

CRESCIMENTO DA PLANTA FORRAGEIRA: ASPECTOS RELATIVOS AO ACÚMULO E VALOR NUTRITIVO DA FORRAGEM

ANDRÉ FISCHER SBRISSIA*
SILA CARNEIRO DA SILVA**
DOMICIO DO NASCIMENTO JÚNIOR***
LILIAN ELGALISE TECHIO PEREIRA****

Introdução

O acúmulo de forragem em pastagens envolve a integração de processos que ocorrem em níveis distintos, porém de forma concomitante. O primeiro nível está relacionado com eventos em nível de

-
- * Universidade do Estado de Santa Catarina – Departamento de Produção Animal e Alimentos. Lages, SC, Brasil. sbrissia@cav.udesc.br
 - ** Universidade de São Paulo – Departamento de Zootecnia. Piracicaba, SP, Brasil. Pesquisador do CNPq. scdsilva@esalq.usp.br
 - *** Universidade Federal de Viçosa – Departamento de Zootecnia. Viçosa, MG, Brasil. Pesquisador do CNPq. domicio@ufv.br.
 - **** Universidade de São Paulo – Aluna de doutorado do Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal e Pastagens, Piracicaba, SP, Brasil. ltechio@yahoo.com.br

perfilho individual, ou seja, o acúmulo de forragem pode ser interpretado como o balanço entre as taxas de crescimento e senescência foliares verificadas nos perfilhos ao longo de determinado período de tempo. No entanto, pastagens de gramíneas são formadas por uma comunidade de perfilhos, de tal forma que o balanço líquido global no acúmulo de forragem é dado por flutuações sazonais no número de perfilhos na área, os quais, associados com os processos de crescimento e senescência foliares em perfilhos individuais, resultam nas taxas líquidas de acúmulo de forragem do pasto.

Os objetivos deste texto são discutir aspectos básicos de morfogênese em perfilhos individuais e integrar esse conhecimento para descrever de que forma ocorre o processo de crescimento e acúmulo de forragem em pastos submetidos à lotação intermitente. De forma mais sucinta, também será mostrado de que modo o processo de rebrotação se relaciona com o valor nutritivo dos pastos.

Como a planta cresce – Morfogênese em perfilhos individuais

A disponibilidade de forragem deve ser entendida como a biomassa aérea viva acumulada durante o processo de crescimento das plantas que compõem a pastagem. Cada planta dessa população é formada por unidades básicas denominadas perfilhos, no caso de gramíneas, e ramificações, no caso de leguminosas (Valentine & Matthew, 1999). Assim, é necessário entender a morfofisiologia dessa unidade básica e suas respostas aos fatores do meio. O desenvolvimento do perfilho, unidade vegetativa básica das gramíneas (Hodgson, 1990), segue uma série de processos nos quais são diferenciadas folhas, colmo verdadeiro, gema axilar e sistema radicular em cada um dos fitômeros da planta, formados a partir da diferenciação do meristema apical. Esse fato caracteriza o perfilho como sendo uma série coordenada de fitômeros em distintos estádios de desenvolvimento, ou seja, cada um em estágio mais avançado de desenvolvimento que o anterior (Matthew et al., 1999). As primeiras e mais importantes estruturas a serem formadas em um fitômero são os primórdios foliares. O acúmulo de fitômeros e o grau de desenvolvimento individual (expansão foliar, alongamento e espessamento dos nós e entrenós) resultam no

acúmulo de biomassa do perfilho (Skinner & Nelson, 1995). Essa organização dinâmica permite às gramíneas manter sua persistência por longo tempo, assim como promove um mecanismo plástico (dentro de certos limites) que proporciona adaptações ao pastejo e mudanças estacionais na estrutura do dossel (Chapman & Lemaire, 1993; Matthew et al., 2000).

Os mecanismos envolvidos no crescimento e desenvolvimento de folhas e perfilhos são descritos pela morfogênese. Chapman & Lemaire (1993) descreveram a morfogênese como sendo o processo responsável pela formação e modificação da estrutura do dossel, pois consiste na dinâmica de geração e expansão da forma da planta no tempo e no espaço, ou seja, na formação e no desenvolvimento de fitômeros sucessivos. As características morfogênicas e estruturais, definidas pela morfogênese, descrevem a dinâmica do fluxo de tecidos nas plantas forrageiras (Lemaire & Agnusdei, 2000), caracterizada pelos processos de crescimento, senescência e decomposição de tecidos (Chapman & Lemaire, 1993). Tais processos foram amplamente descritos em diversos trabalhos para plantas de clima temperado (e.g. Bircham & Hodgson, 1983; Lemaire & Agnusdei, 2000; Lemaire, 2001); são relativamente recentes os trabalhos desenvolvidos para espécies tropicais. No entanto, têm sido reveladas mais similaridades que diferenças em padrões gerais de respostas entre gramíneas de clima tropical e de clima temperado (Hodgson & Da Silva, 2002), fato que favorece a integração de resultados e o estudo da ecofisiologia comparativa entre essas plantas.

Durante o desenvolvimento do perfilho, na medida em que a planta cresce, a taxa de aparecimento de folhas diminui, a duração do crescimento da lâmina foliar e o tamanho da lâmina foliar aumentam; estas mudanças são concomitantes com um aumento no tamanho da bainha foliar (Duru & Ducrocq, 2000). A produção desses tecidos foliares no perfilho é regulada por fatores ambientais e influenciada pelas características do pasto (densidade populacional de perfilhos) e do próprio perfilho; a interação entre estes fatores determina o ritmo morfogênico das plantas. Assim, em nível de planta individual, o ritmo morfogênico refere-se às taxas de aparecimento e alongamento de folhas, assim como sua taxa de senescência e duração de vida. A

interação entre a expressão fenotípica de tais características, definidas por Chapman & Lemaire (1993) como características morfogênicas, é responsável pelas características estruturais do pasto. Em relação ao pasto, o ritmo morfogênico determina a velocidade de recuperação da área foliar após desfolhação ou sua capacidade de manter-se em equilíbrio no caso de pastos manejados sob lotação rotativa e contínua, respectivamente.

Desenvolvimento do perfilho como resultado do fluxo celular

No início do desenvolvimento de um perfilho, os recursos são utilizados de forma a desenvolver a área foliar para o crescimento da planta. A produção de tecidos foliares é um processo contínuo, regulado por variáveis ambientais e características do dossel (Lemaire & Agnusdei, 2000; Duru & Ducrocq, 2000b; Chapman & Lemaire, 1993). Esses tecidos estão sujeitos a eventos discretos de desfolhação, cuja frequência e intensidade afetam a fisiologia das plantas e, assim, a taxa na qual os novos tecidos foliares são produzidos (Lemaire & Agnusdei, 2000).

Considerando que a premissa básica da produção animal em pastagens é a remoção contínua de área foliar pelos animais em pastejo (Parsons, 1988), a habilidade da planta em manter a produção de novas folhas frente a desfolhações periódicas é essencial para sustentar tanto a produtividade quanto a sobrevivência das plantas pastejadas (Schnyder et al., 2000). Durante a maior parte da estação de crescimento, a maioria dos assimilados produzidos pelas plantas forrageiras é utilizada para a produção de folhas. A conversão de assimilados em tecidos foliares ocorre principalmente nas zonas de crescimento e diferenciação foliar (Figura 1), onde o tecido heterotrófico está completamente protegido no interior do cartucho formado pelas bainhas das folhas mais velhas (Schnyder et al., 2000).

A identificação dos fatores que controlam a expansão das folhas e as adaptações fisiológicas e morfológicas das plantas a regimes de desfolhação requer o conhecimento dos processos fundamentais envolvidos diretamente no processo de crescimento e o entendimento de como o crescimento foliar é controlado pela disponibilidade de reservas da planta, assim como por fatores genéticos, de manejo e

Folha em expansão

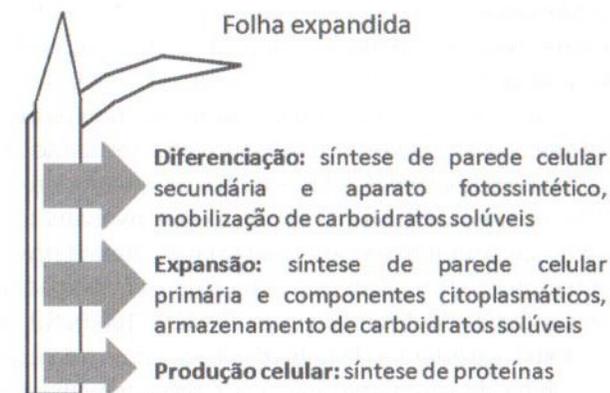


Figura 1. Diagrama representativo das zonas de formação e crescimento de novas folhas. A zona de crescimento e diferenciação celular em gramíneas localiza-se na região basal da folha em expansão, dentro da bainha das folhas mais velhas (Adaptado de Schnyder et al., 2000).

climáticos (Schnyder et al., 2000). Em pastos estabelecidos, além desses fatores, a intensidade e a frequência de desfolhação também afetam a velocidade de recuperação da área foliar. Após desfolhação, uma série de respostas de natureza fisiológica e morfológica é desencadeada com o objetivo de promover a recuperação da área foliar removida e assegurar o crescimento. Tais adaptações incluem a mobilização de reservas orgânicas acumuladas nas raízes e na base dos colmos, fotossíntese compensatória nas folhas mais velhas (apesar de sua menor eficiência fotossintética), realocação de assimilados para as folhas em crescimento, produção de hormônios que promovem e controlam o desenvolvimento de meristemas e redução do crescimento de raízes (Schnyder et al., 2000).

Os mecanismos desencadeados no curto prazo, as chamadas adaptações fisiológicas, e no longo prazo, as chamadas adaptações morfológicas, têm por objetivo restaurar o equilíbrio entre os processos de crescimento e a manutenção da persistência da planta na comunidade vegetal. Assim, a resistência e a plasticidade das plantas a regimes de desfolhação desempenham papel central tanto para a

taxa de produção de novos tecidos foliares como para a acessibilidade das folhas aos animais em pastejo (Lemaire & Agnusdei, 2000).

O crescimento é definido como um acréscimo irreversível na massa seca das folhas que crescem antes de iniciar o processo de senescência, pois essa massa pode aumentar depois de a folha ter completado sua expansão, basicamente como resultado de processos bioquímicos complexos. A folha é um órgão que possui crescimento e tempo de vida limitados. Contudo, o desenvolvimento de folhas sucessivas nem sempre segue o mesmo curso quantitativo ou qualitativo; diferentes partes da mesma folha em expansão podem estar em distintos estádios de desenvolvimento (Dale, 1988). Silsbury (1970) apresentou cinco estádios distintos de crescimento e desenvolvimento de uma folha de gramínea: iniciação, pré-aparecimento, aparecimento, maturidade e senescência. O crescimento e a morfogênese do primórdio foliar e das folhas em crescimento estão intimamente associados com os processos de alongamento e divisão celular (Dale, 1988). Ao intervalo entre a iniciação de dois órgãos sucessivos dá-se o nome de plastocrono (Esau, 1977), em geral utilizado para estudar a ontogenia foliar, mais precisamente, a formação de dois primórdios foliares sucessivos. A formação de folhas ocorre no meristema apical por meio do desenvolvimento dos primórdios foliares, os quais surgem de modo alternado de cada lado do ápice do colmo. Na fase inicial de desenvolvimento da gramínea, observa-se a presença de um "tufo" de folhas em cuja base (o ápice do colmo) encontra-se o meristema apical, formado por tecido meristemático que origina as folhas, assim como os futuros perfilhos (Valentine & Matthew, 1999).

A produção de tecidos foliares pode ser analisada como resultado da interação entre dois processos: (a) produção de assimilados em uma planta individual, como resultado da interceptação de luz e fotossíntese das folhas; (b) uso desses assimilados pelos meristemas foliares para a produção de novas células e, finalmente, expansão foliar. Assim, a disponibilidade de assimilados pode ser considerada fator limitante para a taxa de expansão de novos tecidos foliares (Lemaire & Agnusdei, 2000).

O uso de assimilados pelos meristemas foliares é diretamente influenciado pela temperatura, fator determinante das taxas de divisão e expansão celular (Fricke et al., 1997; Lawlor, 2002), e cria uma

demanda de assimilados de C e N para prover energia e substrato para a expansão de tecidos foliares (Lawlor, 2002). Quando a produção de assimilados é suficiente para suprir a demanda dos meristemas, os assimilados excedentes podem ser estocados na forma de reservas orgânicas (Lemaire & Agnusdei, 2000).

A ontogenia da zona de crescimento foliar e sua relação com as fases de alongamento das folhas (Figura 2) têm sido discutidas por diversos autores (e.g. Fournier et al., 2004; Schnyder et al., 2000; Lemaire & Agnusdei, 2000). O crescimento foliar em gramíneas é predominantemente unidirecional (MacAdam et al., 1989), resultado do fluxo de células entre as distintas zonas que compõem o crescimento foliar: zona de divisão, zona de alongamento e zona de maturação celular (Fournier et al., 2004). Esta organização cria

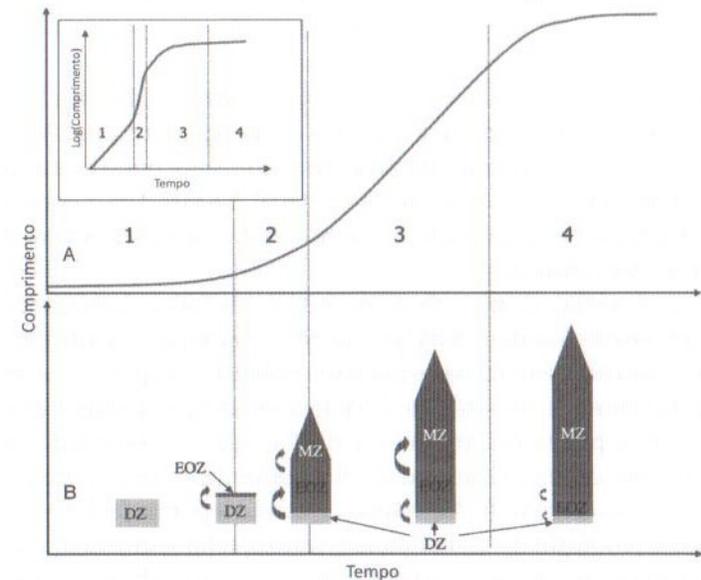


Figura 2. Representação esquemática do desenvolvimento foliar a partir do estágio de primórdio até o estágio de maturação (A) e ontogenia da zona de crescimento foliar (B). Os números indicam as diferentes fases de alongamento foliar. As linhas verticais marcam as mudanças nas fases de alongamento e as correspondentes mudanças ontogênicas na zona de crescimento (Adaptado de Fournier et al., 2004).

um gradiente de desenvolvimento em que as células, dispostas em feixes paralelos, passam sucessivamente pelas fases de divisão, alongamento celular e deposição de tecidos estruturais da folha (Gastal & Nelson, 1994; Fricke et al., 1997). Essas zonas, responsáveis pelo crescimento foliar, estão localizadas na região basal da folha (Figura 1) e são completamente protegidas pelas bainhas das folhas mais velhas (Schnyder et al., 2000).

Durante o crescimento foliar, num primeiro estágio, a divisão e o alongamento celular são coordenados; o tamanho das células permanece constante. Nessa fase, a folha é considerada um único compartimento, correspondente à zona de divisão (DZ) (Figura 2). Assim, durante esse estágio, o primórdio é uma zona de divisão homogênea e pode estar relacionado com a primeira fase do desenvolvimento foliar, a fase exponencial do desenvolvimento. No segundo estágio, as células cessam o processo de divisão e passam a alongar-se. A zona de alongamento (EOZ) é criada pelo fluxo celular a partir da zona de divisão. O alongamento celular nesta fase é mais rápido, o que promove uma abrupta aceleração na taxa de crescimento relativo.

No terceiro estágio, no final da zona de alongamento, as células param de alongar e entram na zona de maturação, onde a taxa de crescimento permanece relativamente estável. Na fase 4 da ontogenia foliar, a zona de divisão e alongamento celular regride e a taxa de crescimento é reduzida.

Como os tecidos da zona de desenvolvimento foliar são heterotróficos e ela se localiza dentro da bainha de outras folhas, os substratos de C e N para o crescimento precisam ser mobilizados de outras partes da planta. Durante os estágios iniciais de crescimento das folhas, ou quando a planta é severamente desfolhada, os assimilados de C e N podem ser mobilizados da região basal delas, onde a divisão celular é ativa (Figura 3). Além disso, quando a ponta da folha está exposta, a produção de assimilados nessa zona fotossinteticamente ativa da folha em expansão pode contribuir de modo substancial para o suprimento de assimilados para seu crescimento (Schnyder et al., 2000). O fluxo de substratos de C destinados ao crescimento foliar pode ser proveniente de duas direções simultaneamente – das folhas expandidas e da porção exposta da folha em expansão – e ocorre na direção oposta ao fluxo de tecidos (Figura 3).

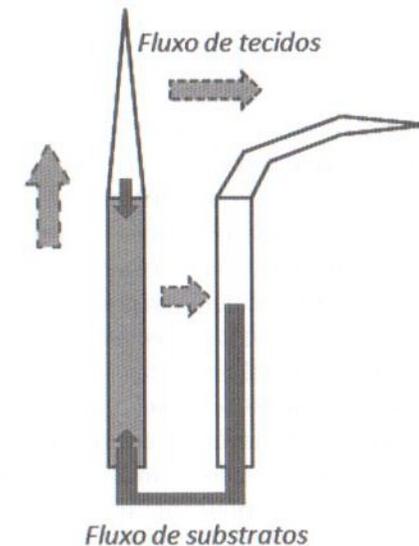


Figura 3. Fluxo de tecidos e de substratos em folhas em expansão e folhas expandidas (Adaptado de Schnyder et al., 2000).

A folha completamente expandida de uma gramínea consiste de lâmina foliar e bainha. Essas partes são separadas por uma 'junção' (colar ou interface lâmina foliar-bainha), a lígula. Durante os estágios iniciais de alongamento de uma folha, somente a lâmina cresce ativamente, embora as células meristemáticas responsáveis pelo crescimento da bainha estejam presentes desde o início do crescimento foliar. A bainha inicia sua expansão somente quando a lâmina foliar está próxima de atingir seu tamanho final e persiste até a exteriorização da lígula (Langer, 1972; Dale, 1982). A transição da expansão da lâmina foliar para o alongamento da bainha ocorre sem uma mudança perceptível na taxa de alongamento das folhas, porém é facilmente reconhecida pelo deslocamento da lígula da zona de crescimento para a base da folha (Schnyder et al., 2000). Em geral, o alongamento da lâmina persiste até a diferenciação da lígula; as células da porção exposta da lâmina perdem sua capacidade de alongamento, e continuam a se alongar apenas as células

da porção da lâmina ainda contidas no interior do cartucho formado pelas bainhas das folhas mais velhas (Langer, 1972; Dale, 1982; Schnyder et al., 2000).

A importância desses processos para o entendimento do fluxo de tecidos em plantas reside no fato de que a taxa de alongamento foliar em gramíneas é função do suprimento celular (número total de células produzidas) e da taxa e duração do processo de alongamento celular (MacAdam et al., 1989; Schnyder et al., 2000). A taxa de alongamento foliar (TAIF) foi definida por Schnyder et al. (2000) como sendo o produto de dois componentes principais: o tamanho da zona de desenvolvimento foliar e a taxa média de crescimento relativo dos tecidos na zona de desenvolvimento. O tamanho das zonas de desenvolvimento das células é influenciado pela temperatura, idade da folha, regime de luz e também pela disponibilidade de N (MacAdam et al., 1989) e pode influenciar significativamente as taxas de alongamento foliar. Além disso, o tamanho dessa zona reflete diferenças entre espécies ou respostas de plantas que perfilham ou não (Fricke et al., 1997). Assim, a TAIF pode ser definida como o produto da taxa de produção de células e a taxa e duração da expansão celular. Se o genótipo ou ambiente possuem efeito sobre a TAIF, isso pode ser resultado dos efeitos sobre um ou mais desses componentes de crescimento (Schnyder et al., 2000).

A desfolhação representa um importante distúrbio em comunidades de plantas sob pastejo e gera uma redução drástica na taxa de alongamento de folhas. Segundo Schnyder et al. (2000), esse efeito pode ser resultado de uma diminuição na taxa de alongamento relativa ou de uma diminuição no tamanho da zona de desenvolvimento celular de folhas. Volenec & Nelson (1983), citados por Schnyder et al. (2000), demonstraram que desfolhações frequentes diminuem a taxa de alongamento das folhas, como resultado de decréscimos nas taxas de produção e expansão celular, o que fez diminuir o tamanho da zona de desenvolvimento celular da folha.

Acúmulo de forragem em pastos sob lotação intermitente

A capacidade fotossintética do pasto após uma desfolhação depende da quantidade de área foliar residual e da capacidade fotossintética

das folhas remanescentes. Em pastos que atingiram um IAF alto, as folhas que permanecem após o pastejo não são adaptadas à alta luminosidade incidente sobre elas, devido à 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., 1980a, b), 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). Desta forma, o IAF residual tem baixa capacidade fotossintética, apesar da alta incidência de radiação. Como consequência, a rebrotação inicial é lenta até que um número suficiente de folhas tenha se expandido e passe a contribuir substancialmente para a fotossíntese do pasto (Nabinger, 1997).

A quantidade de área foliar residual é função da intensidade da desfolhação, determinada pela taxa de lotação imposta ou pela altura de corte. Numa desfolhação 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). Este balanço apenas se tornará positivo depois que a área de folhas produzida a partir das reservas tornar-se suficiente para assimilar uma quantidade de carbono que exceda as perdas por respiração e senescência. Como resultado, quanto mais severa for a desfolhação, maior será a fase de balanço negativo de C pela planta (Parsons et al., 1988; Nabinger, 1997).

Em pastos submetidos a lotação intermitente, existem diferenças consideráveis na fotossíntese líquida e na taxa de crescimento conforme a fase de rebrotação (King et al., 1984). Nesse método de desfolhação ocorre uma redução abrupta da área foliar após o pastejo, de tal forma que a fotossíntese, logo após a desfolhação, pode ser menor que aquela de pastos mantidos num IAF baixo sob lotação contínua (King et al.,

1984; Parsons et al., 1988). A lotação intermitente admite infinitas combinações entre períodos de pastejo, frequências e intensidades de desfolhação, de tal forma que é importante considerar a combinação desses dois efeitos sobre a capacidade do pasto de rebrotar e produzir forragem com alto valor nutritivo.

Os trabalhos de Brougham (1956, 1958) mostraram bem o efeito da intensidade de desfolhação sobre a restauração do IAF e a interceptação de luz. Nesses experimentos, um pasto com altura média de 22 cm foi desfolhado a 12,5, 7,5 ou 2,5 cm. Os resultados mostraram que a intensidade da desfolhação determinou grande redução na área foliar remanescente e que um período de tempo maior foi necessário para o dossel atingir um IAF capaz de interceptar a maior parte da radiação incidente. No corte a 12,5 cm foram necessários apenas quatro dias para que o pasto voltasse a interceptar 95% da luz incidente, enquanto nos cortes a 7,5 e 2,5 cm foram necessários, respectivamente, 16 e 24 dias. O trabalho de Parsons et al. (1988a) mostra esse mesmo padrão de recuperação do IAF (Figura 4a). Como afirmado, o efeito da intensidade de desfolhação mostrado na Figura 4a sobre a fotossíntese do pasto lembra a curva mostrada por Brougham (1956, 1958) para interceptação de luz. Em um pasto que sofreu desfolhação severa (por exemplo, a linha 2), a taxa fotossintética é substancialmente reduzida e ocorre uma demora até que atinja a taxa máxima de fotossíntese. Numa desfolhação mais leniente (linha 4), a taxa fotossintética é menos reduzida e a máxima taxa fotossintética é restabelecida com rapidez. Por outro lado, a intensidade de desfolhação tem efeito parecido sobre a taxa de senescência do pasto (Figura 4b). Sob desfolhação severa (linha 2), a taxa fotossintética do pasto é substancialmente reduzida, e desta maneira ocorre um atraso até que comece a aparecer senescência. Já numa desfolhação mais leniente (linha 4), o efeito é semelhante àquele para a taxa de produção bruta, ou seja, a máxima taxa de senescência foliar é restabelecida de forma mais rápida.

Vale ressaltar que a intensidade de desfolhação tem grande efeito sobre as taxas de crescimento do pasto (Figura 4c, d). Pelo simples fato de a taxa de senescência foliar ser atrasada em relação à taxa de produção bruta de tecidos, a taxa de crescimento instantâneo (dW/dt) (Figura 4c), em todos os casos, é sempre positiva, o que permite

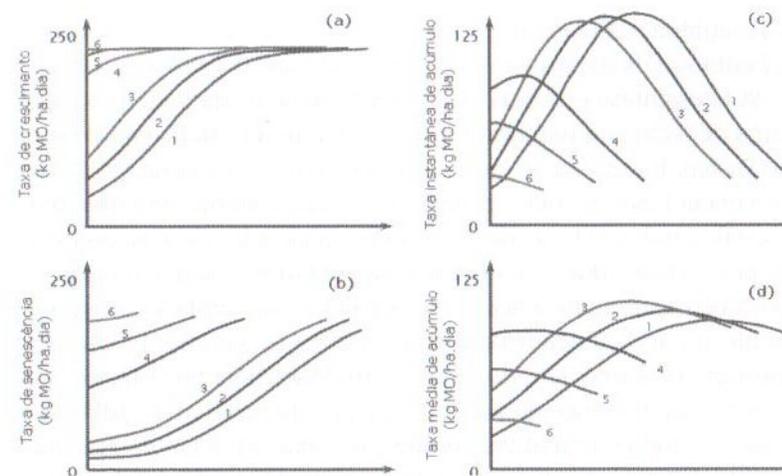


Figura 4. Efeito da intensidade da desfolha sobre a taxa de produção bruta de tecido: (a) taxa de senescência foliar, (b) taxa de crescimento instantânea, (c) taxa de crescimento médio (d) ao longo do tempo, considerando a rebrota iniciando de seis diferentes valores de IAF (0,5; 0,8; 1,1; 3,4; 5,3; 6,8 – numerados de 1 a 6, respectivamente) (Adaptado de Parsons et al., 1988a).

concluir que o pasto possui, independente da intensidade de desfolhação, um acúmulo líquido positivo de forragem. A intensidade de desfolhação tem efeito marcante também sobre a taxa de crescimento médio do pasto ($(W - W_0)/t$) (Figura 4d). Após uma desfolhação severa, a taxa média de crescimento aumenta de modo significativo. Porém, como descrito por Parsons & Penning (1988), essa taxa sofre pouca alteração, mantendo-se em níveis altos após seu valor máximo ter sido atingido. Após uma desfolhação intermediária, uma taxa alta de crescimento médio também é mantida. No entanto, isto ocorre por um período mais curto de tempo. Já sob desfolhas mais lenientes, as taxas de crescimento não só são menores, como também declinam com o passar do tempo.

Os padrões de mudança nos principais processos envolvidos durante o crescimento do pasto foram descritos em detalhes usando-se pastagens no estágio vegetativo em ambientes controlados (McCree

& Troughton, 1966; Robson, 1973). Os estudos realizados por Parsons & Penning (1988) corroboram esses resultados (Figura 5).

A fotossíntese e, conseqüentemente, a capacidade de produção bruta de tecido aumentam com rapidez após a desfolhação (Figura 5). Porém, há um atraso entre um aumento correspondente na senescência foliar. Como resultado, existem momentos em que altas taxas de produção bruta de tecido estão associadas com baixas taxas de morte de tecidos. Entretanto, essa vantagem relativa da taxa de produção bruta sobre a taxa de senescência não implica necessariamente maior capacidade produtiva (Parsons & Penning, 1988). Uma conseqüência imediata no atraso entre esses dois processos é que ocorre uma mudança na taxa de crescimento instantâneo (dW/dt) a qual, de modo cumulativo, descreve a curva sigmoide de acúmulo líquido do pasto, ou seja, a pastagem aumenta sua massa. Para maximizar a produção, deve-se considerar como o prolongamento do período de rebrotação afeta a taxa média de crescimento (Maeda & Yonetani, 1978; Watanabe et al., 1984). Isto é definido como o incremento líquido em peso ($W - W_0$), dividido pelo tempo de rebrotação.

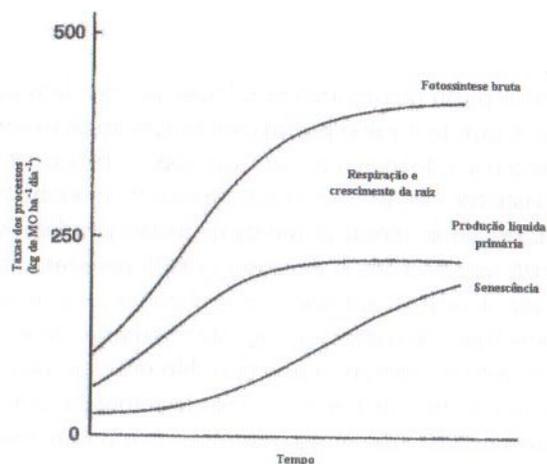


Figura 5. Efeito da duração da rebrota sobre os principais processos envolvidos no acúmulo líquido de forragem: fotossíntese bruta; produção bruta de tecido e senescência (Adaptado de Parsons e Penning, 1988).

O objetivo é colher o pasto quando a taxa média de crescimento for máxima (Parsons & Penning, 1988). O efeito da duração da rebrotação sobre a taxa média de crescimento é mostrado na Figura 4d. Após uma desfolhação severa, essa taxa aumenta rapidamente, com grande aumento também na taxa de crescimento instantâneo. Porém, nas últimas fases da rebrotação, mudanças na taxa média de crescimento são resultantes das altas taxas de crescimento instantâneo verificadas no início da rebrotação. Desta forma, até mesmo considerando-se que toda a forragem acumulada fosse colhida, a taxa média de produção líquida seria praticamente insensível às variações no período de rebrotação após ter atingido seu valor máximo. Isto ocorre sobretudo pelo fato de que a máxima taxa de crescimento médio acontece após a máxima taxa de crescimento instantâneo e antes da produção máxima (Parsons & 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 este conhecimento pode ser aplicado na prática.

Em países de clima temperado, tem sido ampliado o uso de variáveis que identificam condições de pasto (altura, massa, resíduo), quer seja como guias para manejo ou para caracterizações de tratamentos experimentais (Grant et al., 1988; Parsons & Penning, 1988; Smeatham, 1995). Isto é de fundamental importância para a definição da intensidade e da eficiência com que a pastagem está sendo colhida. Porém, no caso de lotação rotativa, se não são levadas em conta a produção e as perdas de tecido durante o período de rebrotação, 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 corte (ou pastejo), tais como interceptação luminosa de 95% (Tainton, 1974; Korte et al., 1984) e início do aumento na taxa de senescência foliar (Hunt, 1965), têm sido usados com algum sucesso.

Estudos recentes realizados com importantes plantas forrageiras tropicais, como a *Brachiaria brizantha*, cultivares Marandu e Xaraés, e o *Panicum maximum*, cultivares Mombaça e Tanzânia, dentre outros, nos quais a estrutura do dossel e/ou seu padrão de variação foram cuidadosamente monitorados, têm gerado grande quantidade de informações e conhecimento acerca das respostas de plantas forrageiras

e animais a estratégias de pastejo. De uma maneira geral, o conceito de IAF crítico, condição na qual 95% da luz incidente é interceptada, originalmente descrito e aplicado com sucesso em plantas de clima temperado, demonstrou-se efetivo e válido também para o manejo de gramíneas tropicais sob lotação intermitente, diferentemente do que se pensava e postulava (Gomide & Gomide, 2001), uma vez que mostrou relação análoga com variáveis como acúmulo de forragem, em especial de folhas, composição morfológica do acúmulo e valor nutritivo da forragem produzida.

Da mesma forma, Bircham & Hodgson (1983), ao avaliarem o efeito da condição em que pastos de azevém perene (*Lolium perenne*) eram mantidos sob controle rígido da estrutura do dossel por meio de lotação contínua, foram os primeiros a descrever o acúmulo de forragem como sendo o resultado líquido de dois processos concomitantes e antagônicos: crescimento e senescência. Revelaram, nesse estudo, existir uma amplitude de condições de pasto relativamente grande, correspondente a grande variação em estratégias de manejo, em que o acúmulo de forragem seria o mesmo, como resultado de compensações entre número, área foliar e peso por perfilho. Ficou clara, assim, a importância que a estrutura do dossel possui como determinante e condicionante das respostas tanto de plantas como de animais, e surgiu, então, o conceito de desenvolver práticas de manejo do pastejo com base em metas de condição de pasto (*sward targets*) como forma de assegurar a otimização dos processos de acúmulo e consumo de forragem pelos animais (Hodgson, 1985).

No caso de lotação intermitente, experimentações recentes com base no controle estrito das condições e/ou da estrutura do dossel forrageiro na entrada e saída dos animais dos piquetes (pré e pós-pastejo) têm revelado resultados bastante promissores para a melhoria e o refinamento do manejo do pastejo dos capins mombaça, tanzânia e marandu. Bueno (2003) e Carnevalli (2003) avaliaram o capim-mombaça sob pastejo rotativo caracterizado por duas alturas de resíduo (30 e 50 cm) e duas condições de pré-pastejo (95 e 100% de interceptação de luz pelo dossel) em Araras, SP. Os resultados demonstraram a consistência do critério de interrupção do processo de rebrotação aos 95% de interceptação de luz e o efeito benéfico de sua associação com um valor de altura de resíduo mais baixo,

condizente com a necessidade da planta em manter uma área foliar remanescente mínima e de qualidade para iniciar seu processo de rebrotação e recuperação para um próximo pastejo (Figura 1). De uma forma geral, a maior produção de forragem foi registrada para o tratamento de 30 cm de resíduo e 95% de interceptação de luz, com redução acentuada em produção quando o período de descanso era mais longo (100% de interceptação de luz) ou o resíduo era mais elevado (50 cm). A redução em produção de forragem foi consequência de acelerado processo de senescência foliar, resultante de maior competição por luz sob aquelas condições, o que também favoreceu maior acúmulo de colmos, resultando em redução na proporção de folhas e aumento na proporção de colmos e material morto na massa de forragem pré-pastejo (Figura 6). As condições de pré-pastejo de 95 e 100% de interceptação de luz apresentaram correlação muito alta e consistente com a altura do dossel (horizonte de folhas), independentemente da época do ano e do estágio fisiológico das plantas

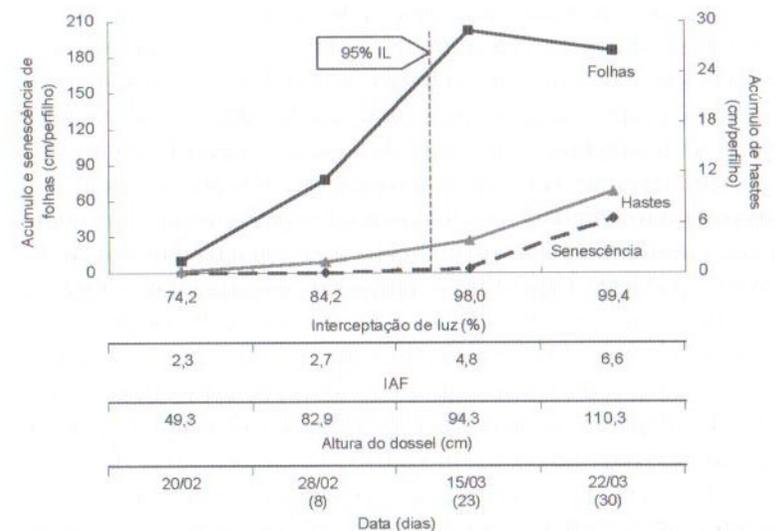


Figura 6. Dinâmica do acúmulo de forragem durante a rebrotação do capim-mombaça pastejado com 100% de interceptação de luz e 50 cm de resíduo (Carnevalli, 2003).

(vegetativo ou reprodutivo – 90 cm para 95%, 110 cm para 100%), o que indica que a altura poderia ser utilizada como critério de campo confiável para o controle e monitoramento do processo de rebrotação e pastejo.

Trabalho análogo ao de Carnevalli (2003) foi realizado por Barbosa (2004) com capim-tanzânia, em Campo Grande, MS. Como condições de pré-pastejo, foi utilizada 90, 95 e 100% de interceptação de luz pelo dossel e, como condições de pós-pastejo, 25 e 50 cm de resíduo. Os resultados apresentaram um padrão bastante consistente e semelhante àqueles descritos para o capim-mombaça. De uma forma geral, foi obtida maior produção de forragem para o tratamento de 95% de interceptação de luz e 25 cm de resíduo. Pastejos realizados com 90 ou 100% de interceptação de luz e 50 cm de resíduo resultaram em menor produção de forragem e de folhas. Na condição de 90% de interceptação de luz, a menor produção seguramente ocorreu por limitação do processo de crescimento, uma vez que não havia área foliar suficiente para aproveitar toda a luz incidente. Já para a condição de 100% de interceptação de luz, a menor produção foi resultado da ocorrência exacerbada do processo de senescência e morte de tecidos. Além de resultar em menor produção de forragem, com menor proporção de folhas e maior proporção de colmos e material morto, pastejos menos frequentes, caracterizados pela condição de 100% de interceptação luminosa, resultaram em elevação da meta de resíduo de 25 cm (até 40 cm), em consequência do acúmulo excessivo de colmos. Assim como para o capim-mombaça, os intervalos entre pastejos variaram com os tratamentos e as épocas do ano (24 a 150 dias); os maiores valores foram registrados para os tratamentos de 100% de interceptação de luz durante os meses de outono e inverno. As condições pré-pastejo de 90, 95 e 100% de interceptação de luz também apresentaram correlação muito alta e consistente com a altura do dossel (horizonte de folhas), independentemente da época do ano e do estágio fisiológico das plantas (vegetativo ou reprodutivo – 60 cm para 90%, 70 cm para 95% e 85 cm para 100%), o que mais uma vez indica e ratifica o fato de que a altura poderia ser utilizada como critério de campo confiável para o controle e monitoramento do processo de rebrotação e pastejo. Resultados mais recentes com capim-marandu submetidos a estratégias de lotação intermitente (Sarmento, 2007) mostraram, mais

uma vez, que o momento ideal da interrupção da rebrotação desse capim esteve sistematicamente associado ao ponto em que o dossel interceptava 95% da luz incidente e que correspondeu a uma altura aproximada pré-pastejo de 25 cm associada a uma altura de resíduo de 15 cm, o que sugere que o manejo do pastejo desse cultivar deva ser realizado segundo uma frequência e uma intensidade maior de pastejo do que as normalmente utilizadas.

De uma maneira geral, o valor nutritivo da forragem consumida quando os pastejos são realizados com 95% de interceptação de luz é bastante estável e caracterizado por concentrações de proteína bruta da ordem de 14 a 18% e digestibilidade da matéria seca de 60 a 70% (Bueno, 2003; Difante, 2005), compatíveis, portanto, com níveis satisfatórios de desempenho para vacas leiteiras e animais de engorda. Resultados recentes com outros cultivares de *Panicum maximum*, como Tobiata, Massai e Atlas (Moreno, 2004), e com *Pennisetum purpureum* cv. Cameroon (Voltolini, 2006) ratificam e corroboram o padrão de resposta descrito, apontando para uma nova realidade e uma nova janela de oportunidades em termos de pesquisa e experimentação com plantas forrageiras tropicais. Maiores valores de valor nutritivo poderiam ser obtidos com interrupções na rebrotação dos pastos antes de 95% da interceptação de luz, uma vez que a tendência é a produção de perfilhos mais novos e com folhas mais jovens (Barbosa, 2004). Esta poderia ser uma estratégia pontual no sentido de maximizar o ganho de peso (ou produção de leite) em determinado período de tempo. Porém, o uso contínuo dessa estratégia poderia levar os pastos ao colapso, por reduzir a capacidade de rebrotação e reconstituição de reservas e redução no perfilhamento.

Referências bibliográficas

- BARBOSA, R. A. **Características morfofisiológicas e acúmulo de forragem em capim-tanzânia (*Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia) submetido a frequências e intensidades de pastejo.** Viçosa, MG, 2004. Tese (Doutorado em Zootecnia). Universidade Federal de Viçosa.
- BIRCHAM, J. S. & HODGSON, J. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. *Grass and Forage Science*, Oxford, v. 38, p. 323-31, 1983.
- BROUGHAM, R. W. Effects of intensity of defoliation on regrowth of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research*, v. 7, p. 377-87, 1956.

- 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.
- BUENO, A. A. O. **Características estruturais do dossel forrageiro, valor nutritivo e produção de forragem em pastos de capim-mombaça submetidos a regimes de desfolhação intermitente**. Piracicaba, SP, 2003. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens). Universidade de São Paulo: Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".
- CARNEVALLI, R. A. **Dinâmica da rebrotação de pastos de capim-mombaça submetidos a regimes de desfolhação intermitente**. Piracicaba, SP, 2003. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens). Universidade de São Paulo: Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".
- CHAPMAN, D. F. & LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: BAKER, M. J. (ed.). **Grasslands for our world**. SIR Publishing, Wellington, p. 55-64, 1993.
- 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. 851-8, 1982.
- DIFANTE, G. S. **Desempenho de novilhos, comportamento ingestivo e consumo voluntário em pastagem de *Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia**. Viçosa, MG, 2005. Tese (Doutorado em Zootecnia). Universidade Federal de Viçosa.
- DURU, M. & DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. *Annals of Botany*, v. 85, p. 645-53, 2000a.
- DURU, M. & DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals of Botany*, v. 85, p. 635-43, 2000b.
- FRICKE, W.; McDONALD, A. J. S. & MATTSON-DJOS, L. Why do leaves and cells leaf of N-limited barley elongate at reduced rates? *Planta*, v. 202, p. 522-30, 1997.
- FOURNIER, C. et al. A functional-structural model of elongation of the grass leaf and its relationships with the phyllochron. *New Phytologist*, v. 166, p. 881-94, 2005.
- GASTAL, F. & NELSON, C. J. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiology*, v. 105, p. 191-7, 1994.
- GOMIDE, J. A.; GOMIDE, C. A. M. Utilização e manejo de pastagens. In: MATTOS, W. R. S. et al. (eds.). **A produção animal na visão dos brasileiros**. Piracicaba, SP: Fealq, 2001, p. 808-25.
- GRANT, S. A.; BARTHURAM, G. T.; TORVELL, L.; KING, J. & ELSTON, D. A. Comparison of herbage production under continuous stocking and intermittent grazing. *Grass and Forage Science*, v. 43, n. 5, p. 29-39, 1988.
- HODGSON, J. **Grazing management-science into practice**. Essex, England, Longman Scientific & Technical, 1990. 203p.
- HODGSON, J. The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pastures. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 15., Kyoto, 1985. **Proceedings...** Nishi-Nasuno: Japanese Society of Grassland Science, 1985, p. 63-7.
- HODGSON, J. & DA SILVA, S. C. Options in tropical pasture management. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 39., 2002, Recife. **Anais...** Recife: SBZ, 2002, p. 180-202.
- HUNT, L. A. Some implications of death and decay in pasture production. *Journal of the British Grassland Society*, v. 20, p. 27-31, 1965.
- KING, J.; SIM, E. & GRANT, S. A. Photosynthetic rate and carbon balance of grazed ryegrass pastures. *Grass and Forage Science*, v. 39, p. 81-92, 1984.
- KORTE, C. J.; WATKIN, B. R. & HARRIS, W. Effects of the timing and intensity of spring grazings on reproductive development, tillering, and herbage production of perennial ryegrass dominant pasture. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, v. 27, p. 135-49, 1984.
- LANGER, R. H. M. **How grass grow**. London: The Institute of Biological Studies, 1972. 60p. (Studies in Biology).
- LEMAIRE, G. Ecophysiology of grasslands: dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. In: GOMIDE, J. A.; MATTOS, W. R. & DA SILVA, S. C. (eds.). XIX INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19., São Pedro, 2001. **Proceedings...** Piracicaba, SP: Fealq, 2001, p. 29-37.
- LEMAIRE, G. & AGNUSDEI, M. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A. et al. (eds.). **Grassland ecophysiology and grazing ecology**. CAB International, p. 265-88, 2000.
- LEMAIRE, G. & CHAPMAN, D. Tissue fluxes in grazing plant communities. In: HODGSON, J. & ILLIUS, A. W. (eds.). **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996, p. 3-36.
- LAWLOR, D. W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany*, v. 53, n. 370, p. 773-87, 2002.
- MacADAM, J. W.; VOLENEC, J. J. & NELSON, C. J. Effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology*, v. 89, p. 549-56, 1989.
- MAEDA, S. & YONETANI, T. Optimum cutting stage of forage plants. II. Seasonal changes in CGR and average productivity in Italian ryegrass population. *Journal of Japanese Society of Grassland Science*, v. 24, p. 10-6, 1978.
- MORENO, L. S. B. **Produção de forragem de capins do gênero *Panicum* e modelagem de respostas produtivas e morfofisiológicas em função de variáveis climáticas**. Piracicaba, SP, 2004. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens). Universidade de São Paulo: Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".
- MCCREE, K. J. & TROUGHTON, J. H. Non existence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions. *Plant Physiology*, v. 41, p. 1615-22, 1966.
- NABINGER, C. Eficiência do uso de pastagens: disponibilidade e perdas de forragem. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 14., Piracicaba, 1997. **Anais...** Piracicaba, SP: Fealq, 1997, p. 213-51.
- PARSONS, A. J. The effects of season and management on the growth of grass swards. In: JONES, M. B. & LAZEMBY A. (eds.). **The grass crop: the physiological basis of production**. London: Chapman & Hall, 1988, p. 129-77.

- 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.
- 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, 1988a.
- PARSONS, A. J.; JOHNSON, I. 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, 1988b.
- 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. 762-9, 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. 770-4, 1980b.
- 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.
- SARMENTO, D. O. L. **Produção, composição morfológica e valor nutritivo da forragem em pastos de *Brachiaria brizantha* (Hochst ex A. Rich) Stapf. cv. Marandu submetidos a estratégias de pastejo rotativo por bovinos de corte.** Piracicaba, SP, 2007. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens). Universidade de São Paulo: Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".
- SCHNYDER, R. H. et al. An integrated view of c and n uses in leaf growth zones of defoliated grasses. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A.; CARVALHO, P. C. F. & NABINGER, C. (eds.). **Grassland ecophysiology and grazing ecology.** CABI Publishing, CAB International, Wallingford, Oxon OX10 8DE, UK, 2000. p. 41-60.
- SKINNER, R. H. & NELSON, C. J. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. **Crop Science**, v. 35, n. 1, p. 4-10, 1995.
- SMETHAM, M. L. The management of pastures for grazing. **Outlook on Agriculture**, v. 24, n. 3, p. 167-77, 1995.
- SUPLICK, M. R. et al. Switchgrass leaf appearance and lamina extension rates in response to fertilizer nitrogen. **Journal of Plant Nutrition**, v. 25, n. 10, p. 2115-27, 2002.
- TAINTON, N. M. Effects of different grazing rotations on pasture production. **Journal of the British Grassland Society**, v. 29, p. 191-202, 1974.
- VALENTINE, I. & MATTHEW, C. Plant growth, development and yield. In: WHITE, J. & HODGSON, J. (eds.). **New Zealand pasture and crop science.** Auckland: Oxford University Press, 1999. p. 11-27.
- VOLTOLINI, T. V. **Adequação proteica em rações com pastagens ou com cana-de-açúcar e efeito de diferentes intervalos entre desfolhas da pastagem de capim-elefante sobre o desempenho lactacional de vacas leiteiras.** Piracicaba,

- SP, 2006. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens). Universidade de São Paulo: Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".
- 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. 290-7, 1984.