduzidas à medida que a interceptação da luz incidente é incompleta. Acima do IAF<sub>ótimo</sub>, a redução da TCC é causada pelo aumento das perdas respiratórias, consequência do sombreamento excessivo, que resulta num balanço negativo de carbono (Hay & Walker, 1989). Brougham (1957) demonstrou que diferenças no IAF<sub>ótimo</sub> entre gramíneas, leguminosas e pastagens consorciadas podem ser explicadas por diferenças de arquitetura do dossel. Em geral, a predominância de folhas horizontais, como ocorre nos trevos (*Trifolium repens*), proporciona a habilidade de interceptar mais luz com um IAF menor, o que, todavia, não deve ser visto como uma vantagem em termos produtivos.

### 3.2. Morfogênese

Morfogênese pode ser definida como a dinâmica de geração (*genesis*) e expansão da forma da planta (*morphos*) no espaço (Chapman & Lemaire, 1993). De acordo com Gillet et al. (1984), admite-se que plantas possuem um padrão morfogênico programado geneticamente, cuja taxa é dependente da temperatura. Essa programação morfogênica determina o funcionamento e o arranjo dos meristemas em termos de produção e taxas de expansão de novas células, as quais, por sua vez, definem a dinâmica de expansão dos órgãos (folha, internódio, perfilho) e as exigências de C e N necessárias para preencher os correspondentes volumes de expansão (Durand et al., 1991). Em pastagens onde apenas folhas são produzidas, a morfogênese de plantas pode ser descrita por três características principais: taxa de aparecimento de folhas (TAP), taxa de alongamento de folhas (TAF) e duração de vida das folhas (Lemaire & Chapman, 1996). Essas características são determinadas geneticamente, mas podem, no entanto ser influenciadas por variáveis de ambiente como temperatura, suprimento de nutrientes e disponibilidade de umidade no solo. A combinação dessas variáveis morfogênicas determina as três principais características estruturais dos pastos (Figura 2): i) *Tamanho da folha*, que é determinada pela relação entre TAF e TAP, uma vez que, para um dado genótipo, o período de alongamento para uma folha é uma fração constante do intervalo entre o aparecimento de folhas sucessivas (Robson, 1967; Dale, 1982); ii) *Densidade populacional de perfilhos*, a qual é parcialmente relacionada com a TAP, que, por sua vez, determina o número potencial de locais (pontos) para aparecimento de perfilhos (Davies, 1974). Dessa forma, genótipos com alta TAP têm um maior potencial de perfilhamento, produzindo pastagens com maior número de perfilhos que aqueles com baixa TAP (Lemaire & Chapman, 1996); iii) *Número de folhas verdes por perfilho*, que é resultante do produto entre a duração de vida da folha e a TAP.

Assumindo-se uma proporção constante entre área e comprimento foliar para um dado genótipo, o produto dessas três características do pasto determina seu índice de área foliar (IAF), a principal variável estrutural de pastos e que possui alta correlação com as respostas tanto de plantas como de animais em ambiente de pastagens. Em algumas espécies de plantas tropicais, particularmente aquelas de crescimento ereto, existe um outro componente importante do crescimento que interfere significativamente na estrutura do pasto e nos equilíbrios dos processos de competição por luz, a taxa de alongação de hastes. Avaliações realizadas com plantas do gênero *Cynodon* sob lotação contínua revelaram que cerca de 60-75% do crescimento das plantas era proveniente da alongação de hastes e não apenas de expansão de folhas (Pinto, 2000). Essa condição poderia propiciar aumentos de IAF e de produção em situações onde o crescimento proveniente somente de folhas, típico de plantas de ambiente temperado, não seria mais efetivo (i.e. períodos de descanso mais longos). No entanto, efeitos potenciais negativos sobre a estrutu-

Com base nas evidências encontradas na literatura, Humphreys (1991) postulou que, na maioria dos casos, o tamanho e as perdas das reservas lábeis de carboidratos são insuficientes para justificar grande parte da rebrota. Perfilhos jovens normalmente se tornam fotossinteticamente independentes num prazo de até três dias de sua expansão e iniciam, rapidamente, a exportação de assimilados para outras partes da planta, passando de uma condição de "dreno" para "fonte". Nesse cenário, o autor argumenta que as reservas de CNE podem ser consideradas apenas como um mecanismo de tamponamento do sistema ao invés de uma reserva grande e utilizável. A redução das reservas de CNE de raízes, rizomas, estolões e bases das hastes após a desfolha é vista mais como uma consequência da contínua respiração dos tecidos do que da translocação para processos anabólicos (Vickery, 1981). Isso foi observado por Steinke (1975) em plantas de *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees., onde a demanda respiratória foi a causa da maior parte das perdas de CNE após a desfolha, embora tenha havido alguma exportação da base das hastes para os pontos de crescimento.

O possível consenso sobre o verdadeiro papel das reservas orgânicas no processo de rebrota parece residir, em grande parte, nos aspectos de morfologia e hábito de crescimento das plantas forrageiras (Da Silva & Pedreira, 1997).

### 3.1.3. Intercepção de luz e índice de área foliar

A quantidade de carbono fixado por uma pastagem por unidade de tempo depende diretamente da quantidade de radiação fotossinteticamente ativa absorvida pelas folhas verdes ( $RFA_1$ ). Essa quantidade é determinada pela radiação incidente ( $RFA_0$ ) e pela eficiência de absorção do relvado ( $E_r$ ), sendo esta última determinada por variáveis do pasto como área de folhas disponível para interceptar a luz por unidade de área de solo (IAF), ângulo foliar e propriedades de transmissão de luz das lâminas foliares, e por características de radiação solar como a relação entre luz difusa/direta e ângulo da radiação incidente (Lemaire & Chapman, 1996). Um modelo genérico que relaciona a  $E_r$  e o índice de área foliar do pasto foi proposto por Monsi & Saeki (1953), e pode ser assim escrito:

$$E_r = k_1 (1 - e^{-k_2 IAF})$$

$K_1$  é um coeficiente determinado pelas propriedades óticas das folhas. Um valor próximo de 0,95 é o normalmente encontrado para a maioria das culturas (Varlet-Grancher et al., 1989).  $K_2$  é o coeficiente de extinção luminosa, o qual depende de características do pasto.

Normalmente, quanto maior o IAF do pasto, maior sua capacidade de interceptar luz (Hodgson, 1990) (Figura 1). Num valor de IAF chamado "ótimo" ( $IAF_{ótimo}$ ), a interceptação de aproximadamente toda a luz incidente, com um mínimo de auto-sombreamento, proporcionaria o máximo valor de taxa de crescimento da cultura (TCC, massa de matéria seca acumulada por uni-

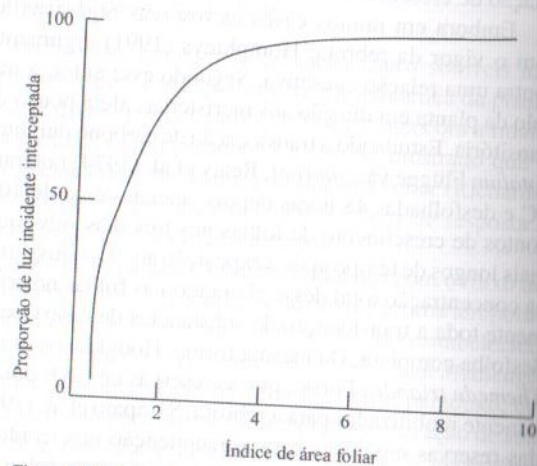


Figura 1. Relação entre o índice de área foliar e a interceptação de luz pelo pasto. Adaptado de Hodgson (1990).

dade de área por unidade de tempo) (Watson, 1958). O valor de IAF que proporciona 95% de interceptação luminosa e no qual o valor de TCC está próximo do máximo, é definido como "crítico" ( $IAF_{crítico}$ ). Abaixo do  $IAF_{ótimo}$  as TCC são dependentes do IAF e são reduzidas à medida que a interceptação da luz incidente é incompleta. Acima do  $IAF_{ótimo}$ , a redução da TCC é causada pelo aumento das perdas respiratórias, consequência do sombreamento excessivo, que resulta num balanço negativo de carbono (Hay & Walker, 1989). Brougham (1957) demonstrou que diferenças no  $IAF_{ótimo}$  entre gramíneas, leguminosas e pastagens consorciadas podem ser explicadas por diferenças de arquitetura do dossel. Em geral, a predominância de folhas horizontais, como ocorre nos trevos (*Trifolium repens*), proporciona a habilidade de interceptar mais luz com um IAF menor, o que, todavia, não deve ser visto como uma vantagem em termos produtivos.

### 3.2. Morfogênese

Morfogênese pode ser definida como a dinâmica de geração (*genesis*) e expansão da forma da planta (*morphos*) no espaço (Chapman & Lemaire, 1993). De acordo com Gillet et al. (1984), admite-se que plantas possuem um padrão morfogenético programado geneticamente, cuja taxa é dependente da temperatura. Essa programação morfogenética determina o funcionamento e o arranjo dos meristemas em termos de produção e taxas de expansão de novas células, as quais, por sua vez, definem a dinâmica de expansão dos órgãos (folha, internódio, perfilho) e as exigências de C e N necessárias para preencher os correspondentes volumes de expansão (Durand et al., 1991). Em pastagens onde apenas folhas são produzidas, a morfogênese de plantas pode ser descrita por três características principais: taxa de aparecimento de folhas (TAP), taxa de alongamento de folhas (TAF) e duração de vida das folhas (Lemaire & Chapman, 1996). Essas características são determinadas geneticamente, mas podem, no entanto ser influenciadas por variáveis de ambiente como temperatura, suprimento de nutrientes e disponibilidade de umidade no solo. A combinação dessas variáveis morfogenéticas determina as três principais características estruturais dos pastos (Figura 2): i) *Tamanho da folha*, que é determinada pela relação entre TAF e TAP, uma vez que, para um dado genótipo, o período de alongamento para uma folha é uma fração constante do intervalo entre o aparecimento de folhas sucessivas (Robson, 1967; Dale, 1982); ii) *Densidade populacional de perfilhos*, a qual é parcialmente relacionada com a TAP, que, por sua vez, determina o número potencial de locais (pontos) para aparecimento de perfilhos (Davies, 1974). Dessa forma, genótipos com alta TAP têm um maior potencial de perfilhamento, produzindo pastagens com maior número de perfilhos que aqueles com baixa TAP (Lemaire & Chapman, 1996); iii) *Número de folhas verdes por perfilho*, que é resultante do produto entre a duração de vida da folha e a TAP.

Assumindo-se uma proporção constante entre área e comprimento foliar para um dado genótipo, o produto dessas três características do pasto determina seu índice de área foliar (IAF), a principal variável estrutural de pastos e que possui alta correlação com as respostas tanto de plantas como de animais em ambiente de pastagens. Em algumas espécies de plantas tropicais, particularmente aquelas de crescimento ereto, existe um outro componente importante do crescimento que interfere significativamente na estrutura do pasto e nos equilíbrios dos processos de competição por luz, a taxa de alongação de hastes. Avaliações realizadas com plantas do gênero *Cynodon* sob lotação contínua revelaram que cerca de 60-75% do crescimento das plantas era proveniente da alongação de hastes e não apenas de expansão de folhas (Pinto, 2000). Essa condição poderia propiciar aumentos de IAF e de produção em situações onde o crescimento proveniente somente de folhas, típico de plantas de ambiente temperado, não seria mais efetivo (i.e. períodos de descanso mais longos). No entanto, efeitos potenciais negativos sobre a estrutu-

ra do pasto (acúmulo de material morto e hastes, redução da densidade populacional de perfilhos etc.) ocorreriam de forma concomitante, podendo compensar parcial ou totalmente os benefícios provenientes da maior produção de biomassa, comprometendo a eficiência de utilização da forragem produzida e a longevidade do pasto.

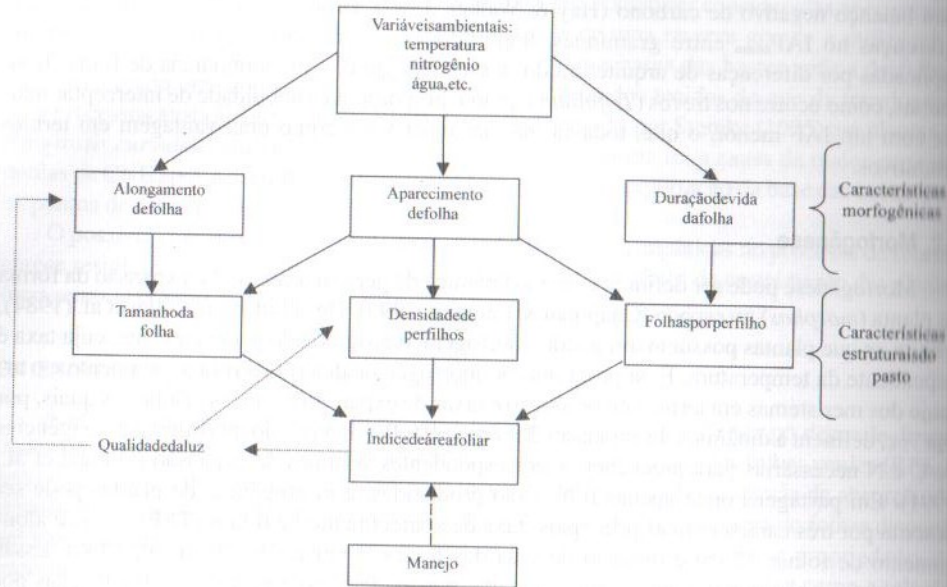


Figura 2. Relação entre variáveis morfológicas e características estruturais do pasto Adaptado de Chapman & Lemaire, 1993

### 3.3. Plasticidade morfológica ou fenotípica

Na Figura 2, as linhas pontilhadas indicam que plantas individuais são sensíveis a variações em condições de ambiente e podem adaptar sua morfogênese através de uma resposta plástica. Esse fenômeno, chamado de "plasticidade morfológica" ou "plasticidade fenotípica" (Bradshaw, 1965), possui uma importante função na adaptação de espécies forrageiras à desfolha. A plasticidade fenotípica pode ser definida como uma mudança progressiva e reversível nas características morfológicas de plantas individuais (Lemaire & Agnusdei, 2000). Nesses termos, pastagens podem ser consideradas como sistemas altamente regulados onde qualquer mudança estrutural determina respostas na morfogênese de plantas que, por sua vez, modificam a estrutura do pasto. Dentro desse contexto, o IAF aparece como sendo o maior integrador de características estruturais do relvado, sendo que o primeiro efeito da desfolha, conforme a prática de manejo empregada, é possibilitar a variação no IAF entre dois extremos (pré e pós-desfolha) (Lemaire, 2001). Isso determina a amplitude das respostas plásticas que as plantas têm que desenvolver e também a escala de tempo que dispõem para adaptar-se a mudanças no ambiente.

Sob desfolhas frequentes (resultado de lotação contínua com altas taxas de lotação), há pouca competição por luz devido à constante remoção de área foliar pelos animais, de tal forma que as plantas podem desenvolver uma resposta fotomorfogênica a um micro-clima com altas intensidades luminosas (Lemaire, 2001). Além disso, cada desfolha concentra-se sobre apenas uma parte do tecido foliar, de tal forma que a arquitetura da planta não é profundamente modifi-

cada. Nessas situações, caracterizadas por uma alta relação vermelho: vermelho longo e alta proporção de luz azul na radiação incidente, as plantas desenvolvem folhas pequenas e uma alta densidade populacional de perfilhos (Mazzanti et al., 1994). De forma contrária, sob desfolhas infrequentes (lotação rotacionada), a competição por luz aumenta progressivamente durante o período de rebrota, sendo que o evento de desfolha corresponde a: i) uma rápida mudança na quantidade e qualidade da luz que penetra no dossel da pastagem onde a planta se encontra e ii) uma rápida mudança em sua arquitetura conforme a intensidade de desfolha vai se tornando mais severa. Nessas situações, as plantas tendem a desenvolver folhas maiores e possuir poucos perfilhos (Lemaire, 2001).

Essas alterações morfológicas são tidas como mecanismos de adaptação à desfolha de médio e longo prazo, contrariamente ao balanço de C e N, um mecanismo fisiológico e de curto prazo. Uma vez submetida ao estresse (desfolha) a planta inicia seu processo adaptativo através de mudanças fisiológicas de curto prazo para tentar manter seu equilíbrio dentro da comunidade de plantas. Se o estresse persistir ou se sua intensidade aumentar, respostas fisiológicas deixam de ser efetivas e precisam ser combinadas com respostas morfológicas, caracterizando a natureza dinâmica das alterações de forma das plantas em pastagens e sua influência sobre a estrutura do pasto e da forragem disponível ao animal em pastejo.

### 3.4. Perfilhamento

#### 3.4.1. O perfilho

Em gramíneas, a unidade vegetativa básica é o perfilho (Hodgson, 1990), cujo desenvolvimento morfológico está baseado na sucessiva diferenciação de fitômeros em diferentes estádios de desenvolvimento (Valentine & Matthew, 1999) a partir do meristema apical (Briske, 1991). Perfilhos de gramíneas possuem um ciclo de vida mais ou menos determinado, quando então são substituídos, de maneira organizada, por fitômeros jovens. Essa organização dos perfilhos na forma de uma cadeia seqüencial de fitômeros confere aos mesmos duas características importantes: i) capacidade de substituição de perfilhos que vão morrendo e ii) proteção de meristemas contra o processo de desfolha (Valentine & Matthew, 1999).

A Figura 3 mostra uma ilustração esquemática de um perfilho em fase vegetativa. Fitômeros individuais sobre a base dos perfilhos são mostrados em blocos. No entanto, na realidade, eles estariam interligados uns aos outros pelo tecido que forma o internódio. A figura mostra diversos fitômeros em desenvolvimento entre o meristema apical (ponto de cresci-

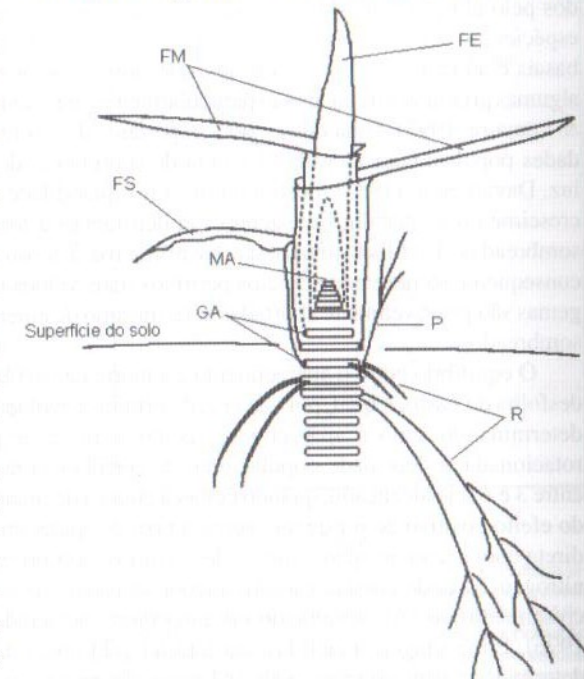


Figura 3. Morfologia de um perfilho: P = perfilho, FE = folha em expansão, FM = folha madura, FS = folha senescente, MA = meristema apical, GA = gema axilar, R = raiz. Adaptado de Valentine & Matthew, 1999.

mento) e as folhas em alongamento: um fitômero com uma folha em alongamento dentro da pseudohaste, um fitômero com uma folha parcialmente emergida, dois fitômeros com folhas maduras, um fitômero com uma folha senescente, e diversos deles com raízes adventícias. Interessante observar que a seqüência de formação das raízes segue um padrão semelhante àquele de formação dos perfilhos, sendo que as raízes jovens são, normalmente, sem ramificações. Os ramos laterais das raízes começam a se formar apenas dois ou três fitômeros abaixo da raiz mais jovem (Valentine & Matthew, 1999). Convém comentar também que o número de fitômeros nos vários estágios de desenvolvimento, assim como a seqüência de formação de raízes, são provenientes de experimentos observados com azevém perene (*Lolium perenne* L.) e que alterações nas estruturas podem vir a ser observadas em plantas tropicais.

### 3.4.2. Demografia do perfilhamento

Perfilhos aparecem continuamente na pastagem e possuem um tempo de vida limitado, normalmente não excedendo mais que um ano. Considerando que as gramíneas são constituídas por uma agregação de perfilhos, o tempo de vida dos mesmos, bem como suas taxas de aparecimento, são fatores importantes para a persistência da comunidade de plantas no pasto (Langer, 1963). Assim, a taxa de crescimento do pasto corresponde a uma integral das taxas de crescimento de seus componentes (perfilhos), que é influenciada pela produção dos mesmos (Matthew et al., 1999).

A morte de perfilhos em pastagens ocorre através de inúmeras causas, sendo que a maior delas é a remoção do ápice através do pastejo (Lemaire & Chapman, 1996). Esse fenômeno é particularmente importante em pastos em estágio reprodutivo, quando os meristemas são elevados pelo alongamento do internódio. No entanto, em pastos no estágio vegetativo de algumas espécies, tal como azevém perene, uma desfolha leniente pode induzir à extensão dos internódios basais e aumentar o risco de decapitação dos meristemas apicais (Davies, 1988). Além disso, algumas gramíneas tropicais são particularmente vulneráveis à remoção da gema apical (Chapman & Lemaire, 1993). Uma outra causa importante da morte de perfilhos em pastagens com densidades populacionais elevadas é a falta de suprimento de carbono gerada pela competição por luz. Davies et al. (1983) mostraram que uma quantidade maior de assimilados é alocada para o crescimento de perfilhos existentes em detrimento à formação de novos perfilhos em plantas sombreadas. Perfilhos jovens são os primeiros a morrer, como resultado da sobreposição e consequente sombreamento pelos perfilhos mais velhos (Ong et al., 1978), sendo que algumas gemas são provavelmente abortadas antes mesmo da emergência de novos perfilhos em relvados sombreados.

O equilíbrio entre o aparecimento e a morte de perfilhos é altamente dependente do tipo de desfolha do pasto, o qual, por sua vez, determina a evolução do IAF, que parece ser o fator chave determinando tanto o aparecimento como a morte de perfilhos. Em pastagens sob lotação rotacionada, a densidade populacional de perfilhos aumenta após a desfolha até que um IAF entre 3 e 4 seja alcançado, quando começa então a declinar (Lemaire & Chapman, 1996). Apesar do efeito positivo do nitrogênio sobre a taxa de aparecimento de folhas (que possui associação direta com a taxa de aparecimento de perfilhos, conforme mostrado na Figura 2), a fertilização nitrogenada pode conduzir a uma menor densidade populacional de perfilhos, dado o rápido crescimento do IAF, resultando em uma morte acelerada de perfilhos (Lemaire & Chapman, 1996). Em pastagens mantidas sob lotação contínua, a densidade populacional de perfilhos é determinada principalmente pelo IAF no qual o pasto é mantido, sendo que pastos mantidos sob desfolha intensa têm uma maior densidade populacional de perfilhos que pastos mantidos sob desfolha mais leniente (Grant et al., 1983).

### 3.4.3. Compensação tamanho/densidade populacional de perfilhos em pastagens e sua relação com o IAF

Como discutido anteriormente, comunidades de plantas forrageiras em pastagens procuram ajustar-se às diferentes condições e intensidades de desfolha através de mecanismos que visem assegurar sua perenidade e eficiência fotossintética. O principal componente estrutural do pasto sensível a essas adaptações é o IAF (Lemaire & Chapman, 1996) e uma comunidade de plantas pode otimizá-lo de diversas maneiras. Uma análise dos componentes do IAF (Figura 2) mostra que este é composto por três características estruturais distintas do pasto (Matthew et al., 1999): densidade populacional de perfilhos, número de folhas por perfilho e tamanho da folha.

O número de folhas vivas por perfilho é um valor relativamente constante para uma dada espécie (Davies, 1977; Yang et al., 1998; Carnevalli & Da Silva, 1999). Já a área foliar é determinada basicamente pelo comprimento da folha que, por sua vez, é controlado pela intensidade de desfolha. Dessa forma, a densidade populacional de perfilhos é o componente do IAF que permite a maior flexibilidade de ajuste por parte da planta a diferentes regimes de desfolha, razão pela qual o IAF é otimizado em pastos mantidos baixos através de uma alta densidade populacional de perfilhos pequenos. No entanto, existem limites de plasticidade em perfilhos individuais que, muitas vezes, não permitem que a comunidade de plantas otimize seu IAF. Nessas situações a pastagem pode entrar em colapso e iniciar rapidamente um processo de degradação se correções rápidas no manejo da desfolha não forem realizadas (Matthew et al., 1995).

O princípio de compensação tamanho/densidade populacional de perfilhos (CTD) em pastagens tem sido verificado e estudado com intensidade crescente nos últimos anos (Langer, 1963; Bircham & Hodgson, 1983; Davies, 1988; Chapman & Lemaire, 1993; Matthew et al., 1995; Sackville Hamilton et al., 1995; Hernández Garay et al., 1999; Sbrissia et al., 2001) sendo que sua interpretação tem sido baseada na lei do  $-3/2$  (Yoda et al., 1963).

Em relvados que não sofreram desfolha, a compensação tamanho/densidade foi observada segundo uma reta de inclinação  $-3/2$ , exceto em condições de baixo nível de luminosidade (Kays & Harper, 1974; Lonsdale & Watkinson, 1982). Tem-se assumido, genericamente, que pastos sob desfolha também seguem a mesma lei (Bircham & Hodgson, 1983; Lambert et al., 1986; Davies, 1988; Xia, 1991). No entanto, análise visual dos dados de Davies (1988) sugeriu uma sistemática falta de ajuste à inclinação teórica de  $-3/2$  (Sackville Hamilton et al., 1995), com uma inclinação verdadeira maior que  $-3/2$ . Matthew (1992) também observou inclinação maior que  $-3/2$  em pastos de azevém perene (*Lolium perenne* L.) sob des-

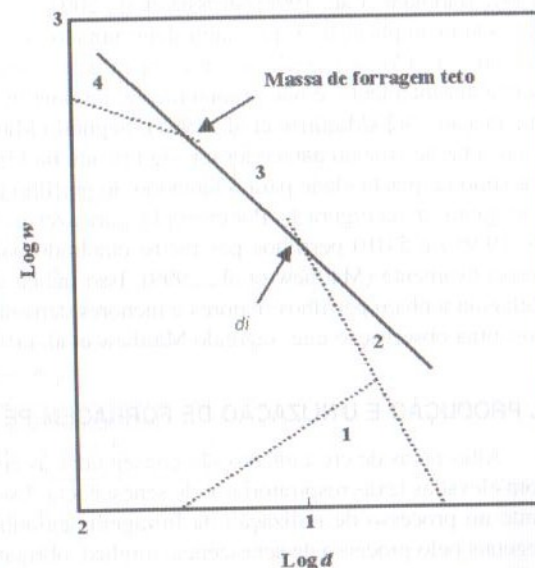


Figura 4. Ilustração esquemática da compensação multifásica tamanho/densidade populacional de perfilhos em pastos sob desfolha. (1). Relações tamanho/densidade populacional de perfilhos não definidas. (2). Auto-compensação com área foliar variável e inclinação  $\log w: \log d$  próxima de  $-5/2$ . (3). Auto-compensação com área foliar constante e inclinação  $\log w: \log d$  próxima de  $-3/2$ . (4) Massa de forragem constante com inclinação de  $-1$ . Adaptado de Matthew et al. (1995). Os eixos  $w$  e  $d$  denotam massa de perfilhos e densidade populacional de perfilhos, respectivamente.

folha. Matthew et al. (1995) argumentaram que em pastos sob desfolha um diagrama multifásico de compensação tamanho/densidade seria esperado, isto é, existiriam 4 fases, cada uma delas representando diferentes situações do estado da pastagem (Figura 4). Segundo esses autores, as quatro fases seriam: (1) baixa massa de forragem (tamanho pequeno de perfilhos) - Nível de energia no perfilho seria baixo e o pasto teria aparecimento de novos perfilhos insuficiente para atingir a linha  $-3/2$  de auto-desbaste (*self thinning*) através do aumento no número de perfilhos; (2) Área foliar variável (fase de rebrota) - auto-desbaste a uma inclinação de  $-5/2$ ; (3) área foliar constante - auto-desbaste a uma inclinação de  $-3/2$ ; e (4) Massa de forragem constante (situação hipotética) - auto-desbaste a uma inclinação de  $-1$ . O ponto de transição (d.) entre as fases (2) e (3) seria considerado como um indicador da altura de pasto ideal para uma determinada espécie ou cultivar, uma vez que se a rebrota prosseguisse além desse ponto a perda de perfilhos passaria a ser maior para um aumento correspondente em massa de forragem (kg de matéria seca/ha).

A compreensão teórica dos desvios existentes entre dados obtidos em condições de campo e a expectativa da reta  $-3/2$  tem algumas implicações importantes. Matthew et al. (1995) sugeriram que a distância de qualquer ponto relacionando massa e densidade populacional de perfilhos para a linha teórica de inclinação  $-3/2$  poderia ter valor como um índice de produtividade do pasto. Isto porque a reta  $-3/2$ , como mostrado por Sackville Hamilton et al. (1995), define uma situação onde o IAF passa a ser constante. Dessa maneira, quanto maior a distância entre os pontos observados e a reta  $-3/2$ , maior o IAF do pasto e, conseqüentemente, maior sua capacidade de acúmulo de matéria seca. Essa hipótese foi confirmada através de experimentos realizados em micro relvados (Hernández Garay et al., 1999) e em situações de campo (Hernández Garay, 1997; Bahmani et al., 1998; Sbrissia et al., 2001).

Outra implicação é que, num determinado ambiente, quando o pasto atinge o seu valor máximo de IAF, a nova linha de compensação tamanho/densidade populacional de perfilhos muda abruptamente, e não gradualmente, de uma inclinação maior que  $-3/2$  para uma reta de inclinação  $-3/2$  (Matthew et al., 1995). Segundo Matthew et al. (1999), o ponto em que essas duas retas se cruzam parece ter um significado biológico no sentido de que definiria um limite máximo de plasticidade para o tamanho do perfilho em um dado cultivar ou espécie de planta forrageira (*di* na Figura 4). Por exemplo, para azevém perene esse ponto ocorreu em densidades de 19.950 e 5.010 perfilhos por metro quadrado para genótipos britânicos e neozelandeses, respectivamente (Matthew et al., 1999). Isso indica uma tendência de que cultivares da Nova Zelândia tenham perfilhos maiores e menores densidades populacionais que cultivares britânicos; uma observação que, segundo Matthew et al. (1999), poderia ser útil para agricultores.

#### 4. PRODUÇÃO E UTILIZAÇÃO DE FORRAGEM PELOS ANIMAIS

Altas taxas de crescimento são conseguidas às custas de altas taxas fotossintéticas, porém com elevadas taxas respiratórias e de senescência. Esses processos têm uma implicação importante no processo de utilização da forragem acumulada, já que a perda excessiva de tecidos vegetais pelo processo de senescência implica, obrigatoriamente, numa baixa utilização da forragem produzida. De maneira contrária, uma menor taxa de crescimento (menores taxas fotossintéticas e respiratórias) operam no sentido de reduzir a perda de material por senescência, aumentando, dessa forma, a utilização da forragem produzida (Parsons et al., 1983).

A eficiência de utilização de forragem em sistemas de pastejo pode ser definida como sendo a proporção da forragem acumulada que é removida pelos animais antes de entrar em senescência, processo este dependente da proporção do comprimento da folha que escapa da desfolha e deixa de ser colhida (Lemaire & Chapman, 1996). A otimização da eficiência de utilização requer o

conhecimento da duração de vida da folha na pastagem e de outros fatores influenciando a severidade da desfolha. Mazzanti & Lemaire (1994) demonstraram que a proporção do comprimento da folha que escapa da desfolha e eventualmente senesce pode ser estimada pela razão entre a duração de vida da folha e o intervalo entre desfolhas sucessivas, a qual determina o número máximo de vezes que uma folha individual pode ser desfolhada. Sob lotação contínua, a proporção do comprimento da folha removido a cada desfolha é relativamente constante e gira em torno de 50% (Mazzanti & Lemaire, 1994).

Considerando um tempo de vida médio de 40 dias para a *F. arundinacea* e um intervalo médio entre desfolhas de 20 dias, espera-se uma eficiência máxima teórica de utilização de 75%. Esse valor é consistente com a máxima eficiência de utilização obtida por Mazzanti & Lemaire (1994) de 73% em pastagens de festuca submetidas a lotação contínua. Esses autores mostraram também que a deficiência de nitrogênio resultou numa baixa utilização da pastagem (57%) quando comparado com os 73% obtidos com o suprimento ótimo de N. Isso foi explicado pelo fato de que com um baixo suprimento de N, o intervalo entre desfolhas foi maior (28 dias contra 20 dias no suprimento ótimo de N), conseqüência de uma menor taxa de lotação utilizada para manter o pasto num mesmo valor de IAF. Dessa forma, é possível inferir que, em pastagens mantidas num IAF constante sob lotação contínua, qualquer redução na produção de tecido foliar causada por deficiência no suprimento de N, conduzirá a uma redução na taxa de lotação, que por sua vez, contribuirá para uma menor utilização da forragem como ilustrado na Figura 5.

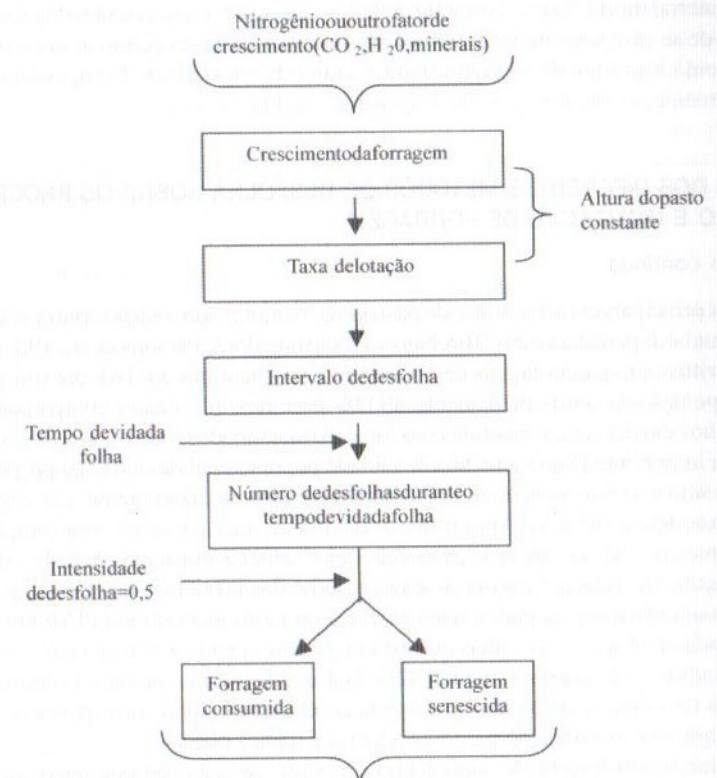


Figura 5. Representação esquemática do efeito do suprimento de fatores de crescimento na eficiência de utilização de forragem sob lotação contínua. Adaptado de Mazzanti & Lemaire, 1994.



Segundo Lemaire & Chapman (1996), a magnitude dessa redução na eficiência de utilização é dependente do tempo de vida das folhas das diferentes espécies de gramíneas, que deve ser considerado quando do planejamento de sistemas que visem otimizar a eficiência de colheita. Esses mesmos autores afirmaram que, teoricamente, a redução na eficiência de pastejo induzida por uma diminuição no crescimento da pastagem e, conseqüentemente, na taxa de lotação, poderia ser maior para espécies com um curto período de vida das folhas.

Já sob condições de lotação intermitente, a frequência de desfolha é determinada pela frequência com que se move os animais de um piquete para outro, que, por sua vez, é uma função do tamanho do piquete, número disponível de piquetes, taxa de acúmulo de forragem e do número de animais (Lemaire & Chapman, 1996). Assim, nesse método de desfolha a duração média do período de descanso pode ser ajustada de forma a minimizar a perda de tecidos foliares devido a senescência, desde que a lotação e a duração do período de pastejo sejam suficientes para remover a máxima proporção da forragem acumulada. Dessa maneira é possível manter uma alta eficiência de utilização apesar da diminuição no crescimento da pastagem e, por conseqüência, na taxa de lotação. Assim, a redução na taxa de lotação, que resulta na extensificação do sistema, pode levar ao uso de métodos de desfolha baseados em lotação intermitente com um apropriado período de descanso (menor ou igual à duração média de vida da folha) no lugar de um método de lotação contínua. Na lotação intermitente pode ser possível manter um equilíbrio estável entre consumo de forragem e o crescimento da pastagem de forma a evitar-se um excesso de acúmulo de material senescente e o desenvolvimento de áreas de rejeição, com elevada proporção de material morto. Vale lembrar, no entanto, que a senescência é inevitável em função da necessidade de se assegurar níveis mínimos satisfatórios de desempenho animal, o que conduz necessariamente a ofertas de forragem muito acima da capacidade de ingestão do animal e, conseqüentemente, níveis variáveis de desperdício (Nabinger, 1997).

## 5. EFEITOS DOS DIFERENTES MÉTODOS DE DESFOLHA SOBRE OS PROCESSOS DE ACÚMULO E UTILIZAÇÃO DE FORRAGEM

### 5.1. Lotação contínua

Uma das principais características de pastagens mantidas sob lotação contínua é sua capacidade de estimular o perfilhamento (Bircham e Hodgson, 1983; Parsons et al., 1983). Parsons et al. (1983) verificaram que pastagens de *Lolium perenne* mantidas em IAF próximo de 1 possuíam uma população de aproximadamente 40.000 perfilhos/m<sup>2</sup> quando comparadas a 10.000-15.000 perfilhos em pastagens mantidas sob lotação rotacionada (Jones et al., 1982). Essa é uma característica importante já que uma alta densidade populacional de perfilhos propicia uma boa cobertura do solo e, conseqüentemente, uma interceptação da luz eficiente, prerrogativa básica para altas taxas fotossintéticas. Apesar disso, dentro de uma pastagem sob lotação contínua, mantido um mesmo IAF, ocorre uma proporção relativamente constante de folhas de diferentes idades no dossel. Na Tabela 2 encontra-se um resumo das diferentes categorias de folhas e de suas respectivas contribuições para a fotossíntese num pasto mantido num IAF próximo de 1.

Como pode-se observar, as folhas que estão em crescimento (F1) e as mais jovens completamente expandidas (F2) correspondem a 42% da área foliar do relvado e sua contribuição é de quase 77% da fotossíntese do pasto. De maneira contrária, a bainha corresponde a 37% da área foliar, sendo que sua contribuição para fotossíntese é menor que 5%.

Se as bainhas não fossem tão ineficientes do ponto de vista fotossintético, elas poderiam compensar a reduzida área de lâmina foliar (Parsons et al., 1983) verificada em pastagens sob lotação contínua e mantidas num IAF baixo pelo simples fato de que a bainha normalmente

**Tabela 2.** Contribuição de diferentes componentes do pasto para a área foliar e fotossíntese líquida de uma pastagem de *Lolium perenne* mantida em índice de área foliar próximo de 1. (F1, folha em crescimento; F2, folha mais jovem completamente expandida; F3, folha madura).

Categoria	Área foliar (%)	Fotossíntese líquida (%)	Eficiência fotossintética (g CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> (área foliar) h <sup>-1</sup> )
F1	16,2	38,3	2,2
F2	26,4	38,9	1,4
F3	20,3	17,5	0,8
Bainha	37,1	4,5	0,1

Adaptado de Parsons et al. (1983).

escapa da desfolha (De Lucia Silva, 1974). Essa compensação seria mais evidente em pastagens submetidas a um pastejo mais intenso, onde a interceptação de luz seria mais eficiente que em pastos submetidos a desfolhas mais lenientes. A baixa eficiência fotossintética das bainhas é explicada pelo fato de que, as mais jovens, estão circundadas por até 5 bainhas mais velhas (Parsons et al., 1983) sendo que a que intercepta a maior quantidade de luz pode até estar morta. Dessa forma, a boa cobertura de solo, observada em pastagens mantidas em IAF baixo, pode passar a impressão de elevada interceptação de luz, o que não é necessariamente verdade, pois a maioria da luz é interceptada por tecidos que contribuem muito pouco para a fotossíntese. Apesar disso, existe uma compensação real onde as folhas mais jovens sempre crescem sob altas intensidades luminosas, livres do sombreamento das folhas mais velhas e, portanto, possuem uma alta eficiência fotossintética (Woledge, 1973; 1978). Essa compensação seria mais evidente, novamente, em pastagens mantidas num IAF baixo. Já num valor alto de IAF, a taxa de produção bruta de novos tecidos (também chamada de troca líquida de carbono ou produção líquida primária) é maximizada. No entanto, para manter esse IAF alto, apenas uma pequena proporção do tecido foliar produzido pode ser colhida. Conseqüentemente, uma alta proporção de tecido morre antes de ser colhido e a quantidade de forragem passível de ser consumida é necessariamente mais baixa (Parsons e Chapman, 1998).

### 5.2. Lotação intermitente

Em situações de lotação intermitente, típicas de práticas de pastejo rotacionado, a capacidade fotossintética da pastagem após uma desfolha depende da quantidade de área foliar residual e da capacidade fotossintética das folhas remanescentes. Numa pastagem que atingiu IAF alto, as folhas que permanecem após o pastejo não são adaptadas à alta luminosidade incidente sobre elas, resultante da remoção das folhas superiores que as sombreavam, pois foram formadas em condições de baixa luminosidade e, normalmente, também, em temperaturas mais baixas. Folhas formadas sob baixa luminosidade apresentam menor eficiência fotossintética em baixas intensidades luminosas e têm baixa capacidade de readaptar-se a níveis mais altos de luminosidade (Prioul et al., 1980ab), da mesma forma que a resposta fotossintética à temperatura atinge seu ótimo somente naquelas temperaturas em que a folha foi formada (Robson et al., 1988). Dessa forma, o IAF residual tem uma baixa capacidade fotossintética apesar da alta incidência de radiação. Como conseqüência, a fase inicial da rebrota é lenta até que um número suficiente de folhas tenha se expandido e passe a contribuir substancialmente para a fotossíntese da cultura (Nabinger, 1997).

A quantidade de área foliar residual é função da intensidade da desfolha, determinada pela pressão de pastejo imposta ou pela altura de corte no caso de uma desfolha mecânica. Numa desfolha severa, em que a maior parte do tecido fotossintetizante é removido, a fixação de C pode ser insuficiente para assegurar a manutenção dos tecidos remanescentes e para a síntese de

nova área foliar. Nessa condição, a produção de novas folhas necessita ser suportada inicialmente pelo aporte de reservas. Uma vez que ocorrem "perdas" de C pela respiração, determinadas pela síntese dos novos tecidos, há uma perda inicial de massa de forragem (balanço de C negativo). Esse balanço de C apenas se tornará positivo depois que a área de folhas produzida a partir das reservas seja suficiente para assimilar uma quantidade de carbono que exceda as perdas por respiração e senescência. Como resultado, quanto mais severa for a desfolha maior será a fase de balanço negativo de C na planta (Parsons et al., 1988 e Nabinger, 1997) e maior o período de descanso necessário para que ela possa ser submetida à desfolha novamente, ou seja, maior o intervalo entre desfolhas.

Em pastos submetidos à lotação rotacionada existem diferenças consideráveis entre fotossíntese líquida e a taxa de crescimento conforme a fase da rebrota (King et al., 1984). Nesse método de desfolha ocorre uma redução abrupta da área foliar após o pastejo, de tal forma que a fotossíntese, logo após a desfolha, pode ser menor que aquela de pastagens mantidas num IAF baixo sob lotação contínua (King et al., 1984; Parsons et al., 1988). A lotação rotacionada admite infinitas combinações entre períodos de pastejo, frequências e intensidades de desfolha, de tal sorte que, embora existam inúmeros trabalhos mostrando os efeitos isolados de frequências e intensidades de desfolha sobre a produção (quantidade colhida por corte ou consumo pelos animais) (Parsons et al., 1988), poucos trabalhos analisam a interação entre esses dois fatores.

Os trabalhos de Brougham (1956, 1958) mostraram bem o efeito da intensidade de desfolha sobre a restauração do IAF e a interceptação de luz. Nesses experimentos uma pastagem com uma altura média de 22 cm foi desfolhada a 12,5; 7,5 ou 2,5 cm. Os resultados mostraram que a intensidade do pastejo determinou uma grande redução na quantidade de luz interceptada imediatamente após o corte, e que um período de tempo maior foi necessário para a pastagem atingir um IAF capaz de interceptar a maior parte da radiação incidente. No corte a 12,5 cm, foram necessários apenas 4 dias para que a pastagem voltasse a interceptar 95% da luz incidente, enquanto que nos cortes a 7,5 e 2,5 cm foram necessários, respectivamente, 16 e 24 dias.

Os padrões de mudança nos principais processos envolvidos durante o crescimento de uma pastagem foram descritos em detalhes usando-se pastagens no estágio vegetativo em ambientes controlados (Robson, 1973). Os estudos realizados por Parsons e Penning (1988) corroboraram esses resultados, conforme mostra a Figura 6.

Observa-se que a fotossíntese e, conseqüentemente, a capacidade de produção bruta de tecido (crescimento), aumentam rapidamente após a desfolha. Porém, há um atraso entre um aumento correspondente na senescência foliar. Como resultado, há momentos onde altas taxas de produção bruta de tecido estão associadas com baixas taxas de senescência e morte de tecidos. Entretanto, essa vanta-

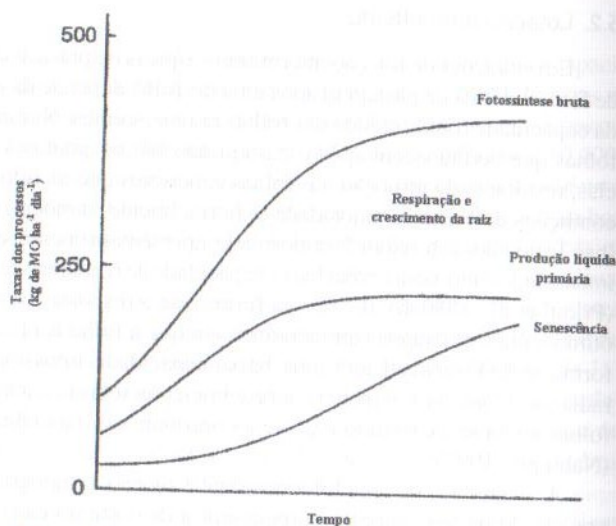


Figura 6. Efeito da duração da rebrota sobre os principais processos envolvidos no acúmulo líquido de forragem: fotossíntese bruta; produção bruta de tecido e senescência. Adaptado de Parsons e Penning (1988).

gem relativa da taxa de produção bruta sobre a taxa de senescência não implica necessariamente numa maior capacidade produtiva (Parsons e Penning, 1988). Uma consequência imediata no atraso entre esses dois processos é que ocorre uma mudança na taxa de crescimento instantâneo a qual, cumulativamente, descreve a curva sigmóide de acúmulo líquido da pastagem, ou seja, aumenta a massa de forragem do pasto.

Para maximizar a produção deve-se considerar como o prolongamento do período de rebrota afeta a taxa média de crescimento (Maeda e Yonetani, 1978; Watanabe et al., 1984). Isso é definido como o incremento líquido em peso, dividido pelo tempo de rebrota. O objetivo é colher o pasto quando a taxa média de crescimento for máxima (Parsons e Penning, 1988). Após uma desfolha severa, a taxa média de crescimento aumenta rapidamente com um grande aumento também na taxa de crescimento instantâneo. Porém, nas últimas fases da rebrota, mudanças na taxa média de crescimento são resultantes das altas taxas de crescimento instantâneo verificadas no início da rebrota. Dessa forma, até mesmo assumindo-se que toda forragem acumulada fosse colhida, a taxa média de produção líquida seria praticamente insensível às variações no período de rebrota após ter atingido seu valor máximo. Isso ocorre, principalmente, pelo fato de que a máxima taxa de crescimento médio ocorre após a máxima taxa de crescimento instantâneo, e antes da produção máxima (Parsons e Penning, 1988). Embora seja possível, em teoria, identificar um tempo ótimo para a colheita com a finalidade de atingir a taxa máxima de crescimento, é importante considerar como esse conhecimento poderia ser aplicado na prática.

Em países de clima temperado tem-se aumentado o uso de variáveis que identificam condições de pasto (altura, massa, resíduo) quer seja como guias para manejo ou caracterizações de tratamentos experimentais (Grant et al., 1988; Parsons e Penning, 1988 e Smetham, 1995). Isso é de fundamental importância para a definição da intensidade e da eficiência com que a pastagem é colhida. Porém, no caso de lotação rotacionada, se não forem levadas em conta a produção e as perdas de tecido durante o período de rebrota, essas variáveis são insuficientes para estimar o consumo de matéria seca pelos animais (Parsons et al., 1988).

Alguns parâmetros ecofisiológicos para se estipular o momento ideal de desfolha (corte ou pastejo) como interceptação luminosa de 95% (Tainton, 1974; Korte et al., 1984) e início do aumento na taxa de senescência foliar (Hunt, 1965) têm sido utilizados com algum sucesso. No entanto, como mostra o trabalho de Parsons & Penning (1988), a taxa média de crescimento é relativamente insensível à duração do período de rebrota após um período mínimo de descanso, razão pela qual atenção deve ser voltada à estrutura do pasto, mais especificamente sua relação haste/folha. De forma contrária à lotação contínua, desfolhas severas sob lotação rotacionada (i.e., baixo IAF residual) não são eficientes em controlar o desenvolvimento das hastes, principalmente quando o período de rebrota é muito longo. As hastes não só são difíceis de serem pastejadas como, também, em períodos de rebrota longa, a densidade populacional de perfilhos pode cair, prejudicando a rebrota subsequente da pastagem (Tainton, 1974; Smetham, 1975).

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como discutido, ecossistemas de pastagens são complexos e estão continuamente se ajustando às diferentes formas e intensidades de desfolha. Essa complexidade advém dos mecanismos singulares pelos quais a planta (vivendo em comunidade) interage com o solo, animal e meio ambiente. Nesse contexto, fica claro que pesquisas com pastagens deveriam possuir um caráter multidisciplinar, ou seja, faz-se necessário o uso de ferramentas das mais diversas áreas do conhecimento para que se possa evoluir na compreensão dos processos dinâmicos que coexistem num ecossistema de pastagens. Além disso, a evolução das técnicas computacionais vem abrindo possibilidades imensas no campo da modelagem e simulação de ecossistemas o

que, obrigatoriamente, implica numa abordagem reducionista da pesquisa e, conseqüentemente, no estudo aprofundado dos diversos processos de acúmulo e utilização de matéria seca em pastagens. No entanto, essa concepção de pesquisa implica numa reformulação de paradigmas e envolve uma reestruturação nos conceitos de planejamento e análise de experimentos envolvendo plantas forrageiras. Como em qualquer área do conhecimento, esse exercício obriga a uma discussão criteriosa dos objetivos da pesquisa para se possa distinguir claramente se o objeto de estudo é relevante ou apenas alvo de curiosidade acadêmica.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADJEL, M.B. *et al.* Effect of stocking rate on the location of storage carbohydrates in the stubble of tropical grasses. **Tropical Grasslands**, v.22, p.50-56, 1988.
- BAHMANI, I.; THOM, E.R.; MATTHEW, C. Effects of nitrogen and irrigation on productivity of different ryegrass ecotypes when grazed by dairy cows. In: ANNUAL MEETING OF THE NEW ZEALAND GRASSLAND ASSOCIATION, 59, 1998. **Proceedings**. p. 117-123.
- BARCELLOS, A. De O. Sistemas extensivos e semi-intensivos de produção: pecuária bovina de corte nos cerrados. PEREIRA, R.C.; NASSER, L.C.B. (Eds.). In: SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO. BIODIVERSIDADE E PRODUÇÃO SUSTENTÁVEL DE ALIMENTOS E FIBRAS NOS CERRADOS. Brasília, 1996. **Anais...**p.130-136.
- BEATY, E.R. *et al.* Partitioning and translocation of <sup>14</sup>C photosynthate by bahiagrass (*Paspalum notatum* Flüge). In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 12<sup>o</sup>, Moscou, 1974. **Proceedings...**, p.259-267.
- BIRCHAM, J.S.; HODGSON, J. The influence sward conditions on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. **Grass and Forage Science**, v.39, p.323-331, 1983.
- BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in genetics**, v.13, p.115-155, 1965.
- BRISKE, D.D. Developmental morphology and physiology of grasses. P.85-108. In: HEITSCHMIDT, R.K.; STUTH, J.W. (Eds.). **Grazing management: an ecological perspective**. Timber Press, 1991.
- BRISKE, D.D.; RICHARDS, J. Plant responses to defoliation: a physiologic, morphologic and demographic evaluation. In: BEDUNAH, J.; SOSEBEE, R.E. (Eds.). **Wildland plants – physiological ecology and developmental morphology**. Society for Range Management, Denver, p.635-709, 1995.
- BROUGHAM, R.M. Effects of intensity of defoliation on regrowth of pastures. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.7, p.377-387, 1956.
- BROUGHAM, R.M. Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.9, p.39-52, 1957.
- BROUGHAM, R.W. Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.9, p.39-52, 1958.
- CARNEVALLI, R.A.; DA SILVA, S.C. Validação de técnicas experimentais para avaliação de características agrônomicas e ecológicas de pastagens de *Cynodon dactylon* cv. 'Coast-Cross-1'. **Scientia Agricola**, v.56, p.489-499, 1999.
- CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: BACKER M. J. (Ed). **Grassland of our world**. Wellington: SIR Publishing, 1993. cap.3, p.55-64.
- CRAWLEY, M.J. **Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions**. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 1983.
- CHRISTIANSEN, S. *et al.* Seasonal yield and quality of 'Bigalta', 'Redalta', and 'Floralta' limpograss. **Tropical Agriculture**, Trinidad, v.65, p.49-55, 1988.
- DA SILVA, S.C.; PEDREIRA, C.G.S. Princípios de ecologia aplicados ao manejo da pastagem. In: SIMPÓSIO SOBRE ECOSISTEMA DE PASTAGENS, 3., Jaboticabal, 1997. **Anais**. Jaboticabal: FUNEP, 1997. p.1-62.
- DALE, J.E. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat *Triticum aestivum*. **Annals of Botany**, v.50, p.851-858, 1982.
- DAVIES, A. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. **Journal of Agricultural Science** (Cambridge), v.82, p.165-172, 1974.
- DAVIES, A. Structure of the grass sward. INTERNATIONAL MEETING ON ANIMAL PRODUCTION FROM TEMPERATE GRASSLAND. **Proceedings**. Dublin, 1977. p.36-44.
- DAVIES, A.; EVANS, M.E.; EXLEY, J.K. Regrowth of perennial ryegrass as affected by simulated leaf sheaths. **Journal of Agricultural Science**, v.101, p.131-137, 1983.
- 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.
- DAWSON, L.A.; GRAYSTON, S.J.; PATERSON, E. Effects of grazing on the roots and rhizosphere of grasses. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P.C. DE FACCIO (Eds.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. Wallingford (UK): CAB international, 2000.
- De LUCIA SILVA, G.R. A study of variation in the defoliation and regrowth of individual tillers in swards of *Lolium perenne* grazed by sheep. Reading, 1974. Thesis (Ph.D.) – University of Reading.
- DEREGIBUS, V.A.; JACOBO, E.; ANSIN, O.E. Grassland use and plant diversity in grazed ecosystems. INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19<sup>o</sup>, São Pedro, 2001. **Proceedings...**, p.879-882.
- DOVRAT, A.; COHEN, Y. Regrowth potential of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth.) as affected by nitrogen and defoliation. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 11<sup>o</sup>, Surfers Paradise, 1970. **Proceedings**, p.552-554.
- DURAND, J.L.; VARLET-GRANCHER, C.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F.; MOUILIA, B. Carbon partitioning in forage crops. **Acta Biotheoretica**, v.39, p.213-224, 1991.
- DURU, M.; HUBERT, B. De-intensification with grasslands: current status and trends. INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19<sup>o</sup>, São Pedro, 2001. **Proceedings...**, p.985-986.
- GILLET, M.; LEMAIRE, G.; GOSSE, G. Essai d'élaboration d'un schéma global de croissance des graminées fourragères. **Agronomie**, v.4, p.75-82, 1984.
- GOLD, W.G.; CALDWELL, M.M. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. I – Growth responses. **Oecologia**, v.80, p.289-296, 1989.
- GRANT, S.A.; BARTHAM, G.T.; TORVELL, L.; KING, J.; SMITH, H.K. Sward management lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne* – dominated swards. **Grass and Forage Science**, v.38, p.333-344, 1983.
- GRANT, S.A.; BARTHAM, G.T.; TORVELL, L.; KING, J.; ELSTON, A. Comparison of herbage production under continuous stocking and intermittent grazing. **Grass and Forage Science**, v.43, p.29-39, 1988.
- HADLEY, M. Grassland for sustainable ecosystems. INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17<sup>o</sup>, Nova Zelândia – Austrália, 1993. **Proceedings...**, p.21-28.
- HAY, R.K.M.; WLAKER, A.J. **An introduction to the physiology of crop yield**. Essex. Longman Scientific and Technical, 1989.

- PARSONS, A.J.; LEAFE, E.L.; COLLET, B.; STILES, W. The physiology of grass production under grazing. 1. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously grazed swards. **Journal of Applied Ecology**, v.20, n.1, p.117-126, 1983.
- PARSONS, A.J.; CHAPMAN, D.F. Principles of grass growth and pasture utilization. In: **Grass for dairy cattle**. Berkshire: CAB publishing, 1998, cap. 4.
- PARSONS, A.J.; JOHNSON, I.R.; HARVEY, A. Use of a model to optimize the interaction between frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. **Grass and Forage Science**, v.43, n.1, p.49-59, 1988.
- PARSONS, A.J.; PENNING, P.D. The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rotationally grazed sward. **Grass and Forage Science**, v.43, n.1, p.15-27, 1988.
- PINSTRUP-ANDERSEN, P.; PANDYA-LORCH, R. A vision of the future world food production and implications for the environment and grasslands. INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 18<sup>o</sup>, Winnipeg and Saskatoon, 1997. **Proceedings...**, p.11-16.
- PINTO, L.F.M. Dinâmica do acúmulo de matéria seca em pastagens de *Cynodon* spp. submetidas a pastejo. Piracicaba, 2000, 124p. Dissertação (mestrado) - E.S.A. "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo".
- PRIOUL, J.L.; BRANGEON, J.; REYSS, A. Interaction between external and internal conditions in the development of photosynthetic features in a grass leaf. I. Regional responses along a leaf during and after low-light or high-light acclimation. **Plant Physiology**, v.66, p.762-769, 1980a.
- PRIOUL, J.L.; BRANGEON, J.; REYSS, A. Interaction between external and internal conditions in the development of photosynthetic features in a grass leaf. II. Reverseability of light-induced responses as a function of developmental stages. **Plant Physiology**, v.66, p.770-774, 1980b.
- REIS, R.A. *et al.* Efeito dos regimes de corte nos níveis de carboidratos totais não estruturais do capim braquiária (*Brachiaria decumbens* Stapf.). **Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia**, v.14, p.522-528, 1985.
- RICHARDS, J.H. Physiology of plant recovery from defoliation. In: BAKER, M.J. (Eds.). **Grassland for our world**. SIR Publishing, Wellington, p.45-55, 1993.
- ROBSON, M.J. A comparison of British and North American varieties of tall fescue. I - Leaf growth during winter and the effect on it of temperature and day length. **Journal of Applied Ecology**, v.4, p.475-484, 1967.
- ROBSON, M. J. the growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. 1. Leaf growth and dry weight change as related to the ceiling yield of a seedling sward **Annals of Botany**, v.37, p.485-500, 1973.
- ROBSON, M.J.; RYLE, G.J.A.; WOLEDGE, J. The grass plant - its form and function. In: JONES, M.B.; LAZENBY, A. (Ed.) **The grass crop: the physiological basis of production**. London: Chapman and Hall, 1988, p.25-83.
- RYLE, G.J.; POWELL, C.E. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: the role of current assimilate. **Annals of Botany**, v.39, p.297-310, 1975.
- SACKVILLE HAMILTON, N.R.; MATTHEW, C.; LEMAIRE, G. In defence of the -3/2 boundary rule: a re-evaluation of self thinning concepts and status. **Annals of Botany**, v.76, p.569-577, 1995.
- SALA, O.E.; LAUENROTH, W.K.; MC NAUGHTON, S.J.; RUSCH, G.; ZHANG, X. Biodiversity and Ecosystem Functioning in Grassland. In: MOONEY, H.A.; CUSHAM, J.H.; MEDINA, E.; SALA, O.E.; SCHULZE, E.D. (Eds.). **Functional Roles of biodiversity: a global perspective**. J. Wiley & Sons Ltda, p. 129-149, 1996.
- SAMPAIO, E.V.S.B.; BEATY, E.R.; ASHLEY, D.A. Bahiagrass regrowth and physiological aging. **Journal of Range Management**, v.29, p.316-319, 1976.
- SBRISSIA, A.F.; DA SILVA, S.C.; CARVALHO, C.A.B.; CARNEVALLI, R.A.; PINTO, L.F.M.; FAGUNDES, J.L.; PEDREIRA, C.G.S. Tiller size/population density compensation in Coastcross Bermudagrass grazed swards, **Scientia Agricola**, (no prelo).
- SCHNYDER, H.; DE VISSER, R. Fluxes of reserv-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. **Plant Physiology**, v.119, p.1423-1435, 1999.
- SMETHAM, M.L. The management of pastures for grazing. **Outlook on Agriculture**, v.24, n.3, p.167-177, 1995.
- SMITH, D. The nonstructural carbohydrates. In: BUTLER, G.W.; BAILEY, R.W. **Chemistry and Biochemistry of herbage**, London: Academic Press, 1973. p.105-155.
- STEINKE, T.D. Effect of height of cut on translocation of <sup>14</sup>C-labeled assimilates in *Eragrostis curvula* (Schrod). Nees. **Proceedings of the Grassland Society of South Africa**, v.10, p.41-47, 1975.
- TAINTON, N.M. Effects of diferent grazing rotations on pasture production. **Journal of the British Grassland Society**, v.29, p.191-202, 1974.
- THORNTON, B.; MILLARD, P.; DUFF, E.I. Reserve formation and recycling of carbon and nitrogen during regrowth of defoliated plants. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P.C. DE FACCIO (Eds.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. Wallingford (UK): CAB international, 2000.
- VALENTINE, I.; MATTHEW, C. Plant growth, development and yield. In: WHITE, J.; HODGSON, J. (Eds). **New Zealand - Pasture and Crop Science**, Oxford, p.11-27, 1999.
- VAN LOO, E.N. On the relation between tillering, leaf area dynamics and growth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Doctoral Thesis, Wageningen Agricultural University, The Netherlands.
- VARLET-GRANCHER, C.; GOSSE, G.; CHARTIER, M.; SINOQUET, H.; BONHOMME, R.; ALLIRAND, J.M. Mise au point: rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. **Agronomie**, v.9, p.419-439, 1989.
- VICKERY, P.J. Pasture growth under grazing. In: MORLEY, F.H.M. **Grazing animals. World Animal Science**, v. B-1. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, 1981. p.55-77, 1981.
- WADE, M.; CARVALHO, P.C. DE FACCIO. Defoliation patterns and herbage intake on pastures. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P.C. DE FACCIO (Eds.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. Wallingford (UK): CAB international, 2000.
- WATANABE, K.; SATO, Y.; SAKURAI, T.; KOYAMA, Y. Effects of fertilization level on the regrowth of perennial. 1. Changes of growth and nitrogen content with timw and suitable cutting stages. **Journal of Japanese Society of Grassland Science**, v.29, p.290-297, 1984.
- WEINMANN, H. Total available carbohydrates in grasses and legumes. **Herbage Abstracts**, v.31, p.255-261, 1961.
- WATSON, D.J. The dependence of net assimilation on leaf area index. **Annals of Botany, N.S.**, v.22, p.255-261, 1958.
- WILSON, J.R. Influence of temperature and nitrogen on growth, photosynthesis, and accumulation of non-structural carbohydrates in a tropical grass. *Panicum maximum* var. trichoglume. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, v.23, p.48-61, 1975.
- WILSON, J.R.; MANNETJE, L.T. Senescence, digestibility, and carbohydrate content of buffelgrass and green panic leaves in swards. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.29, p.503-516, 1978.

- WOLEDGE, J. The photosynthesis of ryegrass leaves grown in a simulated sward. **Annals of Applied Biology**, v.73, p.229-237, 1973.
- WOLEDGE, J. The effect of shading during vegetative and reproductive growth on the subsequent rate of photosynthesis in leaves of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). **Annals of Botany**, v.42, p.1085-1089, 1978.
- XIA, J.X. The effects of defoliation on tissue turnover and pasture production in perennial ryegrass, prairie grass, and smooth brome grass, pasture. Palmerston North, 1991. Thesis (Ph.D.) - Massey University.
- YANG, J.Z.; MATTHEW, C.; ROWLAND, R.E. Tiller axis observations for perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.): number of active phytomers probability of tiller appearance and number of roots per phytomer for three cutting heights. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v.41, p.11-19, 1998.
- YODA, K.; KIRA, T.; OGAWA, H.; HOZUMI, K. Intraspecific competition among higher plants. XI Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivate and natural conditions. **Journal of Institute of Polytechnics** (Osaka City University. Series D), v.14, p.107-129, 1963.