

# PRINCÍPIOS DE MANEJO E PRODUTIVIDADE DE PASTAGENS

Prof. Carlos Nabinger<sup>4</sup>

## INTRODUÇÃO

O produto animal que chega até o consumidor na forma de leite, carne, lã, couro, etc. provém em grande parte dos animais herbívoros e, dentre estes, a maior proporção é representada pelos ruminantes. A capacidade que possui esta categoria de animais em particular, de transformar produtos da natureza que não podem ser utilizados diretamente na alimentação humana em alimento de alta qualidade nutricional é um atributo pouco reconhecido pelos consumidores urbanos em geral. Este produto animal obtido em pastagens é o resultado de um processo de utilização da energia solar pelas plantas para formação da biomassa vegetal através do processo da fotossíntese e da transformação desta em produto animal através da ingestão e digestão das plantas consumidas. Especialmente no caso dos ruminantes a presença de bactérias no rúmen os capacita a digerir materiais que normalmente não o são pelos monogástricos, daí sua importância como transformadores de alimentos pouco úteis na dieta humana, mas que são produzidos na natureza. Isto é particularmente importante em locais que não podem, por razões ecológicas, serem utilizadas para outros propósitos como por exemplo a produção de grãos.

A produção de alimentos, e outros produtos úteis ao homem, a partir dos herbívoros não pode, no entanto, ser o resultado de um processo de colheita das plantas pelo animal de forma completamente aleatória. Este processo de colheita que é o pastejo necessita ser controlado pois se de um lado as plantas crescem utilizando a energia solar, água e nutrientes fornecidos pelo solo, por outro lado este crescimento é constantemente influenciado pela ação do animal através da remoção de folhas pelo pastejo, da seletividade deste, do pisoteio e das dejeções. Produzir produto animal originário dos herbívoros torna-se portanto uma atividade altamente especializada, onde é necessário entender não apenas o processo de transformação do pasto em produto animal mas sobretudo entender e controlar o processo de crescimento que resulta na produção do pasto. Também é necessário saber manejar a densidade de animais por área de modo a controlar a oferta diária de pasto por animal na quantidade e qualidade necessária para atingir um determinado objetivo de produção de forma sustentável.

Neste artigo trataremos de abordar fundamentalmente as relações clima-solo-planta-animal que determinam a produção primária e a produção colhível das pastagens. Mas esta abordagem será feita sempre sob uma ótica eco-fisiológica, de modo a entender os princípios do funcionamento do sistema, para então raciocinar em termos de alterações no manejo ou tomar decisões relativas a investimentos em insumos. Por esta razão não pretendemos simplesmente transmitir receitas prontas e nem sempre aplicáveis a situações particulares, mas obrigar a uma reflexão mais científica e menos empírica.

## A PASTAGEM ENTENDIDA COMO UM ECOSISTEMA PASTORIL

A produção animal a partir do uso de pastagens implica, no contexto atual, na interferência do homem no sentido de utilizar conhecimentos que permitam: a) garantir a perenidade do ecossistema existente, seja ele baseado essencialmente nos recursos primários naturais (formações naturais como os campos do sul do País, cerrado, caatinga, etc.) ou em diferentes graus de alteração destes recursos primários (pastagens naturais melhoradas por limpeza, adubação, introdução de espécies, etc.) ou mesmo "construídos" pelo próprio homem (pastagens cultivadas); b) assegurar um compromisso entre a oferta de quantidade e qualidade de forragem compatível com a produção animal pretendida e permitida pelo meio; c) simplificar e reduzir custos ou aumentar a margem líquida.

A condição primeira para atingir estes objetivos é a compreensão de que qualquer pastagem, natural, melhorada ou cultivada, deve ser entendida como um ecossistema (Figura 1), cuja estrutura é formada por componentes bióticos, representados pelas plantas e animais e outros seres vivos, e componentes abióticos como o solo e a atmosfera. Do equilíbrio destes

<sup>4</sup> Prof. Adjunto, Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da UFRGS  
Av. Bento Gonçalves 7712, 91.501-970 Porto Alegre, RS. E-mail: Nabinger@vortex.ufrgs.br

componentes bióticos e abióticos depende a sustentabilidade do ecossistema. Por esta razão, qualquer ação do homem visando a sua exploração deve ser feita a partir de uma abordagem sistêmica que considere a necessária interação destes fatores. É fundamental também que se considere que alguns destes fatores são passíveis de controle (intensidade de desfolha, disponibilidade de nutrientes, água em certa medida, etc..) enquanto que outros, ao menos até o momento, são incontroláveis ou seja, não podem ser modificados pela ação do homem (radiação solar, temperatura, precipitação).

A existência de fatores não controláveis, torna ainda mais importante que se conheça a potencialidade da produção forrageira permitida pelo clima e pelas principais limitações edáficas pois este é pré-requisito essencial ao desenvolvimento de qualquer estratégia de produção animal baseada em pastagens. Além de conhecer as grandes leis que determinam a ação do meio sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas é preciso que se conheça: quanto da biomassa produzida é consumida; qual a eficiência de transformação em produto animal; qual o efeito do pastejo sobre os "mecanismos de captura" dos recursos do meio pelas plantas, representados basicamente pela quantidade de folhas (captura da radiação incidente) e de raízes (captura de água e minerais) assim como sobre os "mecanismos de persistência" das espécies que compõem a pastagem.

Um sistema ecológico ou ecossistema é definido como um conjunto de organismos vivendo em associação com seu ambiente químico e físico. Implica, portanto, em interrelação ou interdependência entre os vários componentes do ecossistema (Odum, 1971). Os componentes vivos (bióticos) do sistema ecológico, representados pelas plantas, animais e microorganismos, são classificados de acordo com sua estratégia para utilizarem energia e nutrientes a partir dos componentes não vivos (abióticos) do sistema. As duas estratégias mais comuns são o **autotrofismo** (auto-nutrição) e o **heterotrofismo** (nutrição a partir de outros organismos). Os organismos autótrofos, também chamados **produtores**, utilizam a energia fornecida pela radiação solar através do processo da fotossíntese, enquanto os heterótrofos, ou **consumidores** adquirem a energia necessária através da ingestão de outros organismos. Os componentes abióticos são representados pelo meio físico e químico e representam a fonte primária de energia (radiação solar) e de materiais estruturais (CO<sub>2</sub>, água e nutrientes) necessários para converter a energia solar em energia química.

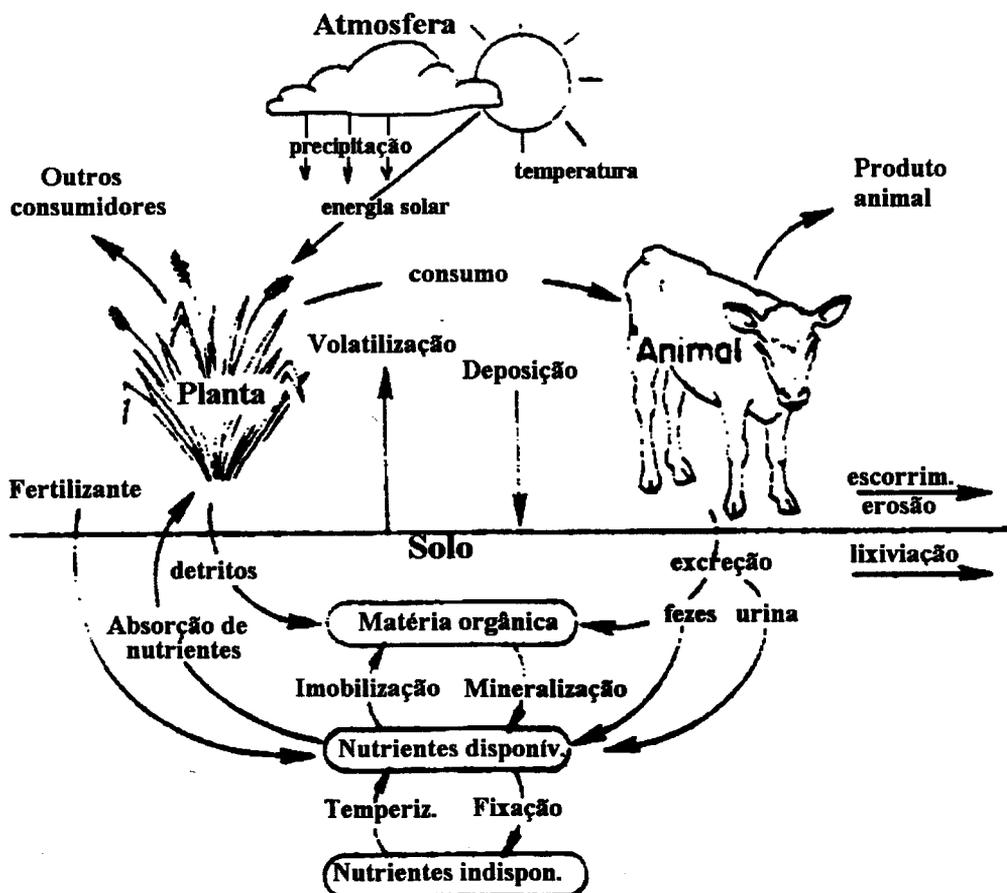


Figura 1. Representação simplificada dos componentes de um ecossistema pastoril. (adaptado de Wilkinson e Lowrey, 1973)

Os componentes abióticos do sistema são o resultado de uma "oferta" do meio, sendo portanto uma conseqüência do clima predominante na região, que determina o nível de radiação solar e de água (intensidade e distribuição das chuvas) disponíveis, enquanto o solo representa a fonte de nutrientes e também de água ao atuar como um reservatório. Esta oferta necessita, no entanto ser captada, e os únicos organismos superiores capazes de realizá-la são os seres autotróficos representados no caso pelas plantas através das folhas (mecanismo de interceptação da energia solar incidente e absorção do  $\text{CO}_2$  atmosférico) e das raízes (mecanismo de absorção da água e dos minerais). Uma consideração importante é o fato de que as ofertas de água e minerais podem ser, até certo ponto, armazenadas no próprio meio abiótico enquanto que a oferta de energia necessita ser captada imediatamente e só pode ser armazenada nos componentes bióticos. Isto significa que se não houver área de folhas para interceptar a radiação disponível esta é perdida e não pode mais ser utilizada.

Uma vez que a oferta do meio é interceptada (luz) e absorvida ( $\text{CO}_2$ , água e minerais), esta é sintetizada em compostos orgânicos que são repartidos para formar as diversas partes da planta. Assim, são formadas novas estruturas de captação e absorção e também os órgãos mais permanentes da planta que garantem sua perenidade e/ou órgãos de dispersão (sementes) que garantem sua permanência. Forma-se desta maneira, o que se chama de **produtividade primária**, a qual, por sua vez constitui a matéria prima para os organismos heterotróficos do sistema, que no nosso caso, são representados principalmente pelos herbívoros. Esta matéria prima primária nada mais é do que a oferta do meio abiótico ( $\text{CO}_2$ , minerais,...) transformada pelos organismos bióticos autotróficos (as plantas) em produtos que podem ser agora assimilados pelos heterotróficos (os herbívoros).

Esta nova "oferta" também necessita ser "capturada" pelos herbívoros que a realizam através do processo de pastejo. A posterior transformação destes compostos ingeridos, através da síntese dos compostos orgânicos animais, gera o produto animal, repartido em músculos, sangue, gordura, ossos, leite, etc.. Têm-se desta forma uma segunda "oferta" de produtos

transformados a partir da oferta inicial do meio abiótico. Esta segunda oferta é a que nos interessa como produtores de produto animal e constitui a **produtividade secundária**. Evidentemente esta cadeia trófica poderia ser ampliada se tivéssemos por exemplo os carnívoros alimentado-se dos herbívoros dentro do sistema pastoril considerado. Mas isso não acontece porque o produto animal é normalmente exportado do sistema.

De qualquer forma é importante considerar que mesmo que a cadeia trófica seja representada praticamente por apenas dois níveis (pasto e herbívoro), as perdas que ocorrem dentro de cada nível e sobretudo na passagem do nível autotrófico para o nível heterotrófico são consideráveis. Sem entrar no detalhe da quantificação destas perdas cabe lembrar primeiramente como elas ocorrem, para que possamos mais tarde entender as formas de minimizá-las. As primeiras perdas decorrem da ineficiência de utilização da energia solar disponível, seja porque uma parte da radiação é refletida novamente para a atmosfera, seja porque a superfície de captação (área de folhas) é limitada, ou ainda porque o processo de fotossíntese é limitado por outros determinantes do meio como água e temperatura ou disponibilidade de minerais. Outras perdas ainda decorrem do natural processo de senescência devido ao envelhecimento das plantas e durante o processo de funcionamento das mesmas (respiração e transpiração).

O segundo e importante nível de perdas ocorre durante o processo de captação da produtividade primária através do pastejo. Isto é decorrência do processo de seletividade que os animais exercem sobre plantas e/ou partes da planta e ainda do pisoteio e acúmulo de dejeções, mas, sobretudo porque boa parte da produção primária é formada por partes das plantas inacessíveis aos animais como raízes, rizomas, etc.

Finalmente, a própria passagem de um nível trófico a outro (planta a animal) determina perdas substanciais pois grande parte da energia ingerida é utilizada na manutenção corporal e outra é perdida na forma de gases, urina e fezes. Ainda é importante considerar o papel de um segundo componente biótico que são os microorganismos transformadores (decompositores), representados principalmente pelos fungos, bactérias, insetos, minhocas, etc, que utilizam como fonte de energia a matéria orgânica perdida nos diferentes níveis, atuando como recicladores do sistema.

Vemos, portanto, que o funcionamento da pastagem como um sistema ecológico é regido por alguns princípios básicos determinantes dos diferentes níveis tróficos de produtividade e que devem ser bem entendidos para que possam ser adequadamente manejados pelo homem. Estes princípios podem ser resumidos em:

1. O funcionamento do sistema depende fundamentalmente de um *fluxo de energia* cuja "entrada" no sistema depende da disponibilidade de radiação solar;
2. A "captura" da energia incidente depende de uma superfície de captação (folhas), cujo tamanho e cuja eficiência de transformação da energia solar em energia química depende da *disponibilidade de nutrientes* assegurada pela absorção (raízes) e *reciclagem de nutrientes* no sistema.
3. O pastejo afeta ambos processos: o fluxo de energia ao "remover" superfícies de captação; o ciclo de nutrientes ao acelerar a mineralização e a disponibilidade de nutrientes através de sua retirada via produto animal.

## FLUXO DE ENERGIA

O fluxo de energia dentro do sistema pastoril compreende o captura inicial da energia solar pela vegetação, que a converte em energia química pela fotossíntese nas células clorofiladas das plantas. A ingestão desta vegetação pelos herbívoros determina a conversão da energia capturada pelas plantas em produto animal. Na ausência de herbívoros, a energia capturada e transformada pelas plantas é transferida para os decompositores após a senescência (Figura 2).

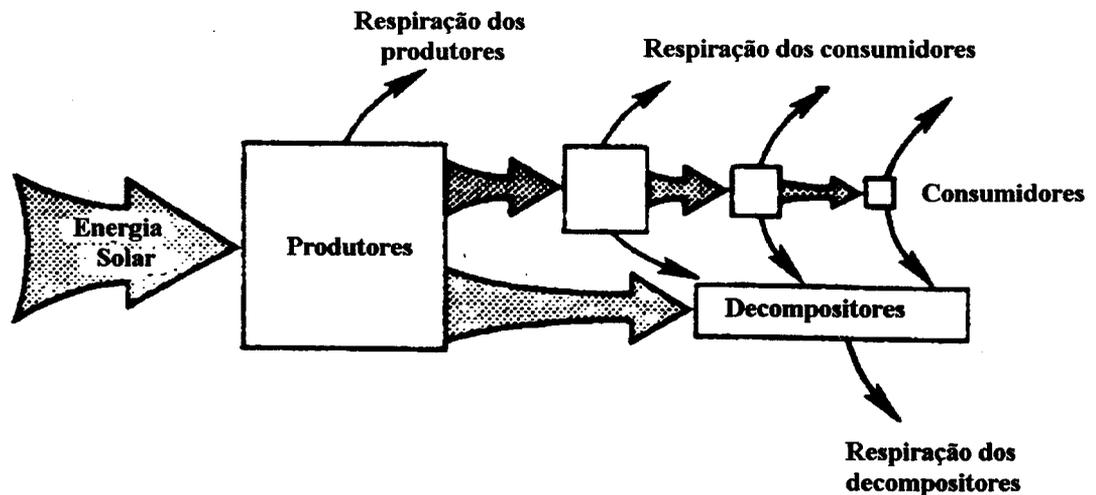


Figura 2. Representação simplificada do fluxo de energia num ecossistema (Whittaker, 1972, citado por Briske e Heitshmidt, 1991).

O papel fundamental da radiação solar advém do fato que mais de 90% do peso seco das plantas provém diretamente da assimilação fotossintética do carbono. A fração mineral absorvida do solo pelas raízes representa somente 6 a 9% do peso seco total da planta (Armstrong, 1948, citado por Robson *et al.*, 1988). Entender o processo de fotossíntese das comunidades vegetais e os fatores que o afetam, torna-se assim um imperativo para que se possa otimizar a produção primária de um ecossistema qualquer.

A capacidade de um sistema pastoril produzir biomassa pode parecer ilimitada se considerarmos o imenso e contínuo suprimento de energia solar. Entretanto, a produtividade primária (biomassa vegetal/área/tempo) é muito baixa na maioria dos ecossistemas naturais ou cultivados. Com efeito, conforme veremos adiante, uma ínfima porção da energia incidente é efetivamente transformada em produtividade primária e muito menos ainda em produtividade secundária.

A produtividade primária é limitada basicamente por duas categorias de "restrições ecológicas". A primeira restrição diz respeito à qualidade da radiação solar que atinge a superfície da terra. Apenas cerca de 45% desta energia está compreendida na região do espectro da radiação que é efetivo para a fotossíntese (PAR = radiação fotossinteticamente ativa = 400 a 700 nm). Os restantes 55% do espectro não são convertidos em energia química, não formando biomassa. Ainda assim esta fração é importante para o ecossistema ao ser absorvida na forma de energia calórica pela atmosfera, solo e vegetação, gerando o ambiente térmico necessário às reações de síntese e para movimentar o ciclo hidrológico e de nutrientes.

A segunda categoria de restrições ecológicas que limitam a produtividade primária envolve a disponibilidade de outros fatores abióticos cujo nível pode impedir a máxima captação da energia solar. Água, temperatura e nutrientes freqüentemente limitam o desenvolvimento da área de folhas necessária para a máxima captação da radiação fotossinteticamente ativa incidente. Assim, por exemplo, no período seco em regiões semi-áridas praticamente não existe vegetação com folhas vivas devido à deficiência hídrica, enquanto que em regiões temperadas, as baixas temperaturas do inverno limitam ou impedem o crescimento e desenvolvimento foliar. Deste modo, toda ou pelo menos boa parte da radiação incidente nestes períodos não é capturada e portanto não resulta em formação de biomassa. Ainda mais freqüentes são as limitações impostas pelos fatores abióticos à máxima taxa de fotossíntese, como é o caso da baixa disponibilidade hídrica e o baixo nível de nutrientes disponíveis. Assim, embora a eficiência de conversão de uma folha individual numa situação ideal em termos de temperatura, água e nutrientes possa chegar a 20% (Lawlor, 1987), estima-se que menos de 1% da energia solar incidente anualmente na superfície terrestre é transformada em energia química pela vegetação (Lewis, 1969; Begon *et al.*, 1986).

Por sua vez, a produtividade secundária (produto animal/área) que é limitada pela disponibilidade de produção primária também é limitada por duas grandes categorias de restrições. A primeira concerne à incapacidade dos herbívoros consumirem toda a produção primária produzida. A produção primária varia grandemente no tempo e no espaço tornando

difícil adequar a densidade de animais à flutuação na oferta de forragem. Desta forma, uma parte da produção primária que excede a demanda dos animais acaba senescendo algum tempo após a sua produção. Além do mais, a maior parte da produção primária constitui-se de partes não acessíveis aos herbívoros, tais como raízes, coroa, rizomas e estolões, que podem representar 60 a 80% da produção primária total de biomassa (Sims e Singh, 1978; Stanton, 1988).

A segunda categoria de restrições à produtividade secundária é a qualidade nutritiva da produção primária. Esta é dependente das espécies presentes na comunidade vegetal mas também da fração da planta que é considerada e da sua idade, sendo também afetada pela disponibilidade de nutrientes. Mas, independentemente da qualidade da forragem, uma parte substancial da energia ingerida pelos herbívoros é perdida como metano (nos ruminantes), urina e fezes e, uma porção importante da energia metabolizável é utilizada no metabolismo basal. Desta forma, conforme se pode melhor visualizar na figura 3, somente cerca de 10% da energia ingerida resta disponível para a produção animal (Rode et al., 1986).

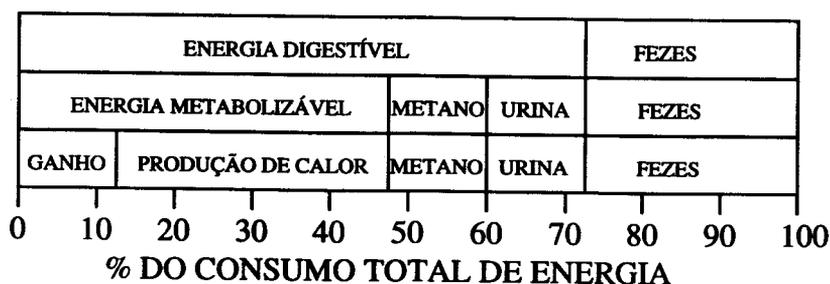


Figura 3. Representação esquemática da repartição da energia consumida pelo herbívoro em pastejo, com forragem de boa qualidade.

O dilema básico da exploração dos ecossistemas pastoris através do uso de herbívoros é a impossibilidade de otimizar a interceptação e a conversão da energia solar em produção primária simultaneamente com a máxima eficiência de colheita (Parsons et al., 1983). Pastejo severo assegura que a produção primária disponível seja eficientemente colhida mas pode reduzir a produção posterior via subsequente redução na captura da energia solar devido à diminuição na área foliar. Por outro lado, um pastejo muito leve pode permitir a maximização da produção primária mas uma grande proporção não é consumida pelos herbívoros e acaba senescendo, não sendo, portanto, transformada em produto animal.

A influência da intensidade do pastejo no fluxo de energia no sistema pode ser ilustrado na tabela 1, obtida a partir dos resultados de um experimento conduzido na EEA/UFRGS, no Rio Grande do Sul, onde se estudou o efeito de diferentes pressões de pastejo (PP) sobre o desempenho da pastagem nativa e dos animais (Maraschin et al, 1997)). A pastagem foi utilizada em pastejo contínuo entre meados de setembro e meados de maio durante cinco anos. A produção média anual de matéria seca aérea foi de 2075, 3488, 3723 e 3393 kg/ha para as pressões de pastejo de 4, 8, 12 e 16 kg de MS/100 kg de PV/dia respectivamente. Os respectivos ganhos de peso vivo no período foram de 78.1, 132.5, 145.3 e 116.5 kg/ha, para as respectivas pressões de pastejo. Os valores de energia contida na parte aérea da pastagem e no peso vivo adquirido foram obtidos pela multiplicação dos seus valores por 19.7 e 23.5 MJ/kg respectivamente (Golley, 1961; Odum, 1971). Considerou-se a radiação global e a radiação fotossinteticamente ativa normais para o período. As eficiências de conversão representam o quociente entre os valores energéticos considerados, multiplicado por 100.

PAR

15-3000

62,7x10<sup>6</sup> MJ / ano ha

Tabela 1. Efeito da intensidade do pastejo sobre o fluxo e a eficiência de transformação de energia numa pastagem natural no sul do Brasil.

Intensidade de pastejo (kg/MS disponível /100 kg PV/dia)	4 %	8 %	12%	16 %
Componentes do sistema	Conteúdo de energia			
<b>Energia solar</b>				
Total (MJ/ha)	48.000.000			
PAR (MJ/ha)	20.600.000			
<b>Prod. primária aérea (MJ/ha)</b>	40.877	68.71	73.34	66.84
		4	3	2
<b>Prod. secundária (MJ/ha)</b>	1.835	3.114	3.415	2.738
	<b>Eficiência transformação (MJ/MJ)</b>			
PAR/Prod. primária aérea	0.20	0.33	0.36	0.32
PAR/Prod. secundária	0.009	0.015	0.017	0.013
Prod. primária/Prod. secund.	4.48	4.53	4.66	4.10

20 265.000  
MJ/ha/2

Os valores energéticos decrescentes a partir da energia incidente, em cada nível de transformação, mostram claramente a baixa eficiência do processo de transferência dentro do sistema, mas também revela o tremendo potencial que práticas de manejo tão simples como o melhor ajuste da carga animal pode representar para melhorar esta eficiência. A maior oferta de forragem em baixas pressões de pastejo, ao permitir uma maior sobra de forragem, determina necessariamente uma maior área foliar residual, o que explica o crescente efeito na eficiência de transformação da PAR incidente em produção primária, aumentada em mais de 50% ao passarmos de uma PP de 4% para 8% ou mais. Já a eficiência de transformação da PAR incidente em produção secundária, ou seja em carne, praticamente duplica na passagem de 4% a 12% voltando a níveis mais baixos com posteriores aumento na oferta por animal (16%) mas ainda assim superior à uma utilização mais intensa (4%). Isto agora é consequência da inevitável senescência da forragem não consumida que ocorre nestes níveis de oferta, que pode ser corroborado pela diminuição na eficiência da transferência da energia contida no pasto (produção primária) para energia contida no produto animal (produção secundária).

Estes baixos níveis de conversão de energia, que ainda diminui progressivamente com o nível trófico, são surpreendentemente altos em comparação aos valores citados para outros ecossistemas pastoris naturais, como os citados por Briske e Heitschmidt (1991), (0,22% de PAR a produção primária e 2,0% de produção primária a produção secundária) indicando que as condições edafo-climáticas mais favoráveis dos ecossistemas locais, devem condicionar a presença de espécies forrageiras de alto potencial. Com efeito, as pastagens naturais do sul do Brasil representam um ecossistema com rara diversidade de espécies (mais de 800 espécies de gramineas e mais de 200 espécies de leguminosas) e ainda mais rara associação de espécies C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>.

A baixa eficiência do fluxo de energia em ecossistemas pastoris naturais não deve levar a pensar que estes tenham um potencial insignificante para a produção. Substanciais aumentos na produção secundária podem ser obtidos apenas com modestos melhorias na eficiência ecológica que resultaria de estratégias de manejo adequadas. Briske e Heitschmidt (1991) estimam que se a eficiência de colheita combinada com a eficiência de conversão aumentasse apenas 0.01% seria possível aumentar a produção secundária mundial somente nos ecossistemas pastoris naturais em cerca de 75 bilhões de MJ. No caso do exemplo que aqui apresentamos, se considerarmos a existência de cerca de 12 milhões de hectares de pastagens naturais na região sul do Brasil, o aumento da eficiência aqui demonstrado através de uma utilização mais adequada destas pastagens possibilitaria aumentar a produção animal em cerca de 19 bilhões de MJ (800.000 t de carne/ano) somente nesta região e a custo zero. Mas isto requer uma forte conscientização por parte dos produtores e dos organismos que regulamentam a utilização da terra de que este aumento da eficiência só pode ser obtido com uma carga animal de menos de 400 kg de peso vivo por ha no período favorável e de menos de 200 kg/ha no período desfavorável (ver Maraschin neste mesmo simpósio). A utilização de cargas superiores a estas, não só estará

dilapidando um recurso fantástico que são as pastagens naturais do sul do Brasil, como também representa menor retorno econômico para o produtor, maior custo para o consumidor que estará pagando mais por um produto de qualidade inferior e, sobretudo o próprio governo estará arrecadando menos e, por consequência redistribuindo ainda menos para a sociedade.

## DISPONIBILIDADE E RECICLAGEM DE NUTRIENTES

A disponibilidade de nutrientes determina a eficiência com que os organismos adquirem e utilizam a energia solar incidente. Nutrientes essenciais como carbono, nitrogênio, fósforo, etc., integram os processos bioquímicos e as vias metabólicas dos organismos vivos que influenciam diretamente a captura e o fluxo de energia no sistema. Assim, por exemplo, uma maior concentração de N nas folhas dos vegetais incrementa a taxa de fotossíntese e ao mesmo tempo representa um maior teor de proteína na dieta dos herbívoros, aumentando a eficiência de transformação do pasto em produto animal.

O pastejo afeta a reciclagem de nutrientes ao acelerar a mineralização devido a diminuição do tamanho das partículas vegetais através da mastigação e da ruminação e porque apenas uma pequena porção dos nutrientes consumidos é utilizada na produção de produto animal, sendo que a maior parte retorna ao sistema via urina em forma inorgânica imediatamente disponível ou através das fezes, formando compostos que necessitam ser mineralizados (Figura 1). Por esta razão, a concentração de nutrientes é mais alta em sistemas pastejados do que em sistemas não pastejados. Mas, o pastejo pode por sua vez aumentar as perdas por volatilização, lavagem e remoção como produto animal. Estas perdas, sobretudo a retirada via produto animal, podem alterar profundamente o equilíbrio do sistema pois a velocidade de mineralização normalmente não acompanha a demanda para o crescimento da pastagem mesmo em sistemas pastejados, mormente quando as limitações impostas por temperaturas extremas ou deficiência hídrica não são muito intensas. Desta forma, a disponibilidade de nutrientes constitui o fator universalmente mais limitante tanto em ecossistemas naturais como em ecossistemas cultivados.

Na produção animal as plantas e o solo como fontes de nutrientes devem ser considerados de uma forma amplamente ecológica sem que se imponham limites disciplinares entre as áreas de nutrição vegetal e animal, ecologia de comunidades e ecossistemas, microbiologia e ciência do solo. Tais limites tem levado a uma desafortunada fragmentação da literatura e da pesquisa tornando difícil uma abordagem sistêmica do problema da disponibilidade de nutrientes e sua dinâmica em sistemas pastoris.

Não nos alongaremos sobre o tema, que por si só poderia ser objeto de todo um simpósio, e colocaremos apenas algumas questões que nos parecem relevantes para a pesquisa.

O entendimento e identificação adequada do papel das micorrizas e da rizosfera das gramíneas nos parece ser uma estratégia essencial da pesquisa (Jeffrey, 1988), mormente nas áreas em desenvolvimento como é o caso do Brasil pois mesmo nos países desenvolvidos a agricultura intensiva de baixo insumo é uma realidade.

O contexto seguinte, do ponto de vista da nutrição mineral é a interface solo-planta, na qual o suprimento de íons depende das relações de troca da fase sólido-fase líquida. A produtividade de pastagens naturais manejadas depende fortemente da "disponibilidade" de íons e outros elementos. "Disponibilidade" não é simples de definir pois deve ser baseada num característico conjunto de mecanismos biológicos e hídricos da interface. A interação entre a variável disponibilidade de nutrientes e a dinâmica do crescimento é também complexa. O conceito de elementos "essenciais" também necessita ser revisado e visto num contexto fisiológico e ecológico (Jeffrey, 1988).

A longo prazo, o suprimento de íons ou elementos para a vegetação depende da continuidade do funcionamento do ecossistema pastoril como um todo. Os animais pastejadores e os decompositores são, em muitos aspectos, equivalentes na manutenção do fluxo de íons. Sua ação deve ser tão bem conhecida como a ação dos herbívoros.

## COMO SE FORMA A PRODUÇÃO DE UMA PASTAGEM?

A produtividade de uma comunidade vegetal pode ser entendida de diversas formas e isto tem freqüentemente determinado confusões e interpretações equivocadas até mesmo de resultados de pesquisa. Alguns conceitos necessitam, portanto, ser lembrados:

É necessário que se faça distinção entre produção primária, que corresponde ao acúmulo de biomassa elaborada pela pastagem e produção colhível, que corresponde apenas à biomassa presente na planta num dado momento. A diferença entre estas duas grandezas deve-se ao fato de que as folhas e, por conseqüência, as hastes das espécies forrageiras tem uma vida limitada e que o acúmulo de biomassa colhível é, na verdade, resultante de um fluxo de elaboração de novos tecidos foliares (produção primária) e de um fluxo de senescência e de decomposição dos tecidos foliares mais antigos.

Se acompanharmos a cinética de acúmulo da biomassa aérea de uma pastagem após uma desfoliação total, obteremos uma curva de crescimento (Figura 4): num primeiro tempo (I), esta curva de crescimento corresponde exatamente à produção primária pois as folhas mais velhas foram eliminadas por ocasião da desfoliação: não há mais senescência e, nestas condições podemos escrever que:

$$\text{Produção colhível} = \text{Produção primária}$$

Num segundo tempo (II), inicia-se a senescência das primeiras folhas formadas após a desfoliação e devemos escrever:

$$\text{Produção colhível} = \text{Produção primária} - \text{Senescência}$$

Finalmente, numa terceira etapa (III), há equilíbrio entre o surgimento e a morte de folhas; a produção colhível permanece agora mais ou menos constante. Atinge-se a produção teto ou máxima, que depende da densidade de hastes, do número de folhas vivas por haste e do tamanho das folhas. Estes parâmetros dependem simultaneamente do genótipo e das condições do meio. O número de folhas vivas por haste é uma característica genotípica relativamente independente das condições de crescimento, conforme veremos mais adiante.

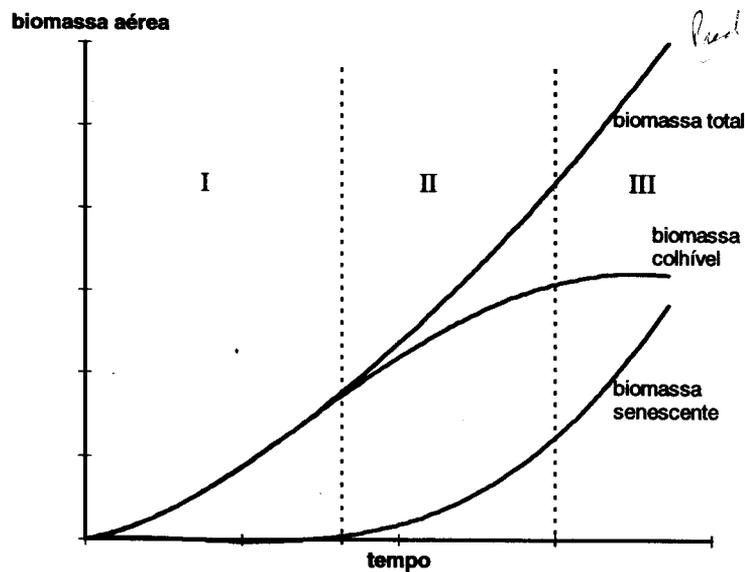


Figura 4. Evolução da produção primária e da produção colhível.

Ao atingir a fase reprodutiva, o alongamento das hastes acompanha a produção de folhas sobre as hastes que se tornaram reprodutivas. A duração de vida das hastes sendo sensivelmente maior do que a das folhas, a biomassa aérea continua a aumentar durante um período de tempo mais longo e é máximo assim que as hastes atinjam seu tamanho final, ou seja na floração. Em ausência de utilização, esta biomassa diminui então progressivamente com o desaparecimento sucessivo das folhas e depois com a senescência das próprias hastes, até que um novo equilíbrio se estabeleça com o surgimento de novas hastes na base das plantas e o crescimento de novas gerações de folhas. Trata-se, neste caso, da evolução da biomassa aérea de uma pastagem na ausência de qualquer utilização.

A figura 4 representa o caso particular de um rebrote após uma desfoliação total que suprimiu toda senescência de folhas durante um período igual à duração de vida de uma folha. Na realidade, a não ser em algumas situações particulares de utilização relativamente tardia e através de corte, as desfoliações sofridas pelas pastagens são sempre mais ou menos parciais, deixando uma quantidade mais ou menos importante de folhas. Estas folhas residuais continuam sua evolução após o corte. Existe então, ao se iniciar o rebrote, persistência de um fluxo de senescência tão mais importante quanto a desfoliação for menos severa. Neste caso, a curva de crescimento da biomassa aérea viva e, portanto, da biomassa colhível será resultante da diferença entre a produção primária e a senescência.

Desta forma, uma mesma produção primária pode conduzir a grandes diferenças em produção colhível, dependendo do modo de utilização. É portanto, fundamental, bem distinguir o "crescimento bruto" em matéria seca, que representa, na verdade a produtividade primária de uma pastagem, do "crescimento líquido", o qual é igual ao crescimento bruto diminuído das perdas por senescência e que representa, na verdade, a produtividade colhível. As quantidades de biomassa aérea acumuladas representam o crescimento líquido propriamente dito. Entretanto, num certo número de situações as perdas por senescência são desprezíveis e então será possível confundir crescimento bruto e crescimento líquido. Por outro lado, em outras situações, sobretudo em pastejo, a senescência pode representar até 50% da produção primária.

Por esta razão quando se comparam genótipos com diferentes taxas de emissão de folhas e diferentes tempos de duração de vida destas folhas estas características devem ser levadas em conta na determinação do momento do corte ou pastejo para avaliar suas produtividades. Assim, dois materiais podem ter a mesma produtividade primária mas se o intervalo entre cortes for o mesmo para os dois, por exemplo, mais próximo do tempo de duração de vida das folhas do genótipo de maior duração, a produção primária do outro genótipo estará sendo subestimada pois já terá havido senescência e desaparecimento de parte de suas folhas.

A produtividade primária deve ser analisada como o processo de base de elaboração da biomassa vegetal em função das diferentes variáveis do meio e das características genóticas da vegetação. No entanto, ainda é necessário distinguir:

- a produtividade primária total, que representa o total de tecidos aéreos e subterrâneos elaborados até um dado momento. Esta produtividade corresponde, de fato, ao fluxo líquido de entrada de carbono na vegetação.

- a produtividade primária aérea, que representa apenas a elaboração de tecidos da parte aérea e que corresponde ao processo de consumo de carbono assimilado pelos órgãos aéreos.

Estes processos de produtividade primária podem atualmente ser descritos quantitativamente por modelos de fotossíntese e de morfogênese, os quais são essencialmente dependentes das variáveis ambientais, conforme demonstraremos adiante.

Por sua vez, a produtividade colhível, necessita que se considere também os processos de senescência e de decomposição dos tecidos foliares.

Numa perspectiva de transformação da biomassa colhível em produto animal é essencialmente a biomassa viva que nos interessa. Daí o interesse em caracterizar adequadamente os mecanismos que controlam a decomposição e o desaparecimento deste material morto.

Todas estas definições não são novas pois são a base dos estudos de ecologia vegetal, entretanto, elas são com freqüência ignoradas ou "esquecidas" num bom número de estudos agrônômicos ou zootécnicos relativos a pastagens.

Como vimos, conhecer o processo de elaboração da produtividade primária das diferentes comunidades vegetais é o primeiro e essencial passo para o correto manejo dos ecossistemas forrageiros naturais ou cultivados, visando sua sustentabilidade e a otimização da produção animal.

No entanto, ainda é necessário que façamos distinção entre produtividade primária potencial e produtividade primária em condições limitantes.

A produtividade de uma população vegetal é determinada, a cada instante, pelo conjunto de fatores do meio capazes de agir sobre os processos elementares de elaboração da biomassa vegetal e pela resposta própria de cada componente genotípico da população.

Entre os fatores e condições do meio a considerar é útil distinguir, por razões agrônômicas, os fatores e condições suscetíveis de serem modificadas pelas práticas agrícolas, daquelas que não o são. Assim, é possível definir a produtividade potencial como aquela passível

de ser obtida quando todos os fatores modificáveis do meio são levados a um nível ótimo. Nestas condições a produtividade potencial é diretamente dependente dos fatores não modificáveis do meio. Quando um ou mais fatores modificáveis do meio são mantidos a um nível limitante, a produtividade real é reduzida, em relação à produtividade potencial, a um nível que é determinado pelo fator mais limitante. Assim, o conhecimento da produtividade potencial torna-se uma ferramenta indispensável para o estudo da ação dos fatores e condições do meio que podem ser modulados pelas práticas agrícolas.

Numa primeira abordagem pode-se admitir que os únicos fatores do meio que não podem ser modificados (na escala agrônômica) são a radiação e a temperatura. Na ausência de outras limitações, a primeira variável representa a oferta do meio e a segunda determina a demanda, uma vez que é o fator que comanda a morfogênese. Todos os demais fatores como nutrientes, água, etc., são passíveis de serem manipulados através das práticas agrônômicas.

Vamos então ver primeiramente como se acumula a biomassa vegetal como resultado da acumulação de órgãos na planta (folhas, hastes, raízes) e, posteriormente como a planta utiliza a energia solar para cumprir o programa de morfogênese que determina aquele acúmulo de biomassa.

## MORFOGÊNESE E ACÚMULO DA BIOMASSA

Uma vez que os herbívoros se alimentam das partes verdes das plantas, a disponibilidade de forragem deve ser entendida como a biomassa aérea viva acumulada durante o processo de crescimento das plantas que compõem a pastagem. Se as condições ambientais permanecem num nível ótimo, este processo de acúmulo é contínuo e constante enquanto não ocorrer senescência das partes mais antigas das plantas.

Em ausência de pastejo, e ainda em condições não limitantes ao crescimento, a velocidade com que ocorre este acúmulo de biomassa é função do tempo térmico<sup>5</sup> decorrido, uma vez que é a temperatura que regula a atividade meristemática. Esta consideração é fundamental pois se o crescimento de uma pastagem não pode ser medido pelo calendário humano também não o podemos utilizar para nortear práticas de manejo, a menos que as condições de temperatura e radiação sejam rigorosamente constantes ao longo do tempo e também não ocorram limitações hídricas e nutricionais.

Numa haste qualquer (figura 5), que representa a unidade funcional básica da pastagem, a velocidade com que suas folhas são fabricadas é relativamente constante, quando medida neste tempo térmico, ou seja, a quantidade de graus-dia necessária para formar uma folha é constante. Deste modo, o acúmulo de folhas sobre esta haste pode ser representada por uma função linear do acúmulo de graus-dia. O inverso do coeficiente angular desta regressão estima o filocrono, ou seja o intervalo de tempo térmico decorrido entre o aparecimento de duas folhas consecutivas ou, em outras palavras o tempo necessário para a formação de uma nova folha.

Cada folha surgida sobre uma haste representa, na verdade o surgimento de um novo fitômero. Este fitômero (figura 6) é constituído pelo nó, entrenó, gemas axilares, bainha e lâmina foliar no caso de gramíneas ou nó, entrenó, gemas axilares, estipula, pecíolo e folíolos, no caso de leguminosas, e representa a unidade básica de uma haste, a qual nada mais é que uma sucessão de fitômeros. Quando se fala em filocrono, que na verdade mede o surgimento de folhas, estamos a rigor estimando a taxa de surgimento de fitômeros. A importância deste conhecimento reside no fato de que o acúmulo de massa numa haste é decorrente do acúmulo de fitômeros e do seu desenvolvimento individual (expansão foliar, alongamento e engrossamento dos nós e entrenós. Além do mais, qualquer planta adulta é constituída de várias hastes, mas estas originaram-se de gemas contidas nos fitômeros da haste primária ou seminal no início do desenvolvimento da planta. Assim, é possível também esperar que uma vez que a velocidade de surgimento dos fitômeros de uma haste qualquer é constante em termos de tempo térmico, também o surgimento dos perfilhos ou ramificações sobre esta haste seja constante, conforme sugerem Klepper *et al.* (1982). Uma única planta pode apresentar várias gerações de perfilhos ou

<sup>5</sup> As plantas não reconhecem o calendário humano, pois seus processos de desenvolvimento são controlados pela temperatura. Desta forma o uso do conceito de graus-dia permite integrar ao calendário humano uma unidade de tempo às quais as plantas são sensíveis quais sejam as temperaturas às quais as plantas estão expostas a cada dia. Normalmente se utiliza o conceito de graus-dia que, segundo OMETTO (1981) é uma « avaliação simplificada da energia que está à disposição da planta a cada dia » e « representa um acúmulo diário de energia acima de uma condição mínima e abaixo da máxima exigida pela planta » (temperaturas de base). Quando as temperaturas diárias estão dentro da faixa compreendida entre as temperaturas de base, (Tb) o cálculo é simplificado e  $GD = (T_{mas} + T_{min})/2$  e quando  $T_b < T_{min}$   $GD = (T_{min} - T_b) + (T_{max} - T_{min})/2$ , ou se  $T_b > T_{min}$   $GD = (T_{max} - T_b)^2 / (T_{max} - T_{min})$ .

ramificações pois cada gema axilar pode potencialmente formar um perfilho ou uma ramificação. A produção de novos perfilhos e de suas folhas é altamente sincronizada com a formação das folhas na haste que lhes deu origem, o que determina um padrão de surgimento altamente previsível. Desta forma, o potencial de perfilhamento ou de ramificação de um genótipo é determinado pela sua velocidade de emissão de folhas pois a cada folha formada corresponde a geração de uma ou mais gemas axilares.

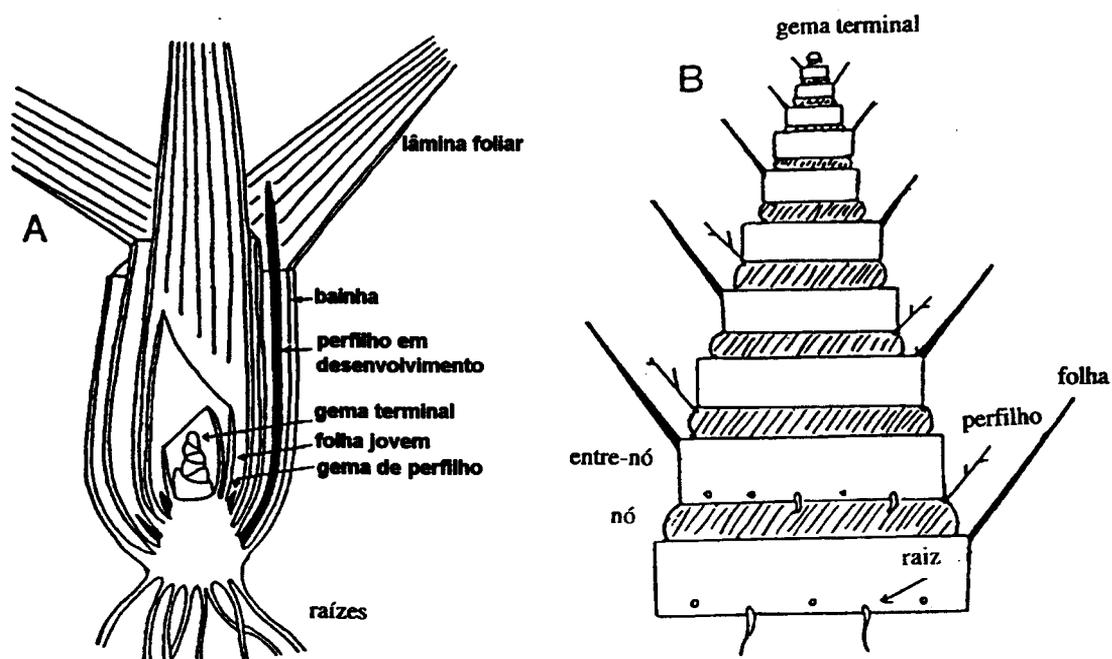


Figura 5. Corte esquemático de uma haste de gramínea no estágio vegetativo. (A) (Jewis, 1972) e sua interpretação (B) (Gillet, 1980)

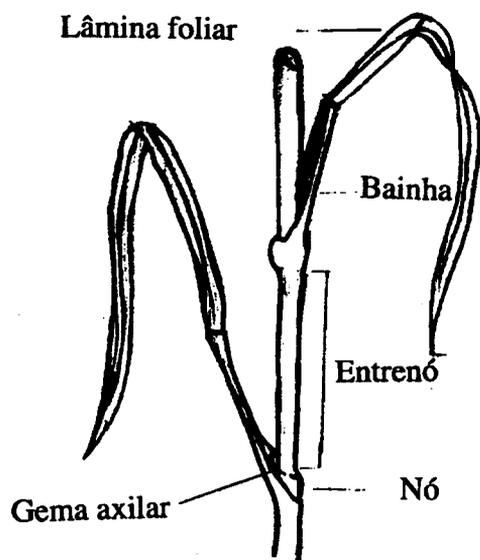


Figura 6. Fitômero de uma gramínea e seus componentes.

Uma pastagem é formada por uma população de plantas cada uma apresentando as características de desenvolvimento acima descritas. O *acúmulo de biomassa aérea por área* é, portanto, resultante da integração do desenvolvimento de todas as hastes que compõem as plantas desta população.

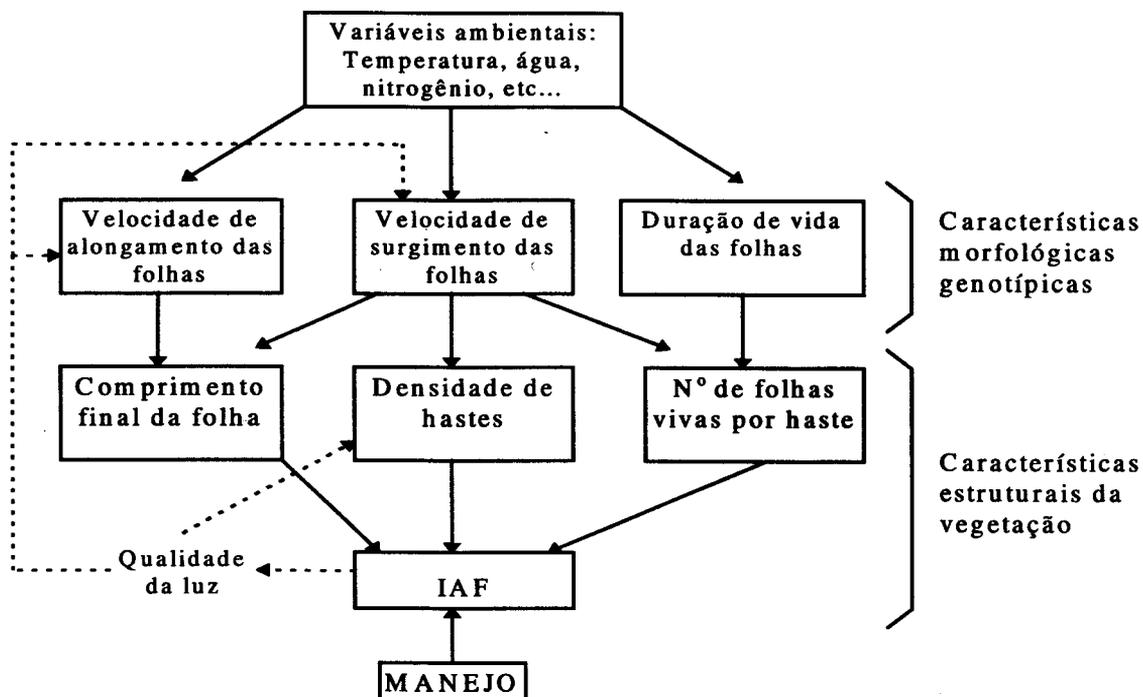


Figura 7. Diagrama esquemático das relações entre as principais características morfológicas das forrageiras e as características estruturais da pastagem (Lemaire, 1997).

Numa pastagem em crescimento vegetativo na qual aparentemente apenas folhas são produzidas (pois ainda não há alongamento dos entrenós) a morfogênese pode ser descrita por três características básicas: taxa de surgimento de folhas (TSF), taxa de alongamento das folhas (TAF) e duração de vida da folha (Chapman e Lemaire, 1993). Estas características são determinadas geneticamente, mas são influenciadas por variáveis ambientais como temperatura, disponibilidade hídrica e de nutrientes. Conforme a figura 7, a combinação destas variáveis morfológicas básicas determina as principais características estruturais das pastagens:

- *Tamanho da folha*, que é determinada pela relação entre TAF e TSF, uma vez que a duração do período de expansão de uma folha é uma fração constante do intervalo de aparecimento ou seja do filocrono (Robson, 1967; Dale, 1982);

- *Densidade de perfilhos*, que é parcialmente relacionada com TSF, que por seu lado determina o número potencial de sítios para o surgimento de perfilhos (Davies, 1974). Desta forma, genótipos com alta TSF apresentam alto potencial de perfilhamento e assim determinam uma pastagem com uma densidade de perfilhos mais elevada do que aquelas com baixa TSF.

- *Número de folhas vivas por perfilho*, que é o produto da TAF pela duração de vida das folhas.

Assumindo que, para um dado genótipo há uma relação constante entre área por folha e comprimento da folha, o produto das três características estruturais da pastagem determina o seu IAF.

TSF desempenha o papel central na morfogênese, e por conseqüência, no IAF, pois influencia diretamente cada um dos três componentes da estrutura da pastagem como se pode ver na Figura 7. A TSF é diretamente influenciada pela temperatura, conforme já descrito, e pouco é afetado pela deficiência de nitrogênio em gramíneas temperadas (Lemaire, 1988), e é relativamente afetada pela disponibilidade hídrica em leguminosas temperadas (Morales *et al.*, 1997). Mas a variação interespecífica da TSF determina grandes diferenças na estrutura da pastagem pelo seu efeito sobre o tamanho e a densidade de perfilhos. A desfolha pode provocar

uma leve tendência a diminuir a TSF do rebrote após uma desfolha severa, o que pode ser conseqüência do aumento no comprimento da bainha das folhas sucessivas, o que determina uma maior demora no surgimento de novas folhas acima do cartucho, conforme Skinner e Nelson (1994a e b). Desta forma a TSF de pastagens mantidas em baixo IAF por desfolhação freqüente aparenta ser maior do que a observada em pastejo rotativo.

A TAF responde imediatamente a qualquer mudança de temperatura percebida pelo meristema apical (Peacock, 1975a; Stoddart *et al.*, 1986). A curva de resposta da TAF à temperatura muda rapidamente durante a transição do estágio vegetativo para reprodutivo conforme o demonstraram Peacock (1975b) e Parsons e Robson (1980) para gramíneas temperadas, resultando em maior potencial numa dada temperatura para o estágio reprodutivo do que para o estágio vegetativo (Gastal *et al.*, 1992)

Na maioria das gramíneas temperadas a TAF responde à temperatura média diária de forma exponencial quando estas se situam entre 0 e 12 °C e de forma linear acima destes valores, pelo menos até que os valores ótimos, entre 20 e 25 °C, conforme a espécie, sejam atingidos. Devido à esta resposta linear da TAF à temperatura, o tamanho das folhas (relação TAF/TSF) aumenta com aumentos na temperatura ambiente e, em temperaturas similares as folhas são maiores na fase reprodutiva do que na fase vegetativa.

A disponibilidade de N tem pronunciado efeito na TAF, podendo resultar em valores três a quatro vezes menores num alto nível de deficiência quando comparado a um nível não limitante (Gastal *et al.*, 1992). O efeito do nitrogênio sobre a taxa de alongação foliar decorre do maior acúmulo deste nutriente na zona de alongamento da folha, mais especificamente na região de divisão celular, conforme verificaram Gastal e Nelson (1994).

A disponibilidade hídrica também afeta este componente conforme se pode verificar à partir dos estudos de Morales *et al.* (1997) com cornichão, onde uma redução de 50% na disponibilidade hídrica resulta numa diminuição de cerca de 60 % da TAF da haste principal, muito embora seja difícil dissociar o efeito direto da limitação hídrica sobre as características de crescimento, dos efeitos da conseqüente menor disponibilidade de N que inevitavelmente se verifica nestas condições.

A TAF não é praticamente afetada por uma desfolhação que remova apenas duas a três folhas por perfilho, mas é diminuída em cerca de 15 a 20% quando todas as folhas de um perfilho são removidas (Davies, 1974), o que demonstra a intensa força de demanda dos meristemas foliares por assimilados após uma desfolhação. Almeida *et al.* (1997) não verificaram efeito do nível de oferta de forragem (3,8 a 14,7 kg MS de lâmina foliar verde por 100 kg PV/dia) de capim elefante anão sobre a TAF que foi de 6,5 dias por folha, o que correspondeu a um filocrono de 85 graus-dia por folha (temperatura de base = 10 °C), mas suas medições foram realizadas em áreas excluídas do pastejo durante o período de observações.

A duração de vida das folhas e, por conseqüência, a senescência foliar, são influenciadas pela temperatura da mesma forma que a TSF. Desta forma, quando um perfilho atinge seu número máximo de folhas vivas, passa a haver um equilíbrio entre a taxa de surgimento de folhas e a senescência das folhas que depassaram o seu período de duração de vida. O número máximo de folhas vivas por haste é uma constante genotípica (Davies, 1988) e pode ser calculado como a duração de vida das folhas expresso em número de intervalos de aparecimento de folhas, ou seja em número de filocronos. Deste modo, *L. perenne*, que tem um filocrono de 110 graus-dia e um máximo de três folhas vivas apresenta uma duração de vida da folha de cerca de 330 graus-dia, enquanto que *Festuca*, cujo filocrono é de 230 graus-dia e 2,5 folhas vivas por perfilho, tem uma duração de vida da folha de 570 graus-dia (Lemaire, 1988). Em capim elefante anão, Almeida *et al.* (1997) observaram 9,2 folhas vivas por perfilho, o que, para um filocrono de 85 GD representa uma duração média de vida da folha de 782 graus-dia. O conhecimento da duração de vida das folhas é fundamental no manejo da pastagem pois, de um lado indica o teto potencial de rendimento da espécie (máxima quantidade de material vivo por área) e, por outro lado, é um indicador fundamental para a determinação da intensidade de pastejo contínuo ou da freqüência do pastejo num pastejo rotativo.

Deficiência de N reduz apenas ligeiramente a duração de vida das folhas (Gastal e Lemaire, 1988), mas apesar disto, a taxa de senescência aumenta devido ao pronunciado efeito do N sobre a TAF e no tamanho da folha (Mazzanti e Lemaire, 1994). Assim, um aumento nas doses de N aplicado, sem um adequado ajuste no manejo do pastejo pode levar a um aumento na senescência e ao acúmulo de material morto na pastagem.

Vimos então que a *produção de massa por perfilho* é dependente da TSF, da TAF e da duração de vida das folhas. Mas a *produção de massa por área* é dependente da densidade de perfilhos na pastagem. A densidade de hastes da pastagem é resultante do equilíbrio entre a taxa de surgimento de perfilhos (TSP) e a taxa de mortalidade dos perfilhos. A TSP potencial de perfilhos isolados (ausência de competição), decorrente da coordenação e do sincronismo existente entre o desenvolvimento das folhas e o perfilhamento, é algo bem determinado desde longa data (Etter, 1951; Klepper *et al.*, 1982; Hay e Kemp, 1990; Kirby, 1990; Skinner e Nelson, 1994b). Isto gerou o desenvolvimento do conceito de «ocupação de sítios» (*site filling*) (Davies, 1974; Neuteboom e Lanting, 1989) e permite derivar a TSP potencial da TSF, como indicado na Figura 7. Mas numa população de plantas, que representa a pastagem, a TSP potencial só pode ser atingida quando o IAF da pastagem é baixo. Com o desenvolvimento do IAF a TSP decresce até ser nula, com IAF acima de 3 a 4 (Simon e Lemaire, 1987). Na verdade, a responsável pela não ativação destas gemas não é apenas a baixa quantidade da luz, que ao atravessar o perfil vegetal chega à base das hastes, mas sobretudo a qualidade desta luz ou seja da relação vermelho/vermelho-distante (Davies e Thomas, 1983; Casal *et al.*, 1986; Frank e Hofman, 1994). Assim, quanto mais densa a população de plantas, maior é a quantidade de gemas que permanecem «dormentes».

Deficiências de N determinam baixos valores de ocupação de sítios (Lemaire, 1985) e mantém a TSP abaixo de seus valores potenciais, mesmo em pastagens com baixo IAF. Da mesma forma, a deficiência hídrica também se traduz em efeitos marcados sobre a TSP de forma muito mais acentuada que sobre a TSF e sobre a TAF (Morales *et al.*, 1997).

Mas numa situação de pastejo, além da não manifestação do potencial de ocupação de sítios, também ocorre mortalidade de perfilhos, que pode ser devido a muitas causas. A maior causa de mortalidade é a remoção do meristema apical. Isto é particularmente importante no estágio reprodutivo, quando o alongamento dos entrenós provoca a sua elevação até o nível do pastejo. Em algumas espécies, mesmo no estágio vegetativo, a remoção de folhas pode favorecer o alongamento dos entrenós basais e aumentar a possibilidade de decapitação dos perfilhos (Davies, 1988; Chapman e Lemaire, 1993). Outra causa da mortalidade de perfilhos em pastagens densas é o déficit de carbono resultante da competição por luz, uma vez que este é alocado preferencialmente aos perfilhos mais antigos, em detrimento dos novos perfilhos em desenvolvimento (Davies *et al.*, 1983). Estes são os primeiros a morrer e muitos abortam ainda antes de emergirem, embora a gema tenha sido ativada.

O equilíbrio entre o surgimento de perfilhos e a mortalidade é fortemente dependente do regime de desfolhação, via efeito sobre a evolução do IAF. Este pode então, ser considerado o fator determinante, tanto do surgimento como da mortalidade dos perfilhos. Num pastejo rotativo, a densidade de perfilhos aumenta, após a retirada dos animais, até o atingimento de um IAF entre 3 e 4, quando então começa a diminuir devido à mortalidade. O tempo necessário para atingir este IAF crítico, a partir do qual se estará perdendo uma parte da fitomassa produzida, é variável em função das condições ambientais e notadamente em função da disponibilidade de N. Apesar dos efeitos positivos da adequada disponibilidade de N sobre a TSP, altas disponibilidade deste elemento podem determinar uma menor densidade de perfilhos na pastagem devido ao mais rápido desenvolvimento do IAF e ao aumento na mortalidade. Em pastejo contínuo, a densidade de perfilhos é determinada fundamentalmente pelo IAF que se consegue manter. Assim, pastejo intenso determina uma maior densidade de perfilhos do que uma baixa pressão de pastejo. Em ambas situações a densidade de perfilhos é influenciado pela disponibilidade de N, quando comparadas num mesmo IAF (Mazzanti *et al.*, 1994).

Finalmente, cabe lembrar que a densidade de perfilhos numa pastagem reflete primeiramente uma condição genotípica ligada à TSF de cada espécie. Mazzanti *et al.* (1994) verificaram que para um IAF de 3 a pastagem de Festuca apresentava entre 4.000 a 6.000 perfilhos/m<sup>2</sup> enquanto para Azevém perene num IAF similar este número atinge normalmente mais do que o dobro destes valores (Davies, 1988). Para *Brachiaria decumbens*, Gomide *et al.* (1997) observaram uma variação entre 2780 a 3780 perfilhos por m<sup>2</sup> com certa tendência de aumento em função do resíduo. Já para capim elefante anão, Almeida *et al.* (1997) verificaram uma relação quadrática para o número de perfilhos por m<sup>2</sup> em função do nível de oferta de forragem, com este número variando de 224±28 a 296±50, o que demonstra também o efeito do tipo de planta sobre esta característica da pastagem.

## UTILIZAÇÃO DA RADIAÇÃO PARA A FORMAÇÃO DA BIOMASSA

Vimos que a fabricação da biomassa de uma pastagem segue um modelo morfogênico determinado para cada uma das espécies constituintes, cujo ritmo é condicionado sobretudo pela temperatura. No entanto, a realização deste programa morfogênico, que conduz finalmente à elaboração da biomassa vegetal, necessita fundamentalmente de carbono fixado através do processo de fotossíntese. Trata-se, portanto, da integração de dois modelos de funcionamento, conforme já discutido anteriormente: um modelo morfogênico, que representa a **demanda** para crescimento; e um modelo trófico, que representa a **oferta** de carbono e minerais. A energia necessária a este processo de fixação do carbono é fornecida pela radiação solar incidente que é interceptada pelas folhas.

De maneira simplificada, pode-se considerar que a cobertura vegetal é um sistema de captação de energia solar e de transformação desta energia em biomassa vegetal.

A captação da energia luminosa é realizada pelo aparelho foliar. A proporção de energia incidente que é interceptada pela cobertura vegetal depende em primeiro lugar da quantidade de superfícies captadoras fabricadas. O Índice de Área Foliar, que é definido como a superfície do conjunto de folhas sobre uma unidade de área de solo, determina a eficiência de interceptação da vegetação e, desta forma, a quantidade de energia suscetível de ser utilizada para a síntese de moléculas orgânicas a partir do gás carbônico do ar.

A transformação desta energia em matéria orgânica é realizada por processos metabólicos da fotossíntese, que podem ser analisados ao nível de cada folha individual em função da radiação que ela recebe, e então integrados no conjunto da vegetação. Esta integração espacial permite definir a fotossíntese do conjunto da vegetação. Na realidade, trata-se mais precisamente da fotossíntese líquida, no sentido de que os processos respiratórios que degradam uma parte das moléculas de carboidratos elaborados são incluídos no balanço de  $\text{CO}_2$ .

A esta altura de nossa análise, podemos definir a produção de uma população de plantas forrageiras a partir de duas eficiências, conforme esquematizado na figura 8. Uma eficiência de interceptação ( $\epsilon_i$ ), que determina a proporção da energia solar que é captada pela cobertura vegetal, e uma eficiência metabólica ( $\epsilon_p$ ) que determina a proporção da energia captada que é incorporada na biomassa vegetal sob a forma de energia química potencial. Esta pode ser determinada à partir do valor calórico dos tecidos vegetais elaborados (1 kg de tecido vegetal contém aproximadamente 19,7 MJ).

O crescimento bruto total da vegetação é determinado pela quantidade de carbono fixado cada dia. O conhecimento desta quantidade de carbono fixado não é, entretanto, suficiente por si só para explicar de forma dinâmica o funcionamento da vegetação. Com efeito, esta quantidade de carbono fixado num dado momento é determinado em primeiro lugar pela quantidade de energia interceptada, a qual depende da radiação incidente e do Índice Foliar, cujo desenvolvimento, por sua vez, depende da produção de carbono fixado nos dias precedentes e que foram destinados ao crescimento das superfícies foliares.

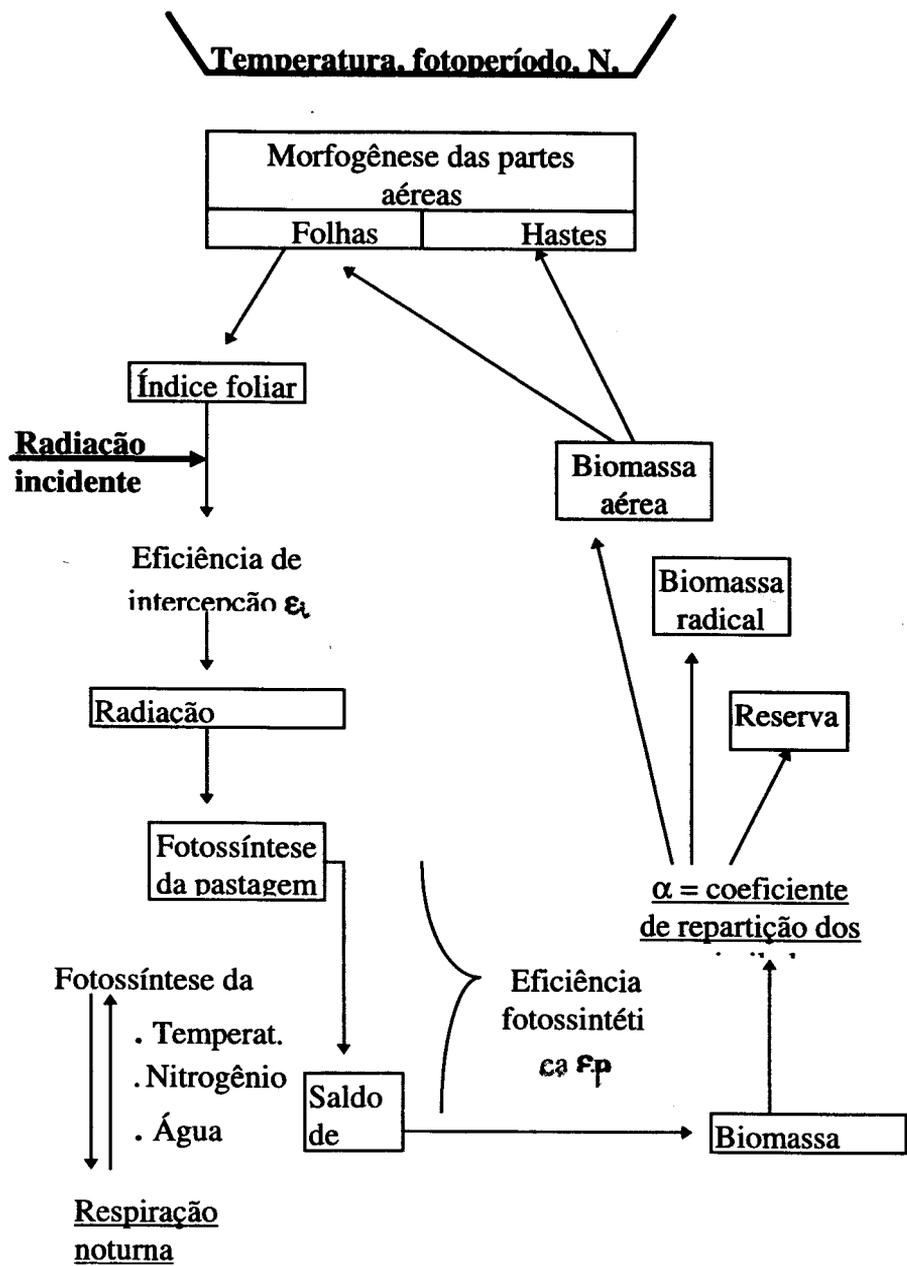


Figura 8. Esquema representativo da ação dos principais fatores do meio sobre a fixação e repartição do carbono utilizado na formação da biomassa de uma pastagem (Lemaire, 1991a).

Para poder explicar de maneira dinâmica o crescimento da população vegetal é necessário analisar o destino do carbono fixado e, particularmente, sua repartição ( $\alpha$ ) entre as partes aéreas e as partes radicais e, dentro da parte aérea a repartição em folhas e hastes. A proporção do carbono fixado que é utilizado para o crescimento foliar num dia "n", determina o suplemento de energia que pode ser interceptado no dia "n + 1", o que se traduz por uma aceleração do crescimento. Esta aceleração do crescimento é tanto mais marcante quanto maior for a proporção de carbono alocada às folhas.

Entretanto, para que esta aceleração do crescimento se manifeste, é necessário que a área foliar suplementar se traduza num suplemento de energia interceptada. Isto somente ocorre se a totalidade da radiação incidente é captada pela cobertura vegetal. Se isto não acontece, as novas superfícies foliares produzidas sombrearão as superfícies já existentes e o seu efeito sobre a eficiência de interceptação será nulo ou de pouca importância. Existe um nível de desenvolvimento das superfícies foliares à partir do qual a eficiência de interceptação atinge um máximo (Figura 9). Este Índice Foliar ótimo permite definir o momento a partir do qual o crescimento da vegetação torna-se praticamente linear, coincidente com a máxima taxa de crescimento da pastagem, conforme ilustrado por Brougham (1956) na figura 10. No início do rebrote, por outro lado, quando o Índice Foliar ainda é muito baixo, o crescimento é do tipo exponencial.

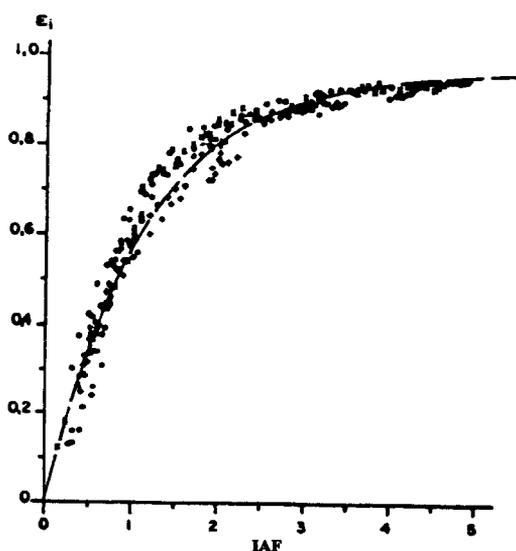


Figura 9. Evolução da eficiência de interceptação da radiação incidente ( $E_i$ ) em função da evolução do índice de área foliar (IAF) em alfafa (Gosse et al., 1984)

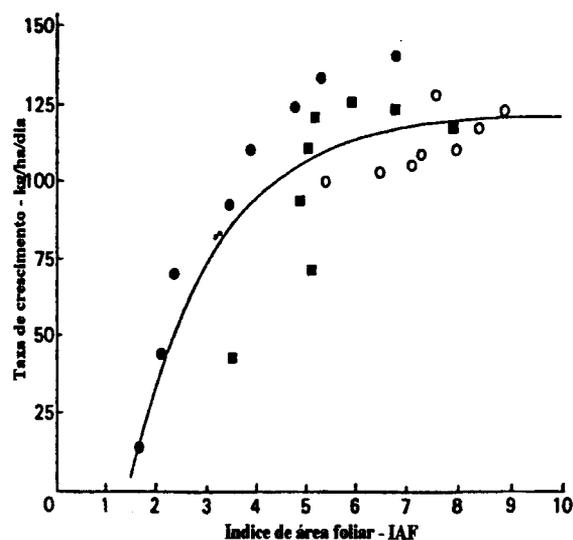


Figura 10. Evolução da taxa de crescimento da cultura em função da evolução do índice de área foliar numa pastagem de azevém (Brougham, 1956)

A morfogênese das partes aéreas é, portanto, um elemento fundamental a ser considerado pois a repartição do carbono para as folhas depende dela. Dois elementos devem ser levados em consideração: de um lado, a utilização do carbono durante o crescimento foliar que determina a cinética de desenvolvimento do Índice Foliar e, portanto, o crescimento global incluindo a parte radical, e, por outro lado, a utilização do carbono pelas hastes que, somado àquele utilizado pelas folhas, determina o crescimento global da parte aérea.

Dois sub-modelos deverão agora ser considerados: um sub-modelo trófico que permite descrever a oferta em carbono através dos fenômenos de interceptação da radiação, da fotossíntese e da respiração e um sub-modelo morfogênico que descreve a demanda em carbono das partes aéreas. O problema da repartição dos assimilados deve ser focado sob o ponto de vista de um ajuste entre a oferta e a demanda. Um modelo mais completo poderia ser obtido introduzindo-se um sub-modelo de morfogênese das partes radicais de forma simétrica ao sub-modelo de morfogênese das partes aéreas. Na ausência de informações suficientes sobre o

determinismo do crescimento radical, consideraremos que o carbono alocado a este compartimento representa a parte da oferta em carbono que não foi consumida nas partes aéreas. Isto significa aceitar a existência de uma prioridade de demanda da parte aérea, o que na verdade corresponde à maior parte das situações.

Com exceção da radiação incidente, os fatores do meio (temperatura, nutrição mineral e água) agem ao mesmo tempo sobre a "demanda" em carbono (morfogênese das partes aéreas) e sobre a "oferta" em carbono (fotossíntese). Seu efeito global sobre a vegetação depende do peso relativo de seu efeito sobre cada um dos dois sub-modelos. Os efeitos destes fatores sobre a morfogênese são de uma amplitude bem maior do que sobre a fotossíntese. Isto resulta do fato de que a demanda em carbono é muito mais variável do que a oferta e esta distorção implica em grandes diferenças na repartição dos assimilados entre os diferentes compartimentos da planta, diferenças estas que só podem ser tamponadas pela acumulação de reservas de carbono mais ou menos importantes.

Antes de abordarmos os fatores que afetam os mecanismos de captura dos fatores do meio (IAF e raízes) e de acumulação de reservas de carbono e sua posterior utilização, veremos como se realiza o crescimento como resultado das únicas variáveis não suscetíveis de manipulação que são a temperatura e a radiação solar incidente pois são estas que determinam o potencial para uma determinada região.

## UTILIZAÇÃO DA RADIAÇÃO EM CONDIÇÕES NÃO LIMITANTES.

Nas últimas décadas, a pesquisa em forrageiras, sobretudo em regiões temperadas, desenvolveu modelos de crescimento baseados na análise da conversão da energia solar interceptada e absorvida por uma cultura qualquer em biomassa vegetal conforme proposto por Monteith (1972), Gallagher e Biscoe (1978), Varlet-Grancher *et al.* (1989). Tais modelos permitem uma previsão relativamente precisa da produtividade potencial ou seja aquela obtida em condições não limitantes: ausência de déficit hídrico e adequada nutrição mineral. Nestas condições, vários autores demonstraram a linearidade da relação entre a matéria seca total acumulada por uma cultura vegetal e a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa absorvida (PARa) (Monteith, 1972, 1977; Scott *et al.*, 1973; Biscoe e Gallagher, 1977; Bonhomme *et al.*, 1982, Gosse *et al.*, 1984). Posteriormente o modelo proposto foi estendido a uma gama maior de espécies (Gosse *et al.*, 1986), permitindo caracterizar o comportamento de uma espécie ou de um conjunto de espécies (C3 ou C4) em termos de potencial para um dado ambiente.

Conforme os autores anteriormente citados, o acúmulo de biomassa vegetal é diretamente proporcional à quantidade de PAR absorvido ou interceptado pela cultura. Esta relação baseia-se na eficiência (Eb) de conversão da luz que apresenta uma determinada cultura, e que pode ser expressa pela seguinte equação:

$$Eb_{\Delta t} = C \times \Delta MS / \Delta \Sigma PARa$$

onde

C = valor calórico da matéria seca ( $\pm 18\ 000$  J/kg)

$\Delta MS$  = Matéria seca acumulada no intervalo de tempo  $\Delta t$

$\Delta \Sigma PARa$  = PAR absorvido durante  $\Delta t$

rearranjando a equação teremos:

$$\Delta MS = (C/Eb) \times \Delta \Sigma PARa$$

C/Eb representa, portanto, a Eficiência de Utilização da Radiação (EUR), expressa em g MS/MJ de radiação absorvida e matéria seca expressa em g/m<sup>2</sup>, donde

$$MS = EUR \times \Sigma PARa$$

A utilização deste método nos últimos anos para a realização de análises de crescimento baseadas na quantidade de PAR absorvido ou interceptado, demonstra que, na ausência de limitações hídricas ou minerais, os valores obtidos são praticamente constantes para uma dada espécie e com pouca variação entre espécies de um mesmo grupo metabólico. Segundo Lawlor (1995) para plantas C3 a máxima EUR é de cerca de 3 g de matéria seca por megajoule de PAR

interceptado ou seja uma eficiência de 5%, enquanto as C4 atingem uma eficiência de 4 a 5 g/MJ PARint.

Este tipo de modelo permite prever apenas a produção potencial., isto é, aquela que é realizada em condições ótimas de disponibilidade hídrica e nutrição mineral. Nestas condições, esta produção potencial é limitada apenas pelos fatores climáticos não modificáveis : radiação solar e temperatura, as quais são as únicas variáveis de entrada do modelo que estima a PARa já que esta não pode ser medida diretamente. Em condições limitantes, o crescimento real observado é menor do que o crescimento potencial estimado pelo modelo. A análise desta diferença entre produtividade potencial e produtividade realizada é o que nos interessa conhecer e utilizar como ferramenta para diagnosticar os fatores e condições que limitam a produtividade numa dada situação.

A dificuldade em medir a biomassa total (aérea + subterrânea), levou a estender o uso do modelo apenas à biomassa aérea tal que

$$\Delta\text{MSA} = \text{EURA} \times \Delta\Sigma\text{PARa}$$

onde EURA representa a eficiência de utilização da radiação para a formação da parte aérea da planta. Neste caso EURA mostra-se mais variável do que EUR, pois na verdade representa um quociente de repartição entre a parte aérea e partes não colhíveis (raízes, rizomas, estolões, etc.). Ainda assim, para uma condição de crescimento vegetativo Gosse et al. (1986) demonstram que a EURA pode ser considerada na ordem de 1,8 g de MS/MJ absorvido nas espécies C3 e leguminosas e de 2,4 g MS/MJ para as espécies C4, conforme generalizado na figura 11.

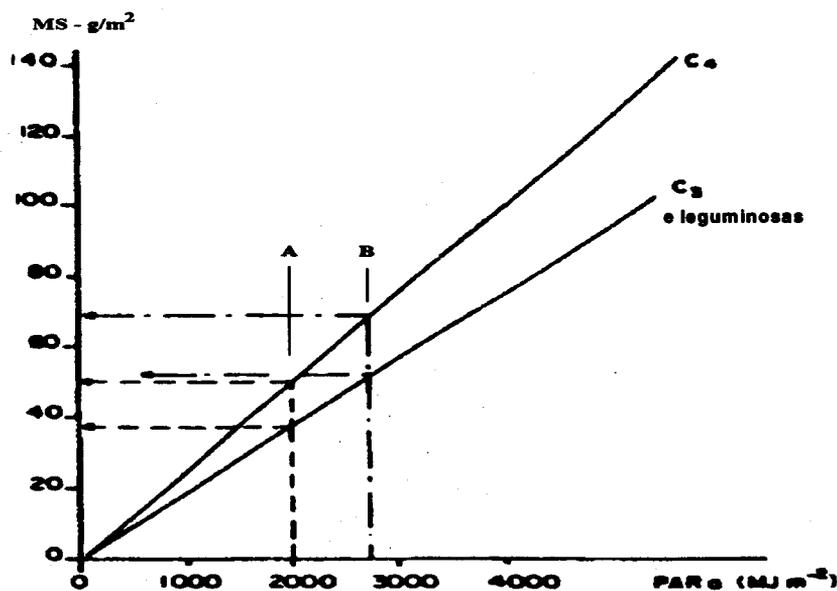


Figura 11. Generalização do modelo de previsão de produção potencial de biomassa, baseado na quantidade de radiação fotossinteticamente absorvida (PARa). (adaptado de Gosse et al., 1986)

Para um dado genótipo, pode ocorrer, por exemplo, que a EURA seja diferente entre épocas do ano. Estas variações são imputadas ao efeito da temperatura média do ar ou de sua associação com o fotoperíodo sobre a repartição de assimilados entre as partes aéreas e subterrâneas, como o demonstram Kaithy e Lemaire (1992) com alfafa. Bélanger et al. (1992a) obtiveram valores mais elevados de EUR para o crescimento de festuca na primavera do que para o crescimento de verão, o que se explica pela maior proporção de carbono alocado para o alongamento dos perfilhos na fase reprodutiva (primavera) do que na fase vegetativa (verão) Bélanger et al. (1992b). Por outro lado, diferenças entre genótipos podem ser devidas a características de repartição dos assimilados diferente da maioria das espécies em que o modelo de estimativa da EURA tem sido testado. Estas em geral correspondem a culturas cespitosas e

cultivadas em linha. Assim, Costa *et al.* (1997) sugerem que o baixo valor de EURA (0.93 a 1.24 g de MS por MJ absorvido) de diferentes biotipos de *Paspalum notatum* possa ser devida à alta demanda de carbono para a formação dos característicos rizomas supraterrâneos da espécie. Da mesma forma, Spannemberg *et al.* (1997) sugerem que a EURA = 0.69 PARA, verificada para *Desmodium incanum*, é consequência de um padrão de repartição de assimilados com alta demanda para a formação de estolões e para a parte reprodutiva, uma vez que a planta floresce praticamente durante toda a estação de crescimento.

O modelo também pode ser estendido para misturas simples, como o demonstram Sinoquet *et al.* (1990) com uma pastagem mista de *Festuca arundinacea* - *Trifolium repens* e Cruz e Sinoquet (1994) para avaliar culturas puras ou misturas de *Arachis pintoii* e *Digitaria decumbens*. Ambos autores verificaram que a consorciação não afetou a EURA das diferentes espécies. A contribuição de cada uma delas para o crescimento da mistura dependeu apenas da participação de cada espécie na interceptação da luz. Portanto, o uso deste modelo para consorciações revela-se também adequado embora exija uma adequada descrição da distribuição espacial das áreas foliares de cada espécie do dossel e o uso de um adequado modelo de difusão da luz para a determinação da dinâmica de repartição da luz entre as espécies componentes.

Não é demais insistir na necessidade do conhecimento do potencial permitido pelas condições climáticas, pois além de permitir melhor definir as limitações impostas pelas demais variáveis que afetam a produtividade, permite desmistificar certas idéias pré-concebidas sobre o comportamento produtivo de genótipos nativos. O exemplo de Costa *et al.* (1997) com *P. notatum* demonstra, ao contrário do que normalmente se ventila, que espécies nativas tem um potencial produtivo similar aos melhores materiais importados, com a vantagem de que já estão instaladas e em equilíbrio com o meio. No trabalho em questão, verificou-se que diferentes biotipos da espécie são capazes de apresentar taxa de crescimento líquido diário em torno de 150 kg MS/ha/dia, desde que se "removam" as limitações hídricas e nutricionais, o que normalmente é recomendado para as espécies cultivadas exóticas, mas raramente é levado em conta no estudo de espécies nativas. E, no caso em pauta, este crescimento diário é representado quase exclusivamente por folhas.

As limitações ao uso de conceito de EUR residem sobretudo no tipo de medida efetuada (radiação interceptada ou absorvida, fluxo de energia ou de fótons, biomassa total ou biomassa aérea). Mas, constitui uma excelente e indispensável ferramenta para a análise e interpretação de resultados de tratamentos agrônômicos (níveis de nutrientes, manejo de cortes, densidade de plantas, irrigação, etc.) e para identificar variabilidade genética ao nível da comunidade e em condições de campo. Trata-se, também de um modelo simples em que as únicas variáveis de entrada são a radiação global e a temperatura. A metodologia de estimação do PAR interceptado ou absorvido é revista por Nabinger (1997), e exemplificada por Costa *et al.* (1997a e b), Spannemberg *et al.* (1997 a e b).

## UTILIZAÇÃO DA RADIAÇÃO EM PRESENÇA DE FATORES LIMITANTES

Para maximizar a utilização dos fatores do meio a planta estabelece uma hierarquia para a repartição do carbono fixado entre os diferentes compartimentos que compõem a biomassa vegetal, conforme representamos na figura 12. Na ausência de limitações dos recursos temperatura, água, nitrogênio e luz a prioridade de alocação dos assimilados segue o sentido indicado pela seta de prioridade, sugerindo uma ligação "em série" de tais compartimentos

Na ocorrência de limitação de algum dos fatores que determinam diminuição na oferta de carbono a intensidade de demanda de cada um dos compartimentos é alterada, priorizando-se os compartimentos mais baixos na linha de prioridade (raízes e reservas). No esquema em questão a nova repartição é representada pelas linhas pontilhadas.

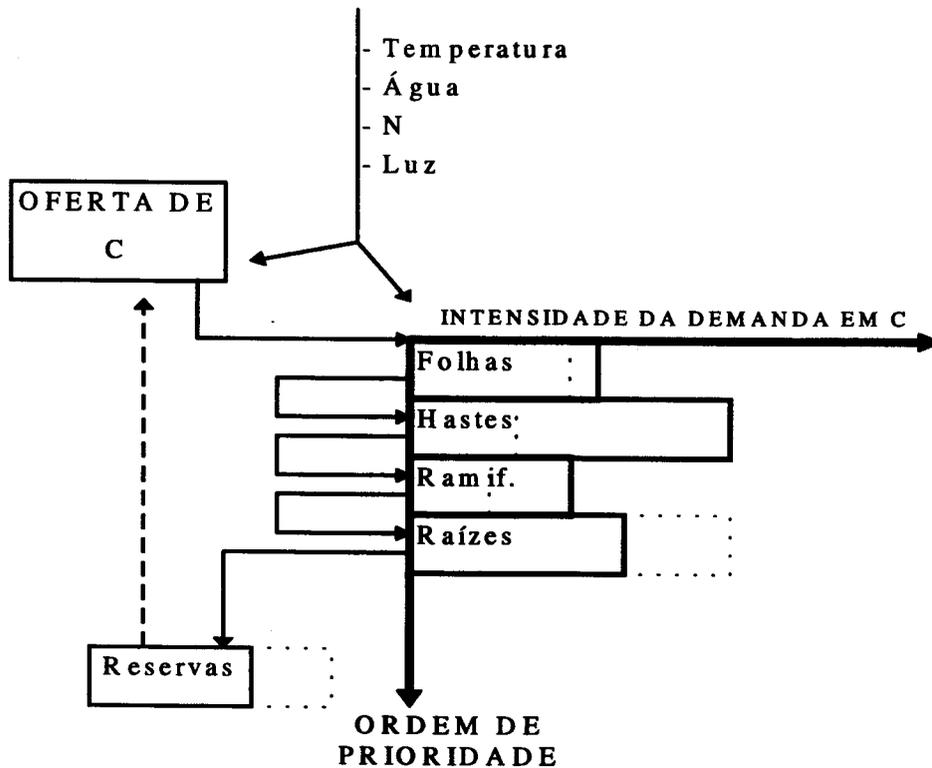


Figura 12. Modelo hierárquico de alocação da biomassa.

Assim, numa condição de alta disponibilidade de radiação e temperaturas adequadas a planta prioriza a formação da área foliar, de modo a captar o máximo possível da radiação incidente. Se, no entanto, as temperaturas estão, por exemplo abaixo do ótimo, como ocorre no outono nas regiões temperadas, a planta reduz a alocação para a formação de hastes, sem alterar o ritmo de fabricação de folhas (a radiação não é limitante) e o carbono que seria destinado à alongação dos entre-nós passa a ser alocado às raízes e a formação de reservas. É o que se observa com alfafa e trevos em geral que assumem um formato de roseta nesta época do ano. Da mesma forma, uma deficiência de água ou nitrogênio diminui a alongação foliar, e por conseqüência a emissão de perfilhos, mas determina um maior crescimento inicial das raízes como forma de aumentar o tamanho do mecanismo de captura destes recursos.

Há, portanto, uma modificação no programa ontogênico da planta, sugerindo um mecanismo de adaptação às condições variáveis do meio, que deve ser conhecida para cada espécie em particular para que o uso do modelo potencial baseado na interceptação da radiação possa ser corretamente interpretado.

Finalmente, o esquema proposto permite levar em conta o efeito do modo de utilização da forragem produzida sobre a capacidade de crescimento da pastagem. Com efeito, a severidade e a freqüência das defoliações imposta pelo modo de utilização agem diretamente sobre a capacidade de crescimento da cobertura vegetal ao reduzir a área foliar e, por conseqüência a oferta de carbono. O IAF que torna-se assim a variável mais pertinente de caracterização da condição da pastagem e o correto entendimento de sua dinâmica é fundamental para o adequado manejo das defoliações, conforme abordaremos adiante.

## EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE NUTRIENTES

O nitrogênio é provavelmente o fator mais importante a limitar a produção de biomassa permitida pelas condições climáticas em ecossistemas naturais. Mesmo em sistemas cultivados a utilização da fertilização nitrogenada tem se mostrado deficiente em nossas condições. Mas, se por um lado a fertilização pode remover esta importante limitação, por outro lado seu uso indiscriminado pode determinar efeitos poluentes através da lixiviação de nitratos e emissões gasosas, sem contar os aspectos de ordem econômica. É necessário portanto desenvolver uma

abordagem ecofisiológica dos fluxos de nitrogênio no sistema como um todo e conhecer com precisão seu uso e distribuição no interior das plantas.

A disponibilidade de nitrogênio é o fator dominante que controla os diferentes processos de crescimento e desenvolvimento da planta. O nitrogênio faz parte de moléculas essenciais para o metabolismo dos seres vivos: as proteínas. É sob esta forma que este elemento é ativo e é por esta razão que sua eficácia passa pela sua ação sobre o teor de proteína dos tecidos. Mas estas moléculas contêm apenas 16% de N e por isto a ação do nitrogênio só poderá resultar em aumento de biomassa agindo sobre a fixação do carbono. Esta ação se manifesta de um lado melhorando diretamente a eficiência da fotossíntese (figura 13) e, por outro lado promovendo uma redistribuição prioritária do carbono para a formação da parte aérea, que resulta em maior área fotossintetizante. Este segundo efeito é quantitativamente mais importante do que o primeiro e resulta sobretudo do aumento da taxa de alongação de folhas por área e, em menor proporção, do ritmo de surgimento de folhas por área, menor senescência e maior número de perfilhos por área (Gastal e Lemaire, 1988).

A figura 14 mostra a efeito de quatro doses de nitrogênio aplicadas sobre uma pastagem de festuca. Naquela situação, somente a dose de 150 kg N/ha constitui uma situação não limitante ao crescimento uma vez que a regressão entre o acúmulo de biomassa e a quantidade de PAR interceptado apenas ajusta-se ao modelo potencial anteriormente descrito quando se aplicou esta dose.

A análise destas curvas mostra que o efeito de um déficit de nutrição nitrogenada se traduz de duas maneiras distintas sobre o crescimento em matéria seca. Observa-se, por um lado, que 50% da diminuição do rendimento observada em  $N_0$  em relação a  $N_{150}$  foi resultado direto da redução da quantidade de PAR interceptado. Isto é consequência de uma menor área foliar fotossintetizante, determinada pela diminuição da taxa de alongação foliar, da taxa de perfilhamento e da duração de vida das folhas. Por outro lado, há uma diminuição da inclinação da reta de resposta. Esta diminuição é atribuível em parte a uma diminuição da eficiência de conversão da energia e a uma maior repartição dos assimilados em favor das raízes.

A partir desta simples análise não é possível distinguir a parte relativa do efeito de um déficit de nitrogênio sobre cada um dos mecanismos explicativos da redução da inclinação da reta na figura 14. No momento atual, pode-se, no entanto ressaltar que o efeito da nutrição nitrogenada sobre a repartição dos assimilados é algo bem comprovado experimentalmente, mesmo que ainda não se possa quantificar este efeito em todas as situações. Este efeito do nitrogênio é coerente com o esquema das figuras 7 e 12. Ao reduzir o crescimento das partes aéreas numa proporção mais importante do que a oferta em carbono, o déficit de nitrogênio permite um acúmulo de carbono sob a forma de reservas e sua utilização mais importante no crescimento de raízes.

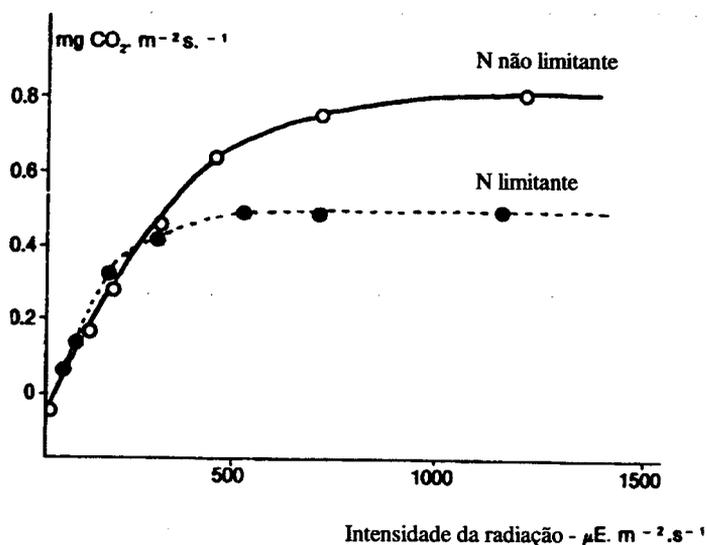


Figura 13. Efeito da limitação de nitrogênio sobre a fotossíntese líquida em diferentes intensidades luminosas (Gastal e Saugier, 1986).

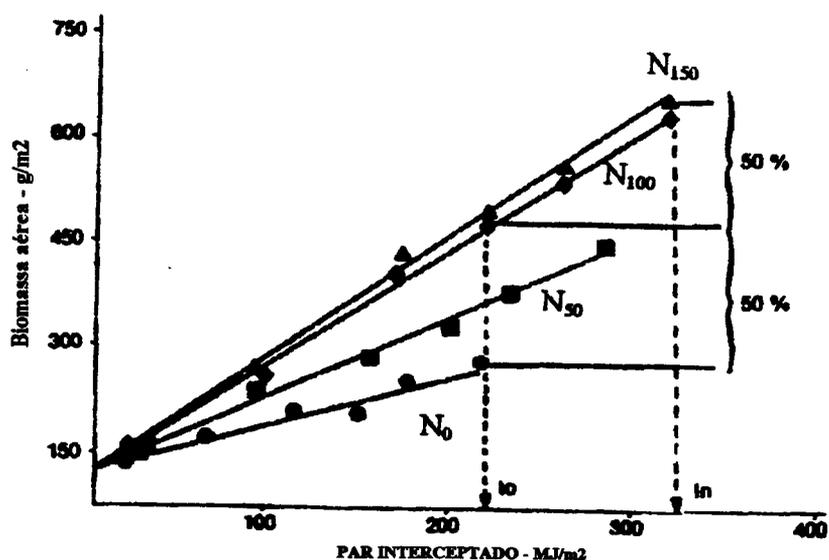


Figura 14. Efeito de diferentes níveis de nitrogênio aplicado ao solo sobre a quantidade de PAR interceptado por uma pastagem de festuca e sua consequência sobre o rendimento de biomassa aérea. (Gastal *et al.*, 1992)

A utilização de modelos que descrevem o nível mínimo de nutrientes que permite o crescimento potencial tem se desenvolvido nos últimos anos gerando mais uma ferramenta de extrema utilidade nos diagnósticos dos efeitos dos fatores modificáveis.

Mesmo quando existe um suprimento suficiente de N e outros nutrientes, a concentração de N nas plantas diminui na medida em que elas crescem (Greenwood e Barnes, 1978; Lemaire e Salette, 1984; Lemaire e Denoix, 1987). A concentração de N orgânico nas plantas deve exceder um mínimo ou "concentração crítica" para ser obtida a máxima taxa de crescimento. A medida que as plantas crescem apresentam proporções cada vez maiores de materiais estruturais e de armazenamento que contém pouco N, portanto, a concentração de N nas plantas decresce.

O teor de N de uma pastagem pode estar relacionado ao acúmulo de MS durante o curso do crescimento ou rebrote pela seguinte relação (Lemaire et Salette, 1984):

$$N\% = a(W)^{-b}$$

onde: W = peso da biomassa aérea; N% = teor de N da biomassa; a = N% para a primeira tonelada de biomassa; b = coeficiente de diluição do N durante o crescimento ou rebrote. Quando b = 0, N% permanece constante durante o rebrote, se b = 1 existe um incremento da biomassa aérea sem qualquer incremento no consumo de N promovendo a diluição do teor de N no tecido.

Assim, para um determinado nível de nutrição nitrogenada é possível determinar valores para "a" e "b" correspondendo a uma curva específica de diluição. E para níveis "não limitantes" de N é possível determinar uma curva de diluição de N, sejam quais forem as condições experimentais.

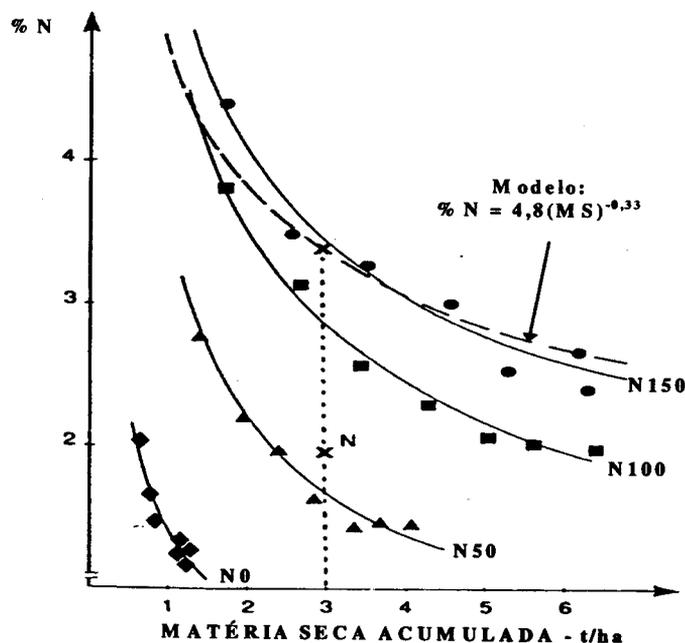


Figura 15. Curvas de diluição do teor de nitrogênio na parte aérea (%N) em função de diferentes doses de fertilizante aplicado em festuca (Gastal *et al.*, 1992)

A figura 15 exemplifica esta lei de diluição obtida em diferentes disponibilidades de nitrogênio para a planta mostrando como o modelo pode ser utilizado para diagnosticar o estatus nitrogenado da planta. Vemos que somente a dose de 150 kg de N/ha foi capaz, para aquela espécie (festuca) e naquelas condições, de permitir uma concentração de N no tecido que, condizente com o modelo proposto, permitiu um crescimento não limitante e determinou que os rendimentos obtidos estivessem de acordo com o modelo de previsão da produtividade potencial, conforme a figura 14

Greenwood *et al.* (1990 e 1991) mostram que não existem diferenças substanciais na relação proposta por Lemaire e Salette (1984) entre espécies de um mesmo grupo metabólico (C3 e C4) e propõem um valor comum para "a" de -0,33. De acordo com esta relação o declínio fracional no teor de N com o incremento da biomassa aérea é o mesmo para ambos os tipos de plantas, mas as espécies C<sub>4</sub> contêm em torno de 72% do N contido nas espécies C<sub>3</sub> para a mesma quantidade de MS. Na medida em que aproximadamente 32% a mais de MS era produzido por unidade de radiação interceptada, tanto para C<sub>4</sub> como para C<sub>3</sub>, o consumo de N por unidade de radiação interceptada foi aproximadamente o mesmo para ambos os tipos de plantas.

Desta forma a relação entre conteúdo de N na planta e sua biomassa aérea numa situação não limitante tem sido determinada para diferentes pastagens e espécies, chegando-se à seguinte expressão, única para cada tipo de metabólico:

$$C_3 : N\% = 4,8(W)^{-0,33}$$

$$\text{e } C_4 : N\% = 3,6(W)^{-0,33}$$

O decréscimo no teor de N com o acúmulo de matéria seca na planta que se observa ao nível de uma comunidade de plantas é considerado como uma consequência de dois fenômenos: 1. Ao nível da planta individual pode ser devido ao fato de que à medida que a planta cresce ela contém uma maior proporção de material estrutural e de reservas que contém pouco nitrogênio (Caloin e Yu, 1984); 2. Ao nível da população é o resultado da não uniformidade da distribuição do N entre folhas em função do nível de irradiação recebida no interior do dossel (Field, 1983; Charles-Edwards *et al.*, 1987).

Ao nível da planta individual Caloin e Yu (1984) e Charles-Edwards *et al.* (1987) consideram que em relação ao N a planta pode ser dividida em dois compartimentos. O primeiro é o compartimento metabólico, representado pelo nitrogênio associado à fotossíntese e a outros

processos metabólicos e o segundo seria um compartimento estrutural que consiste de nitrogênio em estoque e nos tecidos estruturais. Admitindo-se que o conteúdo de N no compartimento metabólico é muito maior do que no compartimento estrutural, a evolução do conteúdo de N da planta é determinado pela evolução do tamanho relativo destes dois compartimentos. Ao nível do dossel Hardwick (1987) postula que o tamanho do compartimento metabólico é determinado pela superfície de folhas iluminadas a qual aumenta na proporção de  $MS^{2/3}$  (onde MS é a biomassa aérea por área), o que explica a constância da relação alométrica encontrada por Greenwood et al. (1990) para uma larga gama de espécies. A constância desta relação, apesar da diversidade biológica, é o resultado de restrições físicas e geométricas que determinam as relações entre tamanho da planta, densidade de plantas e área iluminada por planta (Lemaire, 1995). Assim, o decréscimo no conteúdo de N na planta com o crescimento é o resultado principalmente da competição por luz dentro do dossel.

Ao nível da população Lemaire et al. (1991), estudando a distribuição do N entre hastes individuais de uma cultura de alfafa, verificaram que a quantidade de N por unidade de área foliar em diferentes horizontes do perfil da comunidade foi conseqüência unicamente do perfil de extinção da luz, não se verificando qualquer efeito da idade da folha ou classe de altura das hastes. Desta forma, o teor de N de uma haste individual é diretamente determinada pelo nível de irradiância de suas folhas. Segundo Hirose e Werger (1987) a desuniformidade da distribuição de N dentro de uma planta individual é conseqüência da reciclagem do N das folhas sombreadas para as folhas bem iluminadas. Assim, Lemaire (1995) sugere que a proposição destes autores para uma planta isolada, pode ser estendido para interpretar a distribuição entre plantas individuais num dossel.

A partir desta interpretação, o baixo conteúdo de N de plantas sombreadas é devido à baixa habilidade de suas hastes em utilizarem o N e não a uma baixa habilidade competitiva pelo N do solo. Desta forma, a competição por luz entre plantas individuais mostra-se como o maior determinante das relações entre plantas numa comunidade densa pois determina em grande parte a repartição do recurso N do solo entre as plantas. Ainda conforme Lemaire (1995), isto pode ser extrapolado para comunidades interespecíficas e, desta forma, se uma espécie é dominada por outra, a aplicação de fertilizante nitrogenado não reestabelece o equilíbrio entre as duas e, ao contrário, favorece a espécie dominante (Cruz e Lemaire, 1986a). Em tal condição o pastejo constitui a melhor ferramenta para manipular a competição por luz entre espécies e, desta forma o funcionamento global da pastagem

A determinação do conteúdo ótimo de N em relação à biomassa aérea, tal como proposto por Lemaire e Salette (1984) e estendido por Greenwood et al. (1990), torna-se desta forma um referencial importante pois permite-nos formular um diagnóstico do nível real de N para determinada pastagem.

Salette et al. (1989) concluem que o modelo de diluição do nitrogênio pode ser facilmente adaptado para outros minerais, tanto para espécies de gramíneas como locais diferentes. O modelo apresenta-se então da seguinte forma:

$$M\% = \alpha (MS)^{-\beta}$$

onde:

- M% = conteúdo do mineral em questão (com base na MS);
- MS = matéria seca acumulada desde a última desfolhação;
- $\alpha$  = coeficiente potencial de M%;
- $\beta$  = coeficiente de diluição.

O modelo pode ser empregado para P, K e em certas condições para Ca, Mg, Na e S, tendo sido testado pelos autores em festuca alta e azevém perene (*Lolium perenne* L.). Por outro lado o conteúdo mineral é influenciado não somente pela idade da pastagem mas também pela disponibilidade de minerais do solo, e principalmente, pelo nível de N. Salette et al. (1989) demonstraram estas relações apontando, principalmente, a influência da nutrição nitrogenada sobre a nutrição de outros minerais, sendo que somente aquelas curvas de diluição para P e K obtidas sobre condições não limitantes de N é que podem ser consideradas como referências.

## EFEITO DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA

Uma abordagem análoga pode ser utilizada para estudar o efeito de um déficit hídrico sobre o crescimento de uma população de forrageiras. Pode-se mostrar, da mesma maneira, que o déficit de alimentação em água provoca uma diminuição do crescimento do Índice Foliar o que determina uma diminuição da quantidade de energia interceptada.

A própria eficiência de conversão desta energia é reduzida pela diminuição da fotossíntese de folhas submetidas a um estresse hídrico e a repartição de assimilados para as raízes é aumentada (Durand et al., 1989). Assim como ocorre com o nitrogênio, estes efeitos do estresse hídrico, tem sido largamente comprovados experimentalmente. No entanto, ainda é difícil quantificar estes efeitos uns em relação aos outros. Ora, o efeito global do déficit hídrico sobre a produtividade primária depende do peso relativo de seus efeitos sobre cada destes mecanismos: fotossíntese, crescimento do Índice Foliar e a repartição dos assimilados.

No contexto do esquema de crescimento da figura 12, o efeito de um déficit hídrico ou nitrogenado sobre a repartição dos assimilados é apresentado como sendo a conseqüência de uma modificação importante da demanda em assimilados pelas partes aéreas, ou seja, na morfogênese. Esta redução da demanda em carbono é em parte acompanhada por uma redução na oferta, seja diretamente pela redução da atividade fotossintética da folha individual, seja indiretamente em razão do menor desenvolvimento da área foliar e da conseqüente menor interceptação da radiação incidente. Entretanto, esta redução da oferta é, em geral, menor do que a redução na demanda, o que deixa uma proporção maior de assimilados disponíveis para o crescimento radical ou o acúmulo de reservas.

A atividade fotossintética de uma folha pode ser controlada pela intensidade das trocas gasosas entre a atmosfera interna da folha e a atmosfera externa. Estas trocas de gás carbônico se efetuam através dos estômatos cujo grau de abertura depende em grande parte do grau de hidratação dos tecidos foliares. O grau de hidratação dos tecidos foliares pode ser apreciado através do potencial hídrico foliar, o qual mede, em valor absoluto, a energia com que as moléculas de água são retidas pelos tecidos vegetais. O potencial hídrico corresponde a uma pressão negativa e se exprime em MegaPascal (Mpa) através de valores próximos de zero, que corresponde a uma ausência de seca intensa.

A evolução da condutância estomática (inverso da resistência estomática) é dependente do potencial hídrico foliar (Figura 16). Até valores de potencial hídrico foliar próximos de -1,0 Mpa a abertura dos estômatos permanece máxima. Posteriormente, para valores mais elevados, há uma diminuição quase linear da condutância estomática que se torna praticamente nula para valores próximos de -2,0 Mpa. Existem diferenças importantes entre genótipos quanto a esta característica, como pode ser observado na figura em questão, o que determina que diferentes plantas adotem diferentes estratégias frente a deficiências hídricas. Estas diferenças devem ser conhecidas para que se possa definir com clareza que planta queremos para um dado ambiente, ou, o que talvez seja o mais importante em ecossistemas naturais, para permitir a correta interpretação das respostas das comunidades aos fatores de estresse.

A resposta da resistência estomática à diminuição do potencial hídrico foliar não é instantânea. Com efeito, há uma adaptação progressiva da folha à seca desde que esta se estabeleça progressivamente, o que é o caso mais freqüente em condições naturais onde o solo desempenha um papel tampão mais ou menos importante dependendo de suas reservas hídricas. Esta adaptação tende a atrasar a diminuição do potencial hídrico foliar. A folha mantém assim uma capacidade fotossintética mais elevada em níveis mais intensos de déficit hídrico mas, em contrapartida, há uma diminuição de suas capacidades fotossintéticas em situações de estresse hídrico moderado.

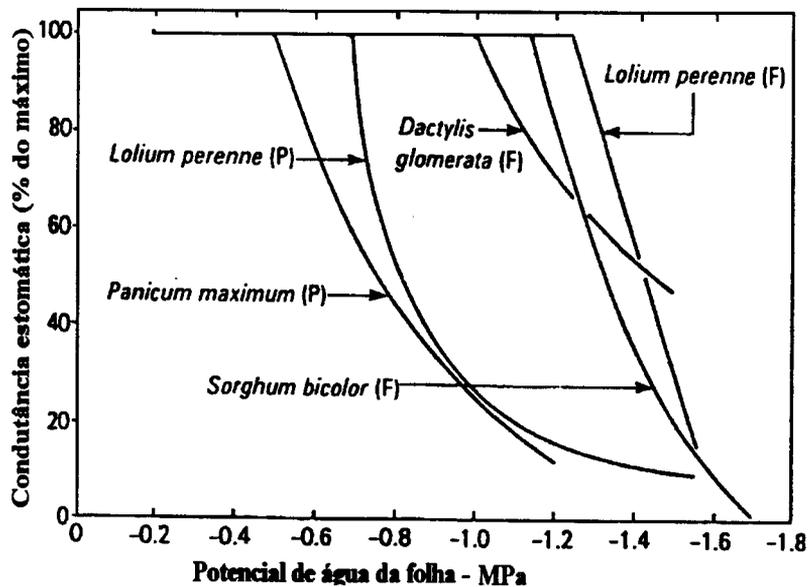


Figura 16. Relação entre o potencial de água na folha e a condutância estomática para diferentes espécies de gramíneas. (Jones, 1988)

A variação da resistência estomática não é a única causa da baixa taxa de fotossíntese da folha em condições de seca. Outros mecanismos podem ser afetados quando o potencial hídrico diminui, mas seu efeito é muito menos importante.

O potencial hídrico foliar é função ao mesmo tempo do potencial hídrico do solo e da demanda evaporativa imposta pelo clima instantâneo. Durante a noite, em ausência de demanda evaporativa e os estômatos estando fechados, há um reequilíbrio entre o potencial hídrico foliar e o potencial hídrico do solo. Como regra geral, este equilíbrio se estabelece no final da noite. O potencial hídrico assim medido é chamado "potencial de base" e ele mede a intensidade do "déficit edáfico". Ao longo do dia, o potencial hídrico foliar diminui na medida do aumento da demanda evaporativa, sendo mínimo ao meio dia. A diferença entre o potencial hídrico foliar e o potencial hídrico do solo determina em parte a intensidade das perdas de água do sistema "solo+cobertura vegetal".

Da mesma forma que para deficiências minerais, além do efeito direto sobre a eficiência do processo fotossintético, o efeito do estresse hídrico se traduz sobretudo num efeito negativo sobre a taxa de alongação foliar, o que reduz a área de captação da luz. A figura 17 ilustra bem este efeito com diferentes espécies de gramíneas, mostrando também importantes diferenças genotípicas, que resultam em maior ou menor adaptação a esta condição limitante. O conhecimento desta diferenças entre genótipos é portanto fundamental para que se possa nortear programas de avaliação de plantas com vistas a sua introdução num determinado ambiente e também para entender o efeito de fatores de manejo (adubação, intensidade de desfoliação, etc...) das pastagens, sobretudo em comunidades multiespecíficas.

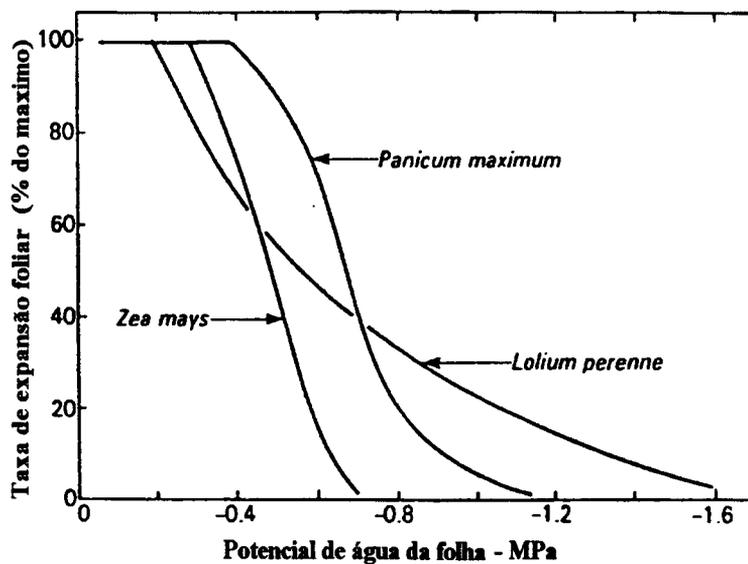


Figura 17. Relação entre a taxa de expansão foliar e o potencial de água da folha para três gramíneas. (Jones, 1988)

A tabela 2 mostra o efeito da deficiência hídrica sobre a repartição de assimilatos em cornichão, mostrando claramente a estratégia adaptativa da planta. Na situação de deficiência a planta penaliza a alocação de assimilados para a formação da parte aérea sobretudo das ramificações em favor das raízes, que passaram a consumir cerca de 30% contra 22% na situação não limitante. As ramificações, que participam em 57% da biomassa com uma disponibilidade hídrica correspondente a aproximadamente 100% da capacidade de campo, passam a participar com apenas 42 e 34% com diminuição da disponibilidade para 70 e 50% da capacidade de campo respectivamente. A prioridade passa portanto a ser a manutenção da haste principal e a formação de raízes.

A estratégia para assegurar estas prioridades passa necessariamente pela modificação do programa ontogênico da planta conforme se exemplifica na tabela 3. A primeira estratégia para reduzir a demanda da parte aérea é a redução do número de ramificações emitidas por planta, seguido pela redução no tamanho dos folíolos das ramificações e da haste principal e, finalmente, por uma redução na taxa de emissão de folhas pela haste principal. Esta estratégia de sobrevivência da planta individual pode, no entanto levar a uma limitação da capacidade de competição por luz tendo em vista a forte diminuição da área foliar por planta. Numa situação de deficiência hídrica e em presença de plantas mais adaptadas como pode ser o caso em muitas pastagens naturais do sul do país em que o cornichão é um componente "introduzido" da comunidade vegetal, uma possível explicação para a baixa persistência desta espécie pode ser a competição por luz.

**Tabela 2.** Repartição da biomassa total de plantas de cornichão (*Lotus corniculatus* L.) submetidas a três regimes de disponibilidade hídrica do solo. (Morales et al., 1997)

Repartição da biomassa (mg)	Disponibilidade de água no solo em % da capacidade de campo		
	100	70	50
<b>Haste principal - haste</b>	8.0	6.8	5.3
folhas	30.3	21.6	17.2
total	38.3	28.4	22.6
<b>Ramificações - hastes</b>	28.6	11.7	4.8
folhas	76.5	29.7	17.4
total	105.1	41.4	22.2
<b>Raízes</b>	41.1	29.2	20.1
<b>Total planta - PA</b>	143.4	69.8	44.8
PA + PS	184.5	98.9	64.95
<b>Relação PA/PS</b>	3.6	2.4	2.6

PA = parte aérea ; PS = parte subterrânea

**Tabela 3.** Efeito da disponibilidade hídrica sobre algumas características morfológicas do cornichão (*Lotus corniculatus* L.) cv. São Gabriel na fase de estabelecimento. (Morales et al., 1997)

Característica morfológica	Parte da planta	Disponibilidade de água no solo - % capacidade de campo		
		100	70	50
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	Haste principal	8.78	5.49	3.86
	Ramificações	22.95	8.44	3.86
	Total planta	31.73	13.94	7.72
Número de folhas	Haste principal	10.6	9.8	8.6
	Ramificações	54.4	24.4	17.4
	Total planta	65.0	34.2	26.0
Nº ramific./planta	Ramific. da base	5.8	3.2	2.8
	Ramific. axilares	2.4	0.8	0.8
	Total/planta	8.2	4.0	3.6
Área média folha (cm <sup>2</sup> /folha)	Haste principal	0.83	0.56	0.45
	Ramificações	0.41	0.34	0.23
Taxa de surgimento das folhas da H.P. - $\Sigma GD^*/\text{folha}$		83	93	110

\* soma graus-dia  $[(T_{\max} + T_{\min})/2 \text{ diária}]$  entre o surgimento de duas folhas consecutivas.

Devido às inúmeras interações entre o estado hídrico da planta e do solo e suas intercorrências sobre todos os processos metabólicos da planta, este fator, apenas recentemente tem sido objeto de modelagem em plantas forrageiras (Durand, 1987). É, no entanto, seguramente, o fator de mais difícil controle, determinando freqüentemente interpretações errôneas sobre a ação dos demais fatores que afetam o desenvolvimento e crescimento das plantas, notadamente a nutrição mineral. Desta forma, torna-se imperativo que nos trabalhos de pesquisa se controle o estado hídrico da planta e do solo (porometria, tensiometria, balanço hídrico, etc.), para a correta compreensão dos demais fatores estudados.

A análise detalhada da ação dos fatores do meio sobre o crescimento das espécies forrageiras necessita, portanto, em primeiro lugar de uma análise separada dos mecanismos que determinam a oferta em carbono e também daqueles que determinam a demanda. Numa segunda etapa, convém analisar o resultado destes efeitos simultâneos sobre a repartição dos assimilados entre partes aéreas e radicais.

É necessário salientar que os efeitos de um déficit hídrico ou de um déficit nitrogenado sobre a repartição dos assimilados e, particularmente sobre o crescimento das raízes, tem conseqüências não apenas imediatas sobre o crescimento das partes aéreas mas igualmente a médio prazo o que é primordial de se levar em conta. Com efeito, um aumento de crescimento de raízes num dado momento, pode contribuir para diminuir um posterior déficit. Pode-se mesmo pensar que este tipo de funcionamento é o resultado de uma adaptação das plantas às variações dos recursos do meio. Numa situação de recursos escassos (água e nitrogênio), a limitação do crescimento aéreo constitui uma "economia", que se traduzindo por uma maior utilização do carbono no crescimento radical, permite à população vegetal realizar uma melhor exploração dos recursos mais limitantes do meio.

## EFEITOS COMBINADOS DE LIMITAÇÕES HÍDRICAS E MINERAIS

Dentre os fatores limitantes a deficiência de N e de água são os mais universais e freqüentemente a combinação destas duas limitações é que estão presentes afetando o rendimento. Um exemplo que ilustra bem a desviação do modelo de produtividade potencial devido a deficiências destes fatores é dado por Lawlor (1995) conforme ilustrado na figura 18. Tanto a deficiência de N como de água diminuíram o máximo IAF e a duração da área foliar e por conseqüência afetaram a interceptção da radiação e eficiência de conversão (EUR). A comparação das reduções relativas dos determinantes da produtividade em função da diminuição no suprimento de N mostrou uma diminuição progressiva da taxa fotossintética das folhas, da eficiência de conversão, da interceptção da luz, da produção de biomassa e do IAF. A produção de biomassa foi, desta forma, não apenas função da quantidade de radiação interceptada mas também do metabolismo da planta. O efeito da deficiência de N e de água manifestou-se no decréscimo da máxima taxa de fotossíntese. O menor IAF foi determinado por uma menor taxa de perfilhamento, menor número de folhas e de menor tamanho e um aumento na senescência. O decréscimo na EUR em função de deficiências de N e água é uma conseqüência da menor eficiência metabólica, particularmente pelo decréscimo na fotossíntese, uma vez que a respiração por unidade de matéria seca não foi afetada pelos tratamentos. O decréscimo na fotossíntese líquida resultou de um decréscimo no conteúdo de fotoassimilados por unidade de área foliar. Havia menos clorofila e Rubisco, reduzindo, respectivamente a captura de energia pelos tilacóides e a capacidade de carboxilação. A modificação na EUR é relativamente pequena, sugerindo que o metabolismo fotossintético e respiratório são afetados muito menos do que o número e tamanho dos órgãos formados.

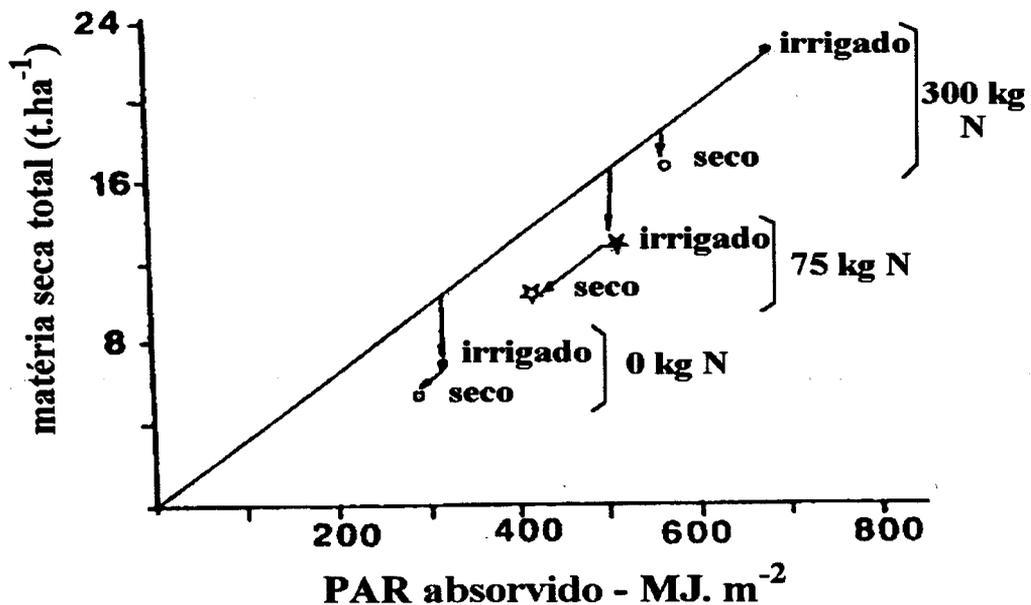


Figura 18. Matéria seca aérea total de trigo em função da quantidade de radiação fotossinteticamente ativa absorvida durante a estação de crescimento. A cultura irrigada que recebeu 300 kg N representa a produção potencial (linha sólida) (Lawlor, 1995).

## FLUTUAÇÃO DAS RESERVAS DE CARBONO

O carbono assimilado além da demanda para manutenção, crescimento e reprodução **pode ser considerado** como um excesso que pode ser temporariamente armazenado nos **órgãos mais permanentes** da planta (raízes, coroa, rizomas, estolões, bases dos caules). Mas numerosas **interações** entre os fatores bióticos e abióticos podem modificar esta relação fonte (folhas **fotosintetizantes**) : **demanda** (órgãos de acumulação). Assim, dependendo da combinação de **fatores do meio** os carboidratos de reserva podem constituir uma fonte ou uma demanda. Deste modo, por exemplo, altos níveis radiação na presença de temperaturas adequadas e ausência de **limitações** hídricas ou minerais determinam máxima atividade meristemática da parte aérea e **toda a produção** de assimilados é direcionada para estes pontos de demanda, com pouco ou **nenhum excedente** para constituir reservas. A prioridade é maximizar o crescimento da parte **aérea para otimizar** a captura da radiação. No entanto, se a área foliar é reduzida, como é o **caso após um corte** ou pastejo, a fotossíntese atual pode ser insuficiente para atender a demanda e os carboidratos de reserva podem ser remobilizados para atender ao déficit entre a oferta de **fotossíntese atual** e a demanda dos pontos de crescimento. Neste caso os carboidratos **constituem uma fonte**. Se as condições favoráveis persistem, o aumento do IAF determinará um **gradativo** aumento da fotossíntese atual, com conseqüente redução da demanda por carboidratos de reserva até que eles não necessitem mais atuar como fonte.

De acordo com o esquema da figura 12 a planta cumpre um programa morfogênico que **estabelece uma ordem de prioridade** para a utilização do carbono fixado através da fotossíntese. A acumulação de reservas de carbono no esquema em questão aparece como a última prioridade. Assim, é de se supor que em condições ambientais que maximizem o crescimento da parte aérea não haja acúmulo de reservas e que isto só ocorreria quando as condições ambientais não forem favoráveis para máximo desenvolvimento de folhas e caules, como acontece em condições de deficiência hídrica moderada ou temperaturas abaixo do ótimo. Isto pode ser verdadeiro para plantas isoladas e de hábito indeterminado onde não havendo limitação de luz há uma quase constante emissão de novos pontos de crescimento através do perfilhamento ou ramificações que determinam um nível de demanda crescente. Em condições de populações densas, uma vez que a comunidade atinge o IAF teto, modificam-se as condições de luminosidade nos estratos inferiores da **vegetação**, e ocorre inibição ao surgimento de novos pontos de crescimento, estabilizando a demanda. Nestas condições, a oferta de carbono da fotossíntese atual pode então constituir um "excedente" que é então armazenado sob a forma de reservas.

As reservas cumprem importante papel na sobrevivência das plantas perenes. Plantas capazes de armazenar grandes quantidades de carboidratos são mais aptas a sobreviver durante períodos desfavoráveis. McCarthy e Price (1942) e Smith (1964) já relacionavam a quantidade de reservas da planta com a sobrevivência ao inverno e Hanson e Stoddart (1940) também mostraram que plantas com baixos níveis de reserva eram mais suscetíveis à deficiência hídrica. Decorre daí a necessidade de adotar sistemas de manejo que permitam às plantas acumular um adequado nível de reservas antes da ocorrência de períodos desfavoráveis como seca ou inverno rigoroso.

No entanto, o padrão de acúmulo de reservas não é o mesmo para todas as plantas. Enquanto algumas plantas apresentam um comportamento cíclico (utilização-acúmulo) após cada corte, outras somente acumulam reservas no final da estação de crescimento ou após atingir determinado estágio fisiológico como demonstrado, por exemplo, por Nelson e Smith (1968) para alfafa e cornichão cv. Empire respectivamente. Diferenças entre genótipos também devem ser consideradas. Araújo e Jacques (1974) verificaram que o cornichão cv. São Gabriel apresenta flutuação cíclica de glicídios de reservas tal como alfafa, diferindo portanto do comportamento citado por Nelson e Smith para a cv. Empire.

A importância das reservas no vigor da rebrota após um período de dormência ou após desfoliação é largamente demonstrado por inúmeros trabalhos (Alberda, 1957; Baker e Garwood 1961; Ward e Blaser 1961; Smith, 1962; Wolf, 1967; Reynolds 1969 e 1971; Laycock e Conrad 1969; Ueno e Smith, 1970; Greub e Wedin, 1971a e b; Trlica e Cook, 1971, 1972; Monks e Jacques, 1973; Araújo e Jacques, 1974; Jacques et al., 1975;). Muito embora boa parte das reservas sejam utilizados na respiração, trabalhos utilizando  $^{14}\text{C}$  mostram que uma parte é utilizada como material estrutural no início do rebrote (Wolff, 1967; Pearce et al., 1969; Smith e Marten, 1970; Wolf e Blaser, 1971; Dufour, 1986; Morot-Gaudry, 1987), condicionando a

velocidade de recuperação do índice foliar necessário para que cada haste possa se tornar independente (autotrófica) do ponto de vista do carbono. Ta *et al.* (1990) demonstram que a transferência do carbono de reserva para o crescimento da parte aérea durante as duas primeiras semanas de rebrote representou apenas 12% do total de reservas, enquanto as perdas por respiração foram de 40%. Estes resultados estão em acordo com Pearce *et al* (1969), que verificaram apenas 19% do carbono foi transferido para a parte aérea até 28 dias após a desfoliação, sendo que a maior parte desta transferência ocorreu entre o 3° e o 15° dia. Isto significa que maior importância ainda se deve dar à manutenção de um alto nível de reservas, capaz de responder pelas necessidades de manutenção do sistema radical e ainda atender a demanda da rebrota.

O exemplo apresentado por Blaser (1988) e que adaptamos na tabela 4, ilustra com perfeição a necessária interação entre área foliar residual e disponibilidade de reservas, mostrando o papel até certo ponto preponderante da existência de um alto nível carboidratos estocados na determinação do vigor do rebrote.

Tabela 4. Efeito do nível de reservas de carboidratos na base do colmo de *Dactylis glomerata* L., sobre algumas características do rebrote (adaptado de Blaser, 1988)

Nível de reservas	Alto		Baixo	
Área foliar residual/haste	5,0 cm	0,25 cm	5,0 cm	0,25 cm
<u>Características do rebrote</u>				
- compr. folha (cm)	2,54	1,65	1,54	1,14
- nº perfilhos/haste	3,8	3,0	1,5	1,5

## EFEITOS DA FORMA DE UTILIZAÇÃO DA PASTAGEM

Todos os princípios básicos que até aqui discutimos não podem ser considerados sem a presença do animal. Com efeito, eles devem agora ser incorporados nas práticas de manejo do pastejo. Este deve ser entendido como a forma de permitir que o animal colha aquilo que é necessário ao produto final pretendido, isto é, na quantidade e qualidade que permite garantir a maior produção possível por animal, pelo máximo período possível, isto é, sem comprometer a produção da pastagem.

Vimos que a produção de forragem é consequência da disponibilidade do meio (temperatura e radiação) limitada pela disponibilidade de fatores manejáveis, basicamente nutrientes e água. A remoção de parte desta limitação pela insumos como por exemplo fertilizantes ou irrigação, vai depender da potencialidade permitida pelo clima e, é claro, da relação custo-benefício. As relações de custo dificilmente podem ser muito alteradas para um dado nível de insumos e por isto devemos concentrar os esforços em maximizar os benefícios, isto é, otimizar a produção animal. Ora a produção animal entendida como a produção por área é o produto da produção individual de cada animal pelo número de animais por área. O grande dilema no manejo de pastagens é que ambos não podem jamais ser obtidos simultaneamente. Com efeito, baixas lotações podem permitir maiores ganhos por animal devido ao aumento da quantidade de pasto disponível para cada animal e à melhor qualidade da forragem consumida uma vez que este tem condições de selecionar sua dieta. No entanto, o baixo número de animais por área faz com que o ganho por área seja baixo. Inversamente, altas lotações também podem determinar baixo ganho por área pois o ganho por animal é limitado pela baixa disponibilidade de forragem por animal que determina maior dispêndio diário de energia no processo de pastejo (maior número de bocados e menor tamanho de cada bocado) e menor qualidade ingerida devido à impossibilidade de selecionar sua dieta.

No entanto, lotação não guarda relação alguma com a quantidade de forragem disponível. A lotação na propriedade como um todo é relativamente fixa, só variando com a venda ou entrada de animais. Mas, a produção de forragem varia entre espécies e varia entre estações ou mesmo dentro de uma mesma estação do ano em função das flutuações climáticas. Isto faz com que a oferta de forragem por animal seja variável, conduzindo a ganhos/área e por animal variáveis e nem sempre compatíveis com o objetivo pretendido.

É necessário, portanto utilizar uma unidade de medida que sirva de referência para ajustar a oferta de forragem à demanda. Mott (1960) definiu o termo *pressão de pastejo* como o número de animais por unidade de forragem disponível. A expressão desta medida em termos de

kg de matéria seca disponível para cada 100 kg de peso vivo por dia tem se mostrado satisfatória (Escosteguy, 1990; Corrêa, 1993). Tem-se agora um parâmetro que relaciona a planta e o animal e que permite controlar a oferta por animal no nível pretendido e que é baseada na capacidade de consumo do animal, função de seu peso corporal. Torna-se assim possível controlar a oferta no nível pretendido para obter a desejável relação entre ganho por animal com o ganho por animal conforme generalizado na figura 19.

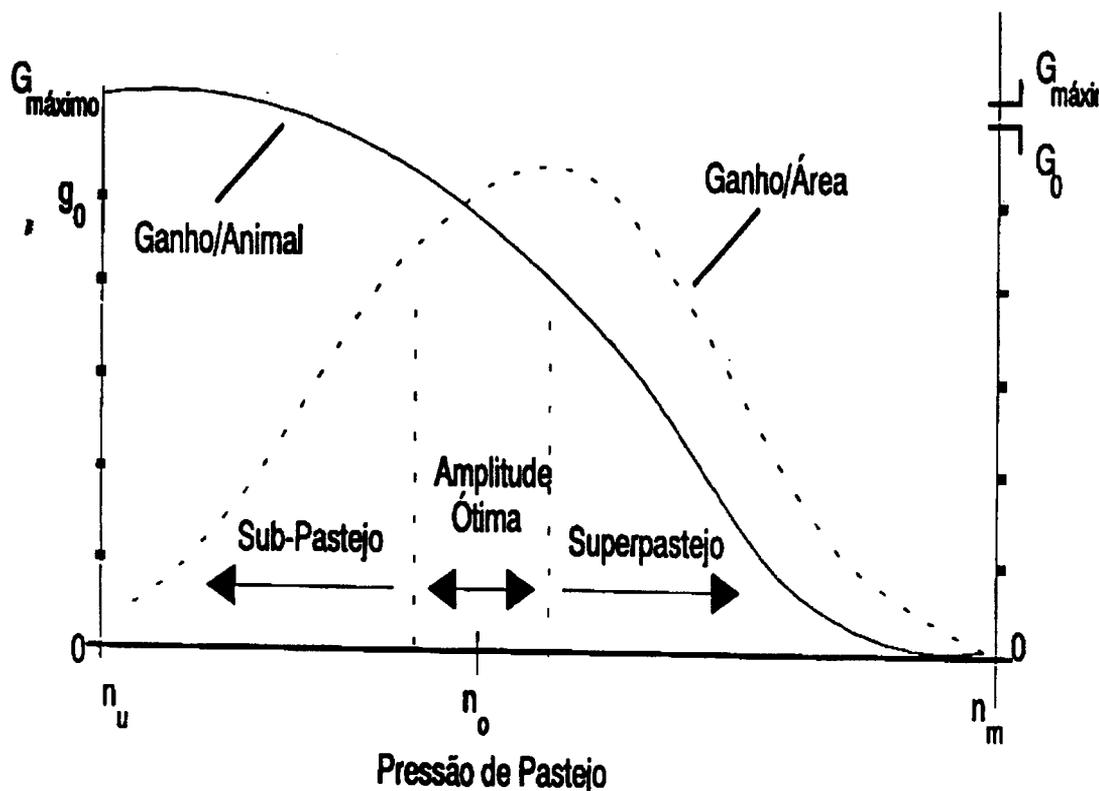


Figura 19. Influência da pressão de pastejo ( $n$ ) sobre o ganho por animal ( $g$ ) e sobre o ganho por área ( $G$ ) (Mott, 1960).

Conforme Maraschin (1994) "a relação entre pressão de pastejo  $n$  e o ganho por animal  $g$  e ganho por unidade de área  $G$  mostra que entre  $n_u$  e  $n_o$  o ganho por animal é função da variação na qualidade da forragem. Se a forragem for homogênea o ganho por animal é função da variação na qualidade da forragem. Se a forragem for homogênea o ganho por animal será constante entre  $n_u$  e  $n_o$ . O ganho máximo por animal  $g_{max}$  variará com espécies e misturas e grau de pastejo seletivo, semelhante ao que ocorre no pastejo de desponte. De  $n_o$  a  $n_m$  o ritmo de consumo da forragem e o ganho por animal é determinado pela disponibilidade de forragem por animal por dia. Aumentos na lotação da pastagem levam ao ponto  $n_m$  onde os animais conseguem apenas uma dieta de manutenção. Neste ponto a forragem produzida está sendo completamente utilizada. É o que acontece no pastejo dos rapadores. O ganho máximo por área  $G_{max}$  é alcançado quando  $n > n_o$  e com algum sacrifício no ganho por animal. Se se mantém  $n < n_o$  o ganho por animal aumenta mas a produção por área é menor. A pressão de pastejo ótima deve ser considerada como uma amplitude de utilização que permita um ajuste prático entre ganho por animal e por unidade de área."

A lotação passa a ser considerada agora como um meio para controlar a oferta por animal e mais ainda, se relacionada ao peso dos animais, permite relacionar esta oferta com sua capacidade de ingestão e, por conseqüência, sobre a possibilidade do animal selecionar sua dieta.

Se relacionarmos pressão de pastejo com a reação da pastagem podemos agora analisar o que acontece com as plantas ou seja qual a sua resposta à intensidade de desfoliação.

Em outras palavras, o que acontece com o IAF e seus reflexos sobre a captação de luz e consequentemente sobre a taxa de crescimento e senescência da pastagem. Podemos agora utilizar mais um parâmetro que relaciona diretamente a fisiologia vegetal e que permite controlar a oferta e regular a resposta da pastagem à eficiência de consumo desta oferta pelo animal.

Existem duas características básicas que devem ser consideradas para entender o efeito do manejo na produção da pastagem. Primeiro, uma vez que há um constante surgimento e morte de tecidos numa pastagem em crescimento, todo o material que não é colhido acaba morrendo e é perdido. Esta dinâmica de surgimento e morte é sem dúvida a origem de considerável "perda" da produção real. Numa pastagem cujo intervalo médio de surgimento de folhas é de cerca de 10 dias e que mantém três folhas vivas por haste, por exemplo, uma quantidade equivalente à massa de folhas vivas de toda a pastagem senesce e é substituída a cada mês. Assim, em contraste com outras culturas que só são colhidas no final do ciclo, as pastagens devem ser colhidas repetidamente.

Em segundo lugar, o que é colhido através do pastejo são predominantemente as folhas ou seja os tecidos fotossintetizantes. Desta forma, a maneira como a forragem é colhida afeta profundamente o grau de remoção destes tecidos, com consequência sobre o crescimento posterior. O objetivo do manejo do pastejo deve ser o de conseguir um compromisso entre a conflitante demanda das plantas, que necessitam área foliar para a fotossíntese, e a necessidade de remover folhas para alimentar o animais.

A forma de utilização das pastagens com animais varia em função da frequência com que uma mesma área é pastejada, ou seja, do intervalo de tempo entre um pastejo e outro, do tempo em que os animais permanecem pastejando a mesma área e da intensidade com que este pastejo remove a parte aérea das plantas. Estes são chamados "componentes do sistema de pastejo". A combinação dos dois primeiros componentes determina o sistema de pastejo, que convencionalmente conhecemos como pastejo contínuo e pastejo rotativo. Num pastejo contínuo a área permanece com animais durante todo o ano ou parte dele, de modo que, neste caso o intervalo entre um pastejo e outro ou seja o tempo de descanso é zero. Isto não significa que todas as plantas estejam sendo pastejadas continuamente. Com efeito, a frequência com que uma planta é pastejada no pastejo contínuo depende da relação entre a carga animal (lotação x peso vivo) e a disponibilidade de pasto, que determina a pressão de pastejo, das características das plantas presentes e do tipo e categoria de animal utilizado. Já no pastejo rotativo existem períodos em que o animal permanece sobre a área e períodos em que estes são removidos da área, permitindo então o crescimento ininterrupto da planta na ausência do efeito animal. Em ambos os sistemas, um dos fatores determinantes do comportamento produtivo da pastagem é a pressão de pastejo, que determina quanto da superfície de folhas, portanto da superfície de captação da energia luminosa é removida. Mas o próprio sistema de pastejo (contínuo ou rotativo) pelas suas características diferenças quanto à presença do animal determinam um comportamento diferenciado das pastagens sobretudo no que se refere à sua estrutura, com implicações no crescimento, via efeito no IAF.

## EFEITOS DO PASTEJO CONTÍNUO

A estrutura de uma pastagem varia consideravelmente em relação ao manejo imposto. Pastagens mantidas com baixo IAF em pastejo contínuo apresentam um grande número de pequenas hastes. Ao contrário, pastagens em que a pressão de pastejo é baixa apresentam um IAF maior e são caracterizadas por um menor número de hastes de maior tamanho. Estas adaptações morfológicas (plasticidade fenotípica) tem importantes consequências no padrão e severidade da desfoliação sofrida pelas plantas individuais na pastagem. Quando uma pastagem mantida com alto IAF e por consequência, apresentando um pequeno número de hastes grandes, é desfoliada severamente isto resulta em remoção de uma substancial proporção das folhas e a posterior expansão e restauração da área foliar depende das reservas (Davies 1965; Davidson e Miltorpe, 1966a e b). Por outro lado, uma pastagem pastejada severamente por um longo período não pode depender continuamente das reservas pois estas não são reestabelecidas devido ao baixo IAF. Entretanto, quando uma pastagem é mantida com baixo IAF algumas plantas tem uma capacidade de reagir modificando sua estrutura e passam a produzir um maior número de hastes por planta mas de menor tamanho (entre-nós mais curtos) e com folhas também de menor tamanho e desta forma passarão a ser desfolhadas apenas parcialmente

tornando-se portanto capazes de manter a produção a partir da fotossíntese atual (Hodgson e Ollerenshaw, 1969; Morris, 1969).

A contínua remoção de folhas pelo animal em pastejo tem um profundo efeito na capacidade fotossintética das folhas remanescentes. Em pastagens mantidas continuamente com baixo IAF as novas folhas são produzidas sob alta luminosidade, sem serem sombreadas pelas folhas mais velhas e, desta forma desenvolvem uma alta capacidade fotossintética (Woledge 1973, 1977, 1978). Entretanto, em altas pressões de pastejo muitas folhas são removidas ainda jovens ou mesmo ainda na fase de expansão. Assim, uma proporção importante das folhas fotossinteticamente mais eficientes é removida e a fotossíntese do dossel diminui progressivamente com o aumento da intensidade de desfolhação (Parsons et al., 1983a; King et al., 1984). Por esta razão apesar do alto potencial fotossintético das folhas e da adaptação morfológica das plantas mantidas em baixo IAF em pastejo contínuo, isto não é suficiente para compensar a redução na área foliar, redundando em menor produtividade da pastagem.

Desta forma o pastejo contínuo pode ser prejudicial à produção animal em altas pressões de pastejo ao reduzir a oferta de forragem através de seu efeito sobre o IAF global. No entanto, em baixas pressões de pastejo que determinem a manutenção de um IAF próximo à máxima interceptação da radiação, o pastejo contínuo pode ser mais favorável que o pastejo rotativo pois mantém um IAF constante ao longo da estação favorável evitando o acentuado declínio na interceptação devido a drástica redução do IAF após a desfolha que se observa no pastejo rotativo, sobretudo se a rebrota coincide com um período de alta disponibilidade de energia luminosa como na primavera ou verão. Conforme sugerem Donald e Black (1958) e McMeekan (1960) *o pastejo contínuo oferece uma oportunidade para manter a pastagem num IAF em que praticamente toda a radiação incidente durante a estação favorável é interceptada, maximizando desta forma a assimilação fotossintética.*

A intensidade do pastejo contínuo afeta não apenas a capacidade fotossintética bruta da pastagem mas também tem um pronunciado efeito na taxa de respiração e na quantidade de assimilados que são destinados às partes da planta não colhíveis. Alto IAF determina alta taxa de respiração, que resulta da maior fotossíntese bruta e da maior massa de tecidos vivos que a planta tem de manter (McGree, 1970). Entretanto, em termos proporcionais, esta "perda" é similar tanto em pastagens mantidas com alto como em baixo IAF, representando cerca de 45% da fotossíntese bruta (Parsons et al., 1983b). De maneira similar, a quantidade de fotoassimilados que é alocada às partes não colhíveis, sobretudo raízes, é maior em alto IAF mas a proporção alocada é similar à de um baixo IAF, representando cerca de 10%. Disto resulta que a taxa de fabricação das partes aéreas em pastejo contínuo é maior em alto IAF do que em baixo IAF.

O efeito mais pronunciado da intensidade do pastejo contínuo é revelado no grau de consumo dos tecidos produzidos muito mais do que nas perdas por senescência. Na figura 20, Parsons et al. (1983b) apresentam uma generalização do efeito da intensidade de desfolha na relação entre fabricação e senescência em pastagens submetidas a pastejo contínuo. Numa pastagem mantida em alto IAF a fotossíntese e, portanto a taxa de fabricação de novos tecidos é próximo do máximo. Entretanto, para manter este alto IAF é necessário que apenas uma pequena parte dos tecidos produzidos sejam consumidos, de forma que uma considerável proporção de tecido foliar permaneça na planta, contribuindo para manter a alta taxa de fotossíntese. Mas isto, inevitavelmente, também contribui para uma alta taxa de perdas por senescência, pois segundo Grant et al. (1983) a senescência aumenta de forma quase linear com a manutenção de IAF crescentes.

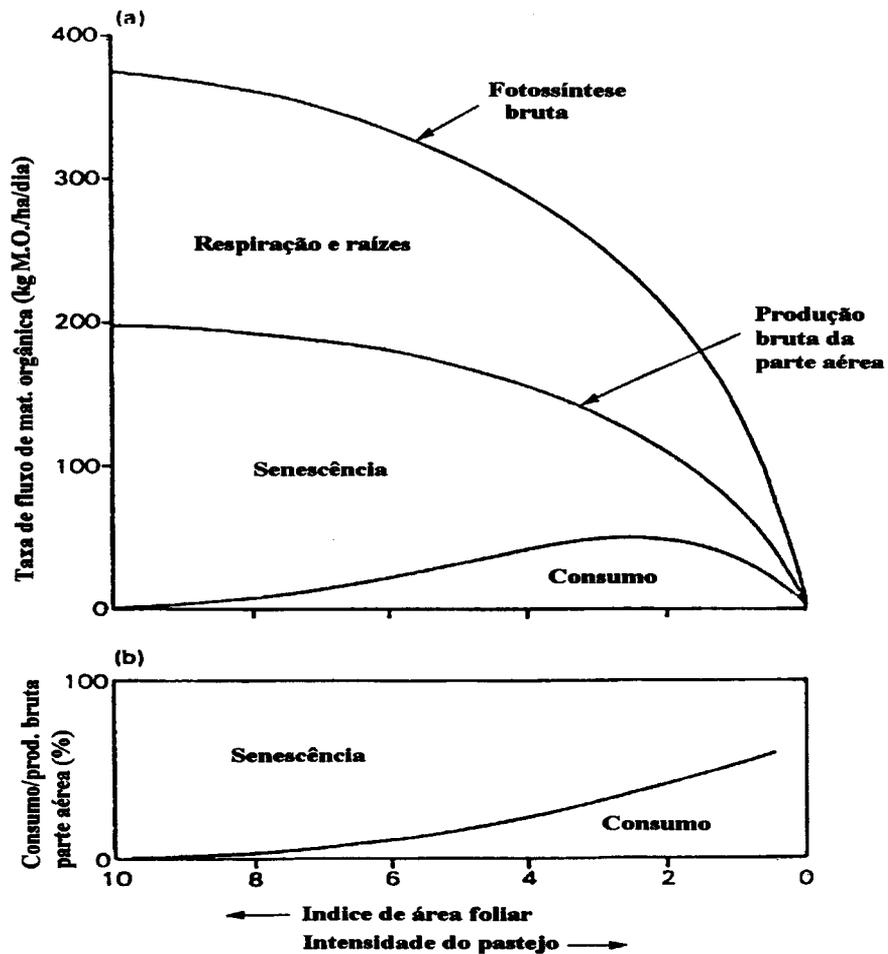


Figura 20. (a) Efeito da intensidade do pastejo contínuo sobre os componentes da produção e sobre o consumo de uma pastagem mantida a diferentes níveis de IAF através de pastejo contínuo. (b) Variação na eficiência de utilização expressa como porcentagem de consumo da biomassa aérea produzida em cada IAF (Parsons *et al.*, 1983b)

Com o aumento da intensidade de desfolha como ocorre com o aumento na pressão de pastejo, uma maior proporção dos tecidos produzidos é colhida e apenas uma pequena proporção permanece na pastagem senescendo posteriormente. Inicialmente este aumento na utilização compensa o efeito negativo da redução da fotossíntese para fabricação de novos tecidos e a quantidade colhida por área aumenta. Entretanto se a taxa de utilização da biomassa produzida continua a aumentar, a grande remoção de tecidos fotossintetizantes determina uma considerável redução no IAF e na quantidade de radiação interceptada e a quantidade colhida por área diminui. Estas considerações implicam em que numa situação de pastejo contínuo a manutenção de um IAF próximo daquele que assegura a máxima interceptação da radiação não coincide necessariamente com a máxima produção colhível pelo animal. Segundo Parsons (1988), a máxima produção colhível é conseguida num IAF abaixo do ótimo para produção de biomassa, mas que permite a melhor oportunidade de colheita de material vivo. Isto parece conflitar com o que afirmamos anteriormente e que exemplificamos nas figuras 9 e 10, de que a máxima interceptação e por conseguinte a máxima taxa de crescimento só são atingidas em níveis de IAF nos quais cerca de 95% da radiação é interceptada. Entretanto estes dados assim como de inúmeros outros autores que o corroboram, referem-se a um contínuo aumento do IAF após um corte ou pastejo e na ausência de desfolhação posterior, o que é diferente de um sistema de pastejo contínuo em que o IAF se mantém estável através do controle da pressão de pastejo.

Nesta condição a taxa de crescimento varia pouco e, por consequência, a taxa de senescência também é relativamente constante.

## PASTEJO ROTATIVO

As muitas vantagens do pastejo rotativo, representadas pela possibilidade do uso de mais de um grupo de animais, pastejo diferido, colheita mecânica do excedente em períodos favoráveis, etc., são, no entanto, dependentes do adequado conhecimento da resposta da pastagem a diferentes períodos de descanso, duração do período de pastejo, e da intensidade da desfolha, que condicionam as características fotossintéticas da pastagem, o nível de perdas por senescência e os danos causados durante o pastejo.

A capacidade fotossintética da pastagem após uma desfolha depende da quantidade de área foliar residual e da capacidade fotossintética destas folhas remanescentes. A capacidade fotossintética de uma folha é dependente do ambiente luminoso em que estas folhas foram formadas. Numa pastagem que atingiu alto IAF as folhas que permanecem após o pastejo não são adaptadas à alta luminosidade incidente sobre elas quando as folhas superiores que as sombreavam são removidas pois foram formadas em baixa luminosidade e normalmente também em temperaturas mais baixas. Folhas formadas sob baixa luminosidade apresentam menor eficiência fotossintética em baixas intensidades luminosas e tem baixa capacidade de readaptar a níveis mais altos (Prioul *et al.*, 1980a e 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 uma baixa capacidade fotossintética apesar da alta incidência de radiação e como consequência o rebrote inicialmente é lento até que um suficiente número de novas folhas tenha se expandido e passem a contribuir substancialmente na fotossíntese da cultura.

A quantidade de área foliar residual é função da intensidade da desfolha determinada pela pressão de pastejo imposta ou da altura do corte no caso de uma desfolha mecânica. Numa desfolha severa em que a maior parte do tecido fotossintetizante é removido, a fixação do C pode ser insuficiente para assegurar a manutenção dos tecidos remanescentes e para a síntese de nova área foliar. Nesta condição a produção de novas folhas necessita ser suportada inicialmente pelo aporte de reservas. Uma vez que ocorrem "perdas" de C pela respiração determinada pela síntese dos novos tecidos há uma perda inicial de massa da vegetação (balanço de C negativo). Este balanço de C apenas se tornará positivo depois que a área de folhas produzidas a partir das reservas seja suficiente para assimilar uma quantidade de carbono que exceda as perdas por respiração e senescência. Como resultado, mais severa é a desfolhação maior é a fase de balanço negativo.

Os trabalhos de Brougham (1956;1957) ilustram bem o efeito da severidade da desfoliação sobre a restauração do IAF e a interceptação da radiação. Nestes 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 severidade da desfolha determinou uma grande redução na quantidade de luz interceptada imediatamente após o corte mas também determinou um grande aumento no tempo 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 necessário respectivamente 16 e 24 dias. Este tipo de resultado assume o mesmo padrão da recuperação da taxa de crescimento simulada num modelo mecanista apresentado por Parsons (1988) ilustrado na figura 21a.

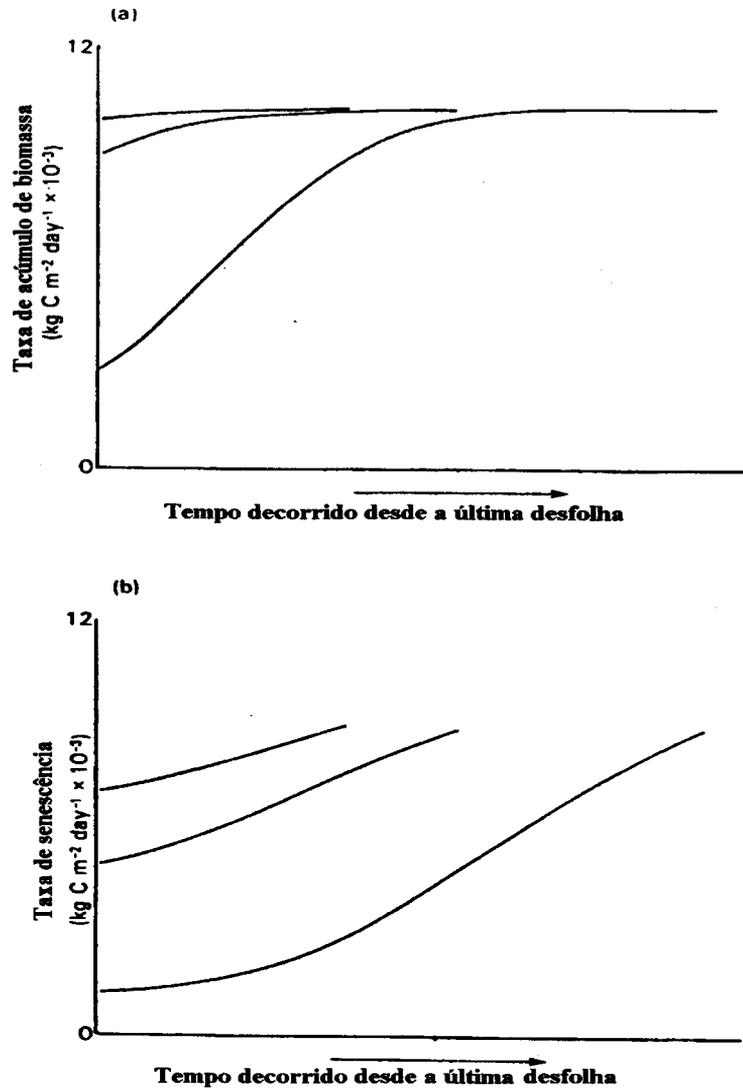
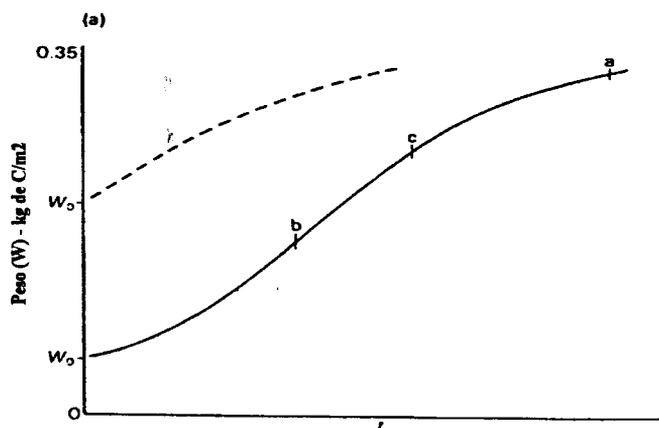


Figura 21. Efeito de três intensidades de desfolha sobre (a) a taxa de acúmulo de biomassa aérea e (b) a taxa de senescência, desde o momento da desfolha até o momento em que a cultura intercepta 95% da radiação incidente (Parsons, 1988).

Mas além deste efeito direto da intensidade da desfolha sobre a capacidade fotossintética do rebrote é necessário também considerar o seu efeito sobre a taxa de perdas por senescência. Mais intensa é a desfolha menor é a quantidade de folhas velhas remanescentes e maior é a renovação. Desta forma, num pastejo leve muitas das folhas restantes tem já uma certa idade e mais cedo entrarão em senescência, o que terá implicações no balanço crescimento-senescência e, por conseguinte, no intervalo entre pastejos. O mesmo modelo mecanista da figura 21a foi usado na figura 21b para simular o efeito da intensidade da desfolha sobre a taxa de senescência em termos de perdas de carbono/ $\text{m}^2/\text{dia}$ . O modelo demonstra como um aumento na intensidade de desfolha determina um decréscimo na taxa de senescência imediatamente após a desfolha e como aumenta o intervalo para atingir novamente a máxima taxa de senescência (senescência = crescimento).

A duração de vida das folhas é uma característica inerente ao genótipo embora possa ser afetado pelas condições ambientais conforme já relatado anteriormente. O conhecimento desta característica das espécies que compõem a pastagem é fundamental pois constituirá um referencial decisivo para a determinação do período de descanso ou seja do intervalo entre pastejos num sistema rotativo.

O uso do termo frequência de cortes ou desfoliações pode dar a impressão de que a pastagem é necessariamente utilizada a intervalos de tempo fixos. Vimos, no entanto, que as plantas não conhecem o calendário humano, pois a taxa de morfogênese é determinada pelas condições ambientais, notadamente a temperatura, sendo muito mais relacionada com um tempo térmico, conforme discutimos anteriormente relativamente à morfogênese. Se considerarmos as variações ambientais a que estão sujeitas as plantas, torna-se lógico que qualquer sistema rotativo baseado em intervalos de tempo fixo, ou permitirá perdas por senescência no caso da ocorrência de condições favoráveis ou, em condições ambientais desfavoráveis, determinará a utilização da pastagem antes do atingimento do IAF necessário para máximo crescimento. Além disso, a intensidade da desfolha também afeta o período necessário para a recuperação da pastagem como é obviamente demonstrado nas figuras 22 a e b. Após uma desfolha intensa, a duração do período de rebrota é aumentado e a pastagem continua por um considerável período de tempo a ter um ganho líquido de material vivo. Já numa desfolha leve o comprimento do período de ganho líquido de biomassa viva é reduzido e é mais difícil determinar o momento exato em o rendimento teto é atingido. Uma desfolha no momento do atingimento do rendimento teto (logo após "a" na figura 22a) determina claramente o momento de máxima produção colhível ( $W-W_0$ ) apesar da taxa de crescimento instantânea ( $dW/dt$ ) neste momento se aproximar de zero. Em "b" (figura 22b) a taxa de crescimento instantânea está no seu máximo mas o que deve nos interessar é a taxa média de crescimento, que representa o incremento em peso ( $W-W_0$ ) dividido pelo tempo ( $t$ ) decorrido à partir da desfolha, e que neste momento não é máxima. Quando o aumento da biomassa de uma pastagem após uma defoliação é do tipo sigmoide, como ocorre na desfolha intensa, a máxima taxa média de crescimento pode ocorrer após o momento de máxima taxa de crescimento instantânea mas antes do atingimento do rendimento teto, como acontece em "c", na figura 22.



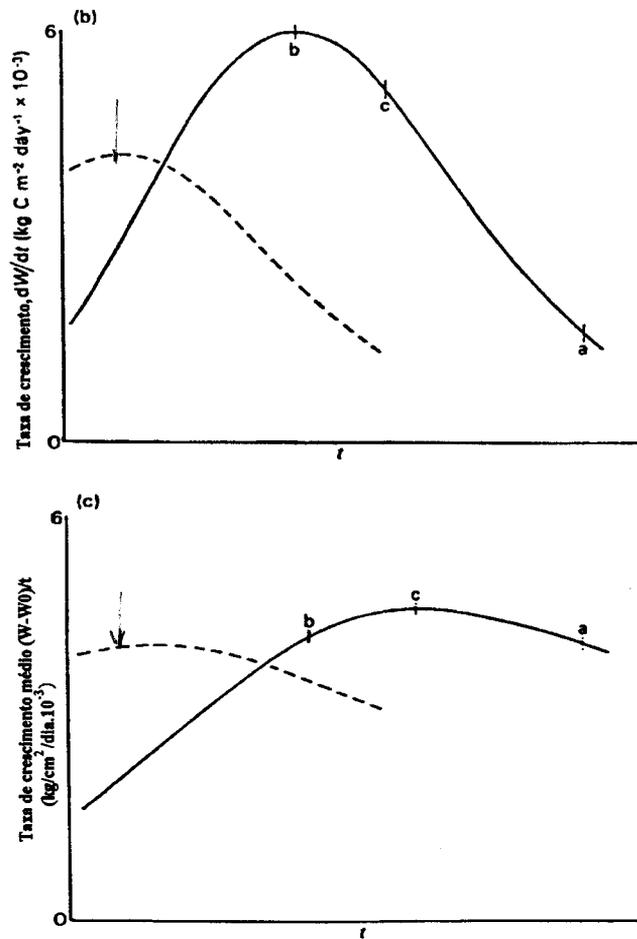


Figura 22. Efeito da intensidade da desfoliação (a) na evolução da biomassa aérea ( $W$ ), (b) na taxa instantânea de crescimento e (c) na taxa média de crescimento durante o período de rebrota de uma pastagem desfolhada levemente (linhas pontilhadas) ou severamente (linhas cheias) (Parsons, 1988).

Além das variações ambientais também há que se considerar as marcadas variações estacionais na fisiologia das plantas componentes da pastagem, que podem determinar que o período necessário para atingir o IAF ótimo sejam diferentes. Durante o período reprodutivo muitas espécies acumulam matéria seca por um tempo mais longo e atingem um IAF teto maior do que na fase vegetativa. Desta forma, o aumento do período de descanso na estação reprodutiva pode levar a um substancial aumento na produção líquida anual.

## CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE O EFEITO DO MÉTODO DE PASTEJO E A PRODUTIVIDADE DA PASTAGEM

O padrão de desfolhamento de uma pastagem depende primeiramente do método de pastejo ou seja se contínuo ou rotativo. No pastejo rotativo, em que os animais utilizam a forragem acumulada por um período variável de 12 a 72 h, a frequência de desfolha das folhas é estreitamente correlacionada com o intervalo de desfolha (tempo de descanso), o qual é determinado pelo sistema na propriedade como um todo. A intensidade de desfolha no pastejo rotativo pode ser expressa como a proporção do comprimento inicial da folha que foi removida no final do período de pastejo. Isto é válido em situações onde o tempo de permanência no potreiro é suficientemente curto para que se possa ignorar a alongação foliar no período em que os animais estão pastando a parcela. A intensidade de desfolha depende diretamente da carga animal e da duração do período de pastejo, os quais são ambos uma escolha do sistema de manejo.

Estudando a frequência de desfolha de perfilhos individuais sob o efeito de diferentes lotações em diferentes métodos de pastejo (em faixas, rotativo e contínuo) Wade (1991) conclui que a relação entre a frequência de desfolha de perfilhos individuais e a lotação era também válido para o pastejo contínuo observada em experimento anterior (Wade e Baker, 1979). A recíproca do intervalo médio entre duas sucessivas desfolhagens de um mesmo perfilho equivale à proporção de perfilhos pastejados cada dia, o que por outro lado pode ser interpretado como a proporção da área de pastagem que é desfolhada diariamente (Wade *et al.*, 1989). Assim, é possível demonstrar que no pastejo em faixas, com uma carga animal de  $150.10^3$  kg PV/ha/dia a área disponível é pastejada quatro vezes por dia (400% da área é pastejada por dia), enquanto que em pastejo contínuo (carga animal de  $1,3.10^3$  a  $8,1.10^3$  kg PV/ha/dia) apenas 6 a 20% da área é pastejada por dia. Para pastejo contínuo a área pastejada por dia equivale a intervalos de desfolhagem de 16 a 5 dias, o que está dentro dos valores encontrados por Hodgson (1966), Hodgson e Ollerenshaw (1969), Barthram e Grant (1984) para *L. perenne* e Mazzanti e Lemaire (1994) para *F. arundinacea*.

É interessante notar que para cargas similares, o intervalo médio de desfolha de um perfilho individual de *L. perenne* é similar ao de *F. arundinacea*, apesar da grande diferença na densidade e no tamanho dos perfilhos entre as duas espécies. Isto indica que a resposta plástica da pastagem traduzida pela relação entre tamanho e número de perfilhos não necessariamente afeta a frequência com que os perfilhos individuais são pastejados, apesar do efeito operar mais via severidade da desfolhagem do afixo. A frequência de desfolha depende unicamente da carga animal. Mazzanti e Lemaire (1994) demonstraram que a diferença na frequência de desfolha observada em níveis contrastantes de N aplicado na pastagem de Festuca em pastejo contínuo não era uma consequência direta do efeito da nutrição nitrogenada, mas a consequência das mais altas cargas animais necessárias para manter um IAF equivalente nos altos níveis de N aplicado. Análises mais detalhadas da desfolha de perfilhos individuais indica que a mais jovem folha expandida tem maior probabilidade de ser desfolhada do que folhas mais velhas (Barthram e Grant, 1984; Clark *et al.*, 1984). Mazzanti e Lemaire (1994) relatam intervalos médios de desfolha de 17, 15 e 27 dias para as folhas 1, 2 e 3 respectivamente (na ordem crescente de idade) para *F. arundinacea*, o que simplesmente reflete a posição relativa de folhas de diferente idade dentro do dossel.

A intensidade de desfolha pode ser estudada ao nível dos eventos de desfolhas individuais. Wade (1991) definiu a intensidade de desfolha como a redução no comprimento de um perfilho completamente estendido. Isto pode também ser descrito como profundidade de desfolha por que identifica camadas do dossel que são removidas por um simples desfolhagem. Wade *et al.* (1989) demonstram que com vacas leiteiras pastando tanto de forma contínua como rotativa numa ampla gama de alturas da pastagem, a profundidade média de desfolha parece ser uma proporção relativamente constante (35%) do comprimento do perfilho estendido,

independentemente do método de pastejo. Resultados similares foram obtidos por Edwards (1994) citado por Lemaire e Chapman (1996). Desta forma, tanto o pastejo contínuo como o pastejo rotativo podem ser vistos simplesmente como pontos de uma linha contínua na relação entre altura do perfilho e profundidade do pastejo e não como processos diferentes como normalmente tem sido considerado em muitas comparações e análises. O volume da pastagem consumida por dia pode ser calculada como o produto da profundidade do pastejo  $\times$  área pastejada, sendo esta última uma função da carga animal. Ao incluir-se informação sobre a densidade do perfil da pastagem torna-se então possível estimar a quantidade de forragem removida por dia (Hoden et al, 1991).

O pastejo contínuo cria uma situação onde o processo de desfolha é suficientemente leve para a simultânea reconstituição da camada pastejada enquanto que em pastejo rotativo, a desfolha e o processo de rebrota são mais claramente separados no tempo e desta forma são mais distinguíveis. Wade (1991) demonstrou que o comprimento do perfilho estendido (estritamente relacionado à altura da pastagem) e a densidade do perfil (que é relacionado com a densidade de perfilhos) são as principais características da pastagem que determinam a máxima taxa diária de remoção de forragem por vacas leiteiras. Mas ele também alerta que quando o processo de desfolha atinge a camada das bainhas foliares a taxa máxima de consumo diário diminui, como tem sido demonstrado em outros trabalhos (Chacon e Stobs, 1976; Hogson, 1985; Barthram e Grant 1984). Assim o comprimento de bainha é uma importante característica estrutural da pastagem a ser levada em conta no manejo em função de seu efeito na restrição do consumo e por seus efeitos na TAF (taxa de aparecimento de folhas), na TSF (taxa de senescência das folhas) e na plasticidade das gramíneas em resposta a variações na intensidade de desfolha.

Desta forma, a taxa de remoção de tecidos pelo pastejo pode ser quantificada com relação à densidade de perfilhos e à frequência e severidade da desfolha das folhas individuais. Como demonstrado acima, estes três componentes são independentes uns dos outros, e apenas a frequência de desfolha depende diretamente da carga animal. A densidade de perfilhos é influenciada pela carga mas de forma indireta e numa escala de tempo bem maior.

A eficiência de utilização da forragem através do pastejo pode ser definida como a proporção da forragem disponível que é removida pelos animais antes de ocorrer senescência, a qual depende da proporção do comprimento da folha que escapa da desfolha. Desta forma, a otimização da eficiência de utilização requer o conhecimento da duração de vida da folha na pastagem e dos fatores que influenciam a severidade de desfolha, como descrito acima. Como foi demonstrado por Mazzanti e Lemaire (1994), a proporção da lâmina foliar que escapa da desfolha e eventualmente senesce pode ser estimado pela relação entre duração de vida da folha e intervalo de pastejo, o qual determina o máximo número de vezes que uma folha individual pode ser desfolhada. Sob pastejo contínuo, a proporção da lâmina foliar removida a cada pastejo é relativamente constante (50%) (Mazzanti e Lemaire (1994). Assim, com uma duração média de vida da folha de 40 dias para *F. arundinacea*, e um intervalo médio de desfolha de 20 dias, uma máxima eficiência teórica de 75% é predita; isto é consistente com a máxima eficiência de utilização de 73% medida em pastejo contínuo por Mazzanti e Lemaire (1994). Estes autores demonstraram que a deficiência de N leva a baixa eficiência de utilização (57% comparado com 73% num ótimo suprimento de N) apenas por causa de um intervalo de desfolha mais longo (28 dias comparado com 20 dias sob ótimo N) como uma consequência direta de uma baixa carga, como mostrado anteriormente. Assim, é possível concluir que no pastejo contínuo em que o IAF é mantido constante, qualquer redução na produção de tecido foliar, como aquela causada por redução no suprimento de N, irá determinar um posterior decréscimo na carga animal se se quiser manter a condição da pastagem. Isto por seu lado determinará um decréscimo na eficiência de utilização do sistema. A magnitude de tais efeitos pode ser dependente da duração de vida da folha das espécies presentes na pastagem e esta variável necessita ser considerada quando se planeja sistemas para otimizar a eficiência de utilização. Teoricamente esta redução na eficiência do pastejo induzida por um decréscimo no crescimento da pastagem e na carga animal deve ser maior para espécies com curta duração de vida das folhas do que para espécies com maior duração de vida das folhas.

No pastejo rotativo, a frequência de desfolha é determinada pela frequência com que os animais são movimentados de um potreiro para outro, o que é função do tamanho do potreiro, número de ptreiros, taxa de acúmulo líquido de forragem e número de animais. Assim, num tal sistema, a duração média do período de descanso pode ser ajustada de forma a minimizar a

perda de tecidos foliares devido à senescência, desde que a lotação e a duração o período de pastejo sejam suficientes para remover a máxima proporção da forragem acumulada. Neste sistema, pode ser possível manter uma alta eficiência de utilização apesar da diminuição no crescimento da pastagem e, por conseqüência, na lotação. Desta forma, a redução na lotação que resulta da extensificação do sistema pode levar ao uso de um sistema rotativo com um apropriado período de descanso (mais curto do que a duração média de vida das folhas) no lugar de um sistema de pastejo contínuo. No pastejo rotativo pode ser possível manter um equilíbrio estável entre consumo de forragem e crescimento da pastagem e assim evitar um excesso de acúmulo de material senescente e o desenvolvimento de áreas de rejeição com alto conteúdo de material morto. Cabe, no entanto lembrar sempre que a senescência é inevitável em função da necessidade de priorizar a produção por animal, o que conduz necessariamente a ofertas de forragem muito acima da capacidade de ingestão dos animais.

A otimização da produtividade da pastagem requer que se considere todas as variáveis que influenciam a eficiência de utilização, juntamente com o objetivo de manter a máxima taxa de acumulação de forragem verde. Para alguns métodos de utilização tais como o pastejo contínuo isto imediatamente trás à luz o conflito que existe entre manejar a pastagem para maximizar o crescimento (mantendo alto IAF) versus manejar a pastagem para maximizar a produção colhida (alta lotação e desfolha freqüente). Uma solução entre estes dois extremos necessita ser encontrada para cada condição e tipo de pastagem. Para as condições do Reino Unido, os trabalhos de Bircham e Hodgson (1983) e Parsons *et al.* (1983b), por exemplo, apontam para a manutenção de um IAF na faixa entre 2 e 4.

Para otimizar a produção colhida em sistemas rotativos, análises teóricas baseadas em modelos mecanistas de funcionamento da pastagem (Parsons *et al.*, 1988; Robson *et al.*, 1988) mostram que esta deve ser colhida ao final da fase exponencial de acúmulo da biomassa aérea, o que coincide com a máxima taxa média de crescimento (kg de MS acumulada por dia) para o período total de rebrote, e não quando ocorre a máxima taxa instantânea (figura 23). Para uma pastagem que inicia o rebrote a partir de um alto IAF residual, o melhor momento para a colheita irá ocorrer quando a taxa de crescimento instantânea ainda é máxima, ao contrário da figura 23, onde o IAF residual era baixo. Entretanto, naquela situação de alto IAF, o tempo decorrido entre o início do rebrote e o ótimo momento de colheita será menor (Parsons *et al.*, 1988), pois em geral quanto mais alto o IAF residual menor é o tempo decorrido até o momento ótimo de colheita (figura 24). No entanto, é necessário salientar que com o aumento do IAF residual (menor severidade de desfolha), o modelo prediz que a máxima taxa de crescimento médio irá inicialmente aumentar e então decrescer (figura 24), o que reflete perdas no potencial de produção devido ao efeito do sombreamento em altos IAF sobre a capacidade fotossintética das novas folhas formadas. Numa pastagem que atingiu alto IAF as folhas que permanecem após o pastejo não são adaptadas à alta luminosidade incidente sobre elas quando as folhas superiores que as sombreavam são removidas pois foram formadas em baixa luminosidade e normalmente também em temperaturas mais baixas. Folhas formadas sob baixa luminosidade apresentam menor eficiência fotossintética em baixas intensidades luminosas e tem baixa capacidade de readaptar a níveis mais altos (Prioul *et al.*, 1980a e 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 uma baixa capacidade fotossintética apesar da alta incidência de radiação e como conseqüência o rebrote inicialmente é lento até que um suficiente número de novas folhas tenha se expandido e passem a contribuir substancialmente na fotossíntese da cultura.

Assim, mantendo a pastagem com IAF muito alto irá ocorrer perda do potencial de produção que irá limitar a utilização de forragem independentemente da eficiência de utilização. De fato a taxa de consumo da forragem de desta forma a eficiência de utilização da forragem também tenderá a decrescer em pastagens mantidas com muito alto IAF como resultado da reduzida densidade de perfilhos e baixa relação folha verde/haste (Hodgson *et al.*, 1977).

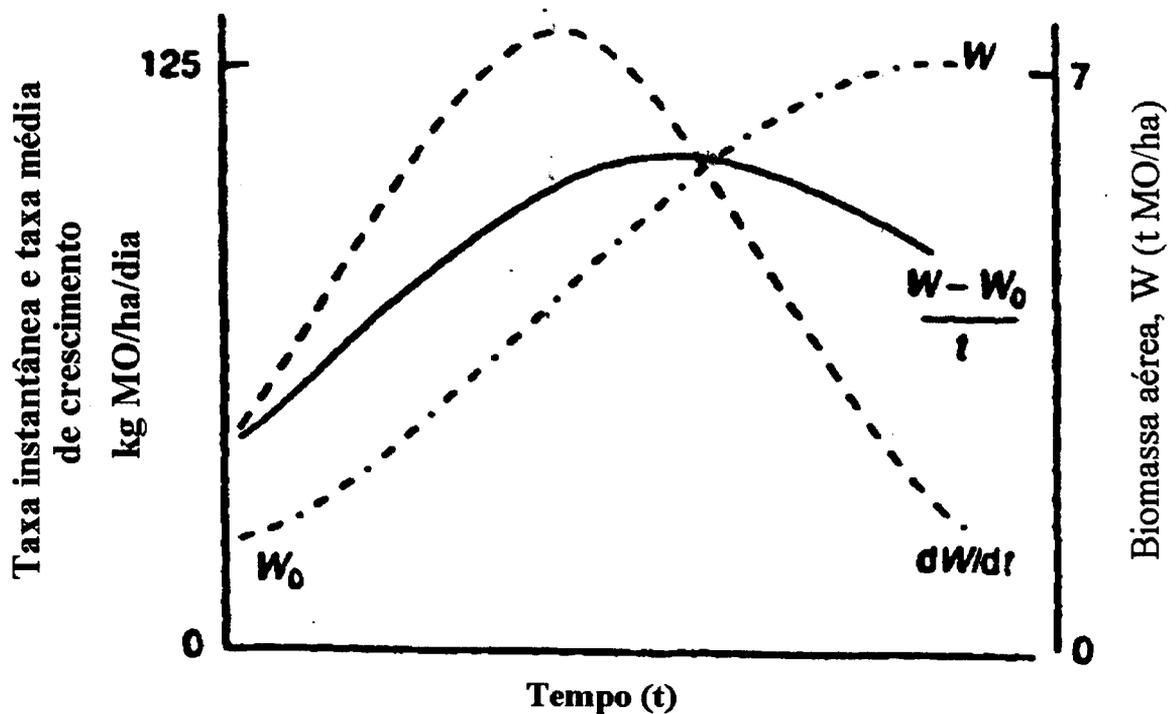


Figura 23. Mudanças na taxa de crescimento instantâneo ( $dW/dt$ ), na massa da pastagem ( $W$ ) e na taxa média de crescimento  $(W - W_0)/t$  de uma pastagem durante o rebrote a partir de uma baixa área foliar. (adaptado de Parsons *et al.*, 1988). MO = matéria orgânica.

De forma mecanista, Parsons *et al.* (1988) compararam a taxa média de crescimento de rebrotes originários de diferentes IAF e demonstram que as modificações na produção podem ser analisados numa base única quando se considera um longo período de crescimento (figura 25). Desta forma os autores foram capazes de comparar pastejo rotativo com pastejo contínuo (linha pontilhada) numa base equivalente, mostrando que ambos são essencialmente parte de um mesmo modelo de respostas. Desta forma, o que numa análise superficial parece ser dois diferentes sistemas de manejo da desfolha, na verdade não são mais do que diferentes partes de uma mesma e geral relação governando a captura de recursos do meio e a utilização de biomassa. Apesar da figura sugerir alguma vantagem para o pastejo rotativo que aproveita o tempo entre a produção de uma nova folha e a senescência em que a planta cresce sem o estresse da presença animal, na prática as vantagens são pequenas e difíceis de serem detectadas na escala do produtor (Grant *et al.*, 1988; Parsons e Pennig, 1988)

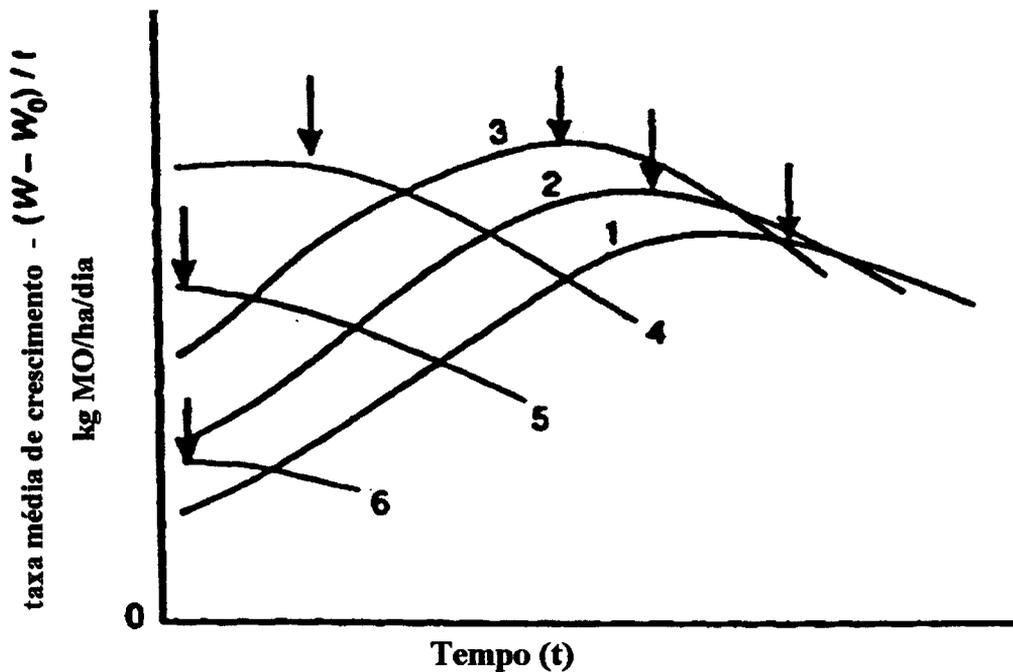


Figura 24. Taxa média de crescimento de uma pastagem a partir de índices de área foliar residual de 0.5, 0.8, 1.1, 3.4, 5.3 e 6.8 (numeradas de 1 a 6 respectivamente). As flechas indicam a época ótima de colheita (adaptado de Parsons et al., 1988)

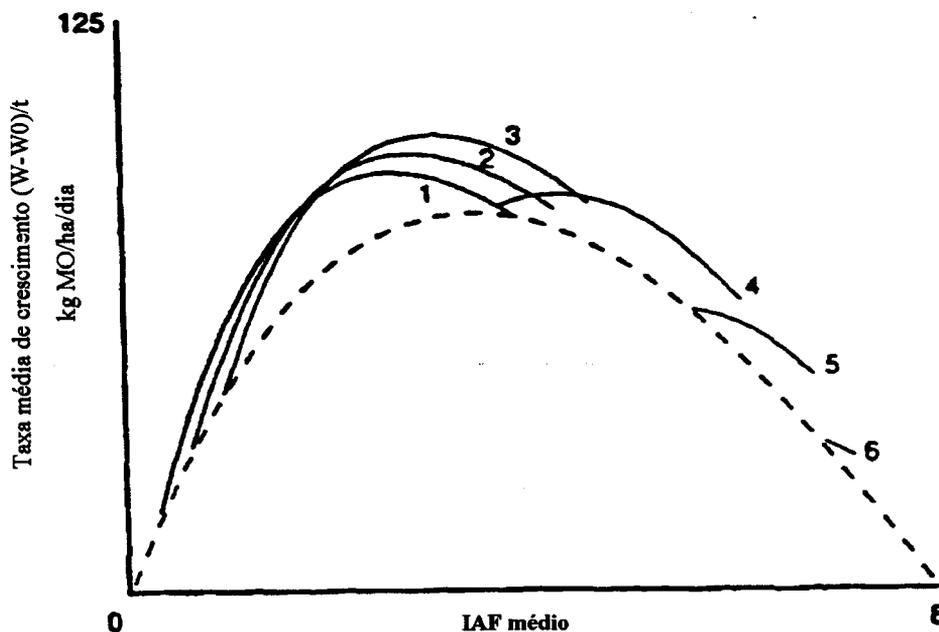


Figura 25. Relação entre a taxa média de crescimento da pastagem e IAF médio em pastejo rotativo rebrotando a partir de IAF de 0.5, 0.8, 1.1, 3.4, 5.3 e 6.8 (linhas sólidas, numeradas 1 a 6 respectivamente) e de uma pastagem utilizada em pastejo contínuo. (Parsons et al., 1988)

## CONCLUSÃO

A produção de forragem e sua transformação em produto animal deixa de ser algo complexo se entendermos e utilizarmos corretamente as potencialidades permitida pelo meio ambiente que determinam a produtividade primária das pastagens. A produtividade primária das

pastagens é relativamente baixa em ecossistemas pastoris naturais brasileiros (embora seja das de maior potencialidade do mundo) mas também está longe do aceitável em ecossistemas modificados. As formas de aproximar a produtividade real da produtividade potencial necessitam que se aprofundem os conhecimentos sobre a capacidade de resposta das diferentes espécies vegetais que compõem um ecossistema pastoril aos principais fatores limitantes permitindo assim uma adequada manipulação daqueles fatores que são manejáveis notadamente água e nutrientes.

A transformação da produtividade primária em produto animal, ou seja a produtividade secundária, é determinada fundamentalmente pela forma de colheita (intensidade e frequência de pastejo). A manipulação da colheita através do controle do pastejo é determinante da eficiência de transformação do pasto em produto animal mas também tem reflexos sobre a condição da pastagem afetando também sua produtividade posterior e sua sustentabilidade.

É fundamental que se adote uma abordagem mais ecofisiológica na pesquisa dos nossos sistemas pastoris, privilegiando a necessária integração das diferentes áreas do saber. Isto permitirá que os conhecimentos sejam integrados na prática do agricultor de uma forma sistêmica, possibilitando otimizar práticas que componham verdadeiros, eficientes e econômicos sistemas de produção animal a partir do pasto. Só assim evitaremos que se continue "esquecendo" o importante e fundamental papel dos ruminantes que é a transformação de produtos de baixo valor para o homem em energia e proteína de mais alta qualidade.

## REFERÊNCIAS

- ALBERDA T. 1957. The effects of cutting, light intensity, and night temperature on growth and soluble carbohydrate content of *Lolium perenne* L. *Plant and Soil* 8:199-230.
- ALMEIDA E.X. de; SETELICH E.A.; MARASCHIN G.E. 1997. Oferta de forragem e variáveis morfogênicas em capim elefante anão cv. Mott. . In: Anais da XXXIV Reunião Anual da Soc. Bras. Zootecnia, Juiz de Fora, MG, 28/07 a 01/08/97. p. 240-242.
- ARAUJO J.C. e JACQUES A.V.A. 1974. Efeito do estágio de crescimento e da altura de corte sobre as reservas de glicídios e nitrogênio total do cornichão (*Lotus corniculatus* L.). *Rev. Soc. Bras. Zoot.* 3:123-147.
- BAKER J.J.; PINTER Jr P.J.; REGINATO R.J. e KANEMASU E.T. 1986. Effects of temperature on leaf appearance in spring and winter wheat cultivars. *Agron. J.* 78:605-613.
- BAKER H.K. e GARWOOD E.A. 1961. Studies on the root development of herbage plants. V. Seasonal changes in fructosan and soluble-sugar contents of cocksfoot herbage, stubble, and roots under two cutting treatments. *J. Brit. Grassld. Soc.* 16:263-267.
- BARTHAM G.T. e GRANT S.A. 1984. Defoliation of ryegrass-dominated swards by sheep. *Grass and Forage Science*, 39:211-219.
- BEGON M.J.; HARPER J.L. e TOWNSEND C.R. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Sinauer, Sunderland, MA, USA.
- BÉLANGER G.; GASTAL F. e LEMAIRE G. 1992a. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Sci.* 32:1371-1376.
- BÉLANGER G.; GASTAL F. e WAREMBOURG F. 1992b. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on carbon partitioning in a sward of tall fescue. *Annals of Botany* 70:239-244.
- BIRCHAM J.S. e HODGSON J. 1983. The influence of sward conditions on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. *Grass and Forage Science* 38:323-331.
- BISCOE P.V. e GALLAGHER J.N. 1977. Weather, dry matter, production and yield. IN: LANDSBERG, J.J. e CUTTING C.V. Environmental effects on crop physiology. *Proceedings Symposium.*, Long Ashton, England. p.75-100.
- BLASER R.E. 1988. Pasture-animal management to evaluate plants and to develop forage systems. In.: PEIXOTO A.M.; MOURA J.C. e FARIA V. P. de (eds.). *Simpósio Sobre Manejo de Pastagens*, 9o. Anais..., FEALQ, Piracicaba. p.1-39.
- BONHOMME R.; RUGET F.; DERIEUX M. e VINCOURT P. 1982. Relations entre production de matière sèche aérienne et énergie interceptée chez différents génotypes de maïs. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, série III, 294, p.393-398.

- BRISKE D.D. e HEITSCHMIDT R.K. 1991. An ecological perspective. In: HEITSCHMIDT R.K. e STUTH J.W. (ed). *Grazing management: An ecological perspective*. Timber Press, Portland, Oregon. p.11-26.
- BROUGHAM R.W. 1956. Effects of intensity of defoliation on regrowth of pasture. *Austr. J. Agric. Res.* 7:377-387.
- BROUGHAM R.W. 1957. Some factors that influence the rate of growth of pasture. *Proc. N.Z. Grassld. Assoc.* 109-116.
- CALOIN M. e YU O. 1984. Analysis of the time course of change in nitrogen content of *Dactylis glomerata* L. using a model of plant growth. *Ann. Bot.* 54:69-76.
- CASAL J.J.; DEREGIBUS V.A. e SANCHEZ R.A. 1985. Variation in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation. *Ann. Bot.* 56:553-559.
- CASAL J.J.; SANCHEZ R.A. e DEREGIBUS V.A. 1986. The effect of plant density on tillering: The involvement of R/FR ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. *Environ. Exp. Bot.* 26:365-371.
- CHACON E. e STOBBS T.H. 1976. Influence of progressive defoliation of a grass sward on the eating behaviour of cattle. *Austr. J. Agric. Res.* 27:709-727.
- CHAPMAN D.F. e LEMAIRE G. 1993. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. XVII Int. Grassld. Congr. *Proceedings ... N. Z.* p. 95-104.
- CHARLES-EDWARDS D.A.; STUTZEL H.; FERRARIS R. e BEECH D.F. 1987. An analysis of spacial variation in the nitrogen content of leaves from different horizons within a canopy. *Ann. Bot.* 60:421-426.
- CLARK D.A. ; CHAMPMAN D.F.; LAND C. e DYMOCK N. 1984. Defoliation of *Lolium perenne* and *Agrostis* spp. tillers and *Trifolium repens* stolons in set-stocked and rotationally grazed hill pastures. *New Zealand Journal of Agriculture Research* 27:289-301.
- CORREA F. L. 1993. *Produção e qualidade de uma pastagem nativa do Rio Grande do Sul sob níveis de oferta de forragem a novilhas*. Dissertação de Mestrado em Zootecnia. Porto Alegre, Fac. Agronomia da UFRGS.
- COSTA J.A.A.; NABINGER C.; SPANNEMBERG P.R.O.; JACQUES A.V.A.; ROSA L.M. G. 1997a. Eficiência de uso da radiação e ajuste de um modelo de produção potencial para biotipos de *Paspalum notatum* Flüggé var. *notatum*. In: *Anais do X Congresso Brasileiro de Agrometeorologia*. Piracicaba, SP, 13 a 18 de julho de 1997. p. 155-157.
- COSTA J.A.A.; NABINGER C.; SPANNEMBERG P.R.O.; ROSA L.M. G. 1997b. Parâmetros básicos para o ajuste de modelos de previsão da produtividade potencial de *Paspalum notatum* Flüggé var. *notatum*. In: *Anais do X Congresso Brasileiro de Agrometeorologia*. Piracicaba, SP, 13 a 18 de julho de 1997. p. 158-160.
- CRUZ P. A. e LEMAIRE G. 1986a. Analyse des relations de compétition dans une association de luzerne (*Medicago sativa* L.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.). I - Effets sur les dynamiques de croissance en matière sèche. *Agronomie* 6:727-734.
- CRUZ P. A. e LEMAIRE G. 1986b. Analyse des relations de compétition dans une association de luzerne (*Medicago sativa* L.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.). II - Effets sur la nutrition azotée de deux espèces. *Agronomie* 6:735-742.
- CRUZ P.A. e LEMAIRE G. 1994. Competition for light and nitrogen during a regrowth cycle in a tropical forage mixture. *Field Crop Res.* 36:21-30.
- CRUZ P.A. e SINOQUET H. 1994. Competition for light and nitrogen during a regrowth cycle in a tropical forage mixture. *Field Crop Res.* 36:21-30.
- DALE, J.E. 1982. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat *Triticum aestivum*. *Annals of Botany* 50:851-858.
- DAVIDSON J.L e MILTHORPE F.L. 1966a. Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Ann. Bot.* 30:173-184.
- DAVIDSON J.L e MILTHORPE F.L. 1966b. The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.* 30:185-198.
- DAVIES A. 1965. Carbohydrate levels and regrowth in perennial ryegrass. *J. Agric. Sci.* 65:213-221.
- DAVIES A. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *J. Agric. Sci.* 82:165-172.
- DAVIES A. 1988. The regrowth of grass swards. In: JONES M.B. e LAZEMBY A. (eds.) *The physiological basis of production*. Chapman and Hall, London. p.85-127.

- DAVIES A. e THOMAS H. 1983. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Ann. Bot.* 57:591-597.
- DONALD C.M. e BLACK J.N. 1958. The significance of leaf area in pasture growth. *Herbage Abstr.* 28:1-16.
- DUFOUR L. 1986. *Etude des transferts d'assimilats carbonés entre tiges de luzerne (Medicago sativa L.) par l'utilisation du <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>*. Mémoire de D.E.A. de Physiologie et Biologie Végétales. U.E.R. Sciences Fondamentales et Appliquées, Université de Poitiers. 40 p.
- DURAND J.L.; LEMAIRE G.; GOSSE G. e CHARTIER M. 1989. Analyse de la conversion de l'énergie solaire en matière sèche par un peuplement de luzerne (*Medicago sativa L.*) soumis à un déficit hydrique. *Agronomie* 9:599-607.
- DURAND J.L. 1987. *Modélisation de la production de luzerne et alimentation hydrique*. Thèse de Docteur Ingénieur - INAP-G, Paris. 109f.
- ESCOSTEGUY C.M.D. 1990. *Avaliação agrônômica de uma pastagem natural sob níveis de pressão de pastejo*. Dissertação de Mestrado, Zootecnia, Fac. Agronomia da UFRGS. 288 P.
- ETTER A.G. 1951. How Kentucky bluegrass grows. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 38:293-375.
- FIELD 1983. Allocation leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56:341-347.
- FRANK A.B. e HOFMAN L. 1994. Light quality and stem numbers in cool-season forage grasses. *Crop Sci.* 34:468-473.
- GALLANGHER J. N. e BISCOE P.V. 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. *Journal of Agricultural Science* 91: 47-60.
- GASTAL F. e LEMAIRE G. 1988. Study of a tall fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. *Proc. 12th EGF Meet, Dublin.* p. 323-327.
- GASTAL F.; BELANGER G. e LEMAIRE G. 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Ann. Bot.* 70:437-442.
- GASTAL F. e NELSON C.J. 1994. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. *Plant Physiol.* 105:191-197.
- GASTAL F. e SAUGIER B. 1986. Alimentation azotée et croissance de la fétuque élevée. I. Assimilation du carbone et répartition entre organes. *Agronomie* 6: 157-166.
- GILLET M. 1980. *Les graminées fourragères : description, fonctionnement, application à la culture de l'herbe*. Bordas, Paris. 306 p.
- GOLLEY F.B. 1961. Energy values of ecological materials. *Ecology* 42:581-584.
- GOMIDE C.A.; GOMIDE J.A.; QUEIROZ D.S.; PACIULLO D.S.C. 1997. Fluxo de tecidos em *Brachiaria decumbens*. In: Anais da XXXIV Reunião Anual da Soc. Bras. Zootecnia, Juiz de Fora, MG, 28/07 a 01/08/97. p. 117-119.
- GOSSE G.; CHARTIER M. e LEMAIRE G. 1984. Mise au point d'un modèle de prévision de production pour une culture de luzerne. *C.R. Acad. Sc. Paris, Paris, t. 298, série III, v. 18, p. 541-544.*
- GOSSE G.; CHARTIER M.; VARLET-GRANCHER C.; BONHOMME R.; ALLIRAND J.M. e LEMAIRE, G. 1986. Prediction maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6:47-58.
- GRANT S.A.; BARTHAM G.T.; TORVIL L.; KING J. e SMITH H.K. 1983. Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne*-dominant swards. *Grass and Forage Science* 38:333-344.
- GRANT S.A.; BARTHAM G.T.; TORVELL L.; KING J. e ELATON D. 1988. Comparisons of herbage production under continuous stocking and intermittent grazing. *Grass and Forage Science* 43:29-39.
- GREENWOOD D.J. e BARNES A. 1978. A theoretical model for the decline in the protein content in plants during growth. *J. Agric. Sci. Camb.* 91:461-466.
- GREENWOOD D.J.; GASTAL F.; LEMAIRE G.; DRAYCOTT A.; MILLARD P. e NEETESON, J.J. 1991. Growth rate %N of field grown crops: theory and experiments. *Annals of Botany* 67:181-190.
- GREENWOOD D.J.; LEMAIRE G.; GOSSE G.; CRUZ P.; DRAYCOTT A. e NEETESON, J.J. 1990. Decline in percentage N of C3 and C4 crops with increasing plant mass. *Ann. Bot.* 66:425-436.
- GREUB L.J. e WEDIN W.F. 1971a. Leaf area, dry-matter accumulation, and carbohydrate reserves in alfalfa and birdsfoot trefoil under a three-cut management. *Crop Sci.* 11:341-344.

- GREUB L.J. e WEDIN W.F. 1971b. Leaf area, dry-matter production, and carbohydrate reserve levels in birdsfoot trefoil as influenced by cutting height. *Crop Sci.* 11:734-738.
- HANSON W.R. e STODDART L.A. 1940. Effects of grazing upon bluebunch wheatgrass. *J. Amer. Soc. Agron.* 32:278-289.
- HAY R.K.M. e KEMP D.R. 1990. Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development: preliminary evidence from wheat for the regulation of leaf development. *Plant Cell Environ.* 13:1005-1008
- HIROSE T. e WERGER M.J.A. 1987. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* 72:520-526.
- HODEN A.; PEYRAUD J.L.; MULLER A.; DELABY L. e FAVERDIN P. 1991. Simplified rotational grazing management of dairy cows: effects of rates of stocking and concentrate. *J. Agric. Sci. (Cambridge)* 116:417-428.
- HODGSON J. 1985. The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pastures. XV Int. Grassld. Congr. *Proceedings...* Kioto, Japan. p. 63-67.
- HODGSON J. 1966. The frequency of defoliation of individual tillers in a set-stocked sward. *J. British Grassld Soc.* 27:258-263.
- HODGSON J. e OLLERENSHAW J.H. 1969. The frequency and severity of individual tillers in set-stocked swards. *J. Br. Grassld. Soc.* 24:266-234.
- HODGSON J.; RODRIGUES CAPRILES J.M. e FENLON J.S. 1977. The influence of sward characteristics on the herbage intake of grazing calves. *J. Agric. Sci. (Cambridge)* 89:743-750.
- JACQUES A.V.A.; ZIMMER A.H. e SOARES H.H.F. 1975. Reservas de glicídios e nitrogênio total da alfafa (*Medicago sativa* L.) e suas relações com a produção de matéria seca e proteína bruta. *Anais da XII Reunião Anual da Soc. Bras. Zoot.*, Brasília. p. 75-76.
- JEFFREY D.W. 1988. Mineral nutrients and the soil environment. In: JONES M.B. e LAZEMBY A. (ed.) *The grass crop. The physiological basis of production*. Chapman and Hall, London. p.179-204.
- JEWISS O.R. 1972. Tillering in grasses - its significance and control. *J. Brit. Grassld. Soc.* 27:65-82.
- JONES M.B. 1988. Water relations. In: JONES M.B. e LAZEMBY A. (ed.) *The grass crop. The physiological basis of production*. Chapman and Hall, London. p. 205-242.
- KHAITY M. e LEMAIRE G. 1992. Dynamics of shoot and root growth of lucerne after seeding and after cutting. *Eur. J. Agron.* 1:241-247.
- KING J., SIM E.M. e GRANT S.A. 1984. Photosynthetic rate and carbon balance o grazed ryegrass pastures. *Grass, Forage Sci.* 39:81-92.
- KIRBY E.J.M. 1990. Co-ordination of leaf emergence and leaf and spikelet primordium initiation in wheat. *Field Crops Res.* 25:253-264.
- KLEPPER B.; RICKMAN R.W. e PETERSON C.M. 1982. Quantitative characterization of vegetative developent in small cereal grains. *Agron. J.* 74:789-792.
- LARCHER W. 1986. *Ecofisiologia Vegetal*. EPU, São Paulo. 319p.
- LAWLOR D.W. 1987. *Photosynthesis: metabolism, control and physiology*. Longman, Essex.
- LAWLOR D. W. 1995. Photosynthesis, productivity and environment. *J. Exp. Bot.* 46:1449-1461.
- LAYCOCK W.A. e CONRAD P.W. 1969. How time and intensities of clipping affect tall bluebell. *J. Range Management* 22:299-303.
- LEMAIRE G. 1985. *Cinétique de croissance d'un peuplement de féтуque élevée pendant l'hiver et le printemps*. Université de Caen, France. 96 p. Thèse Doctorat d'Etat.
- LEMAIRE, 1988. Sward dynamics under different management programmes. *Proc. 12th General Mett. European Grassld. Fed.* 7-22.
- LEMAIRE, G. 1991a. Physiologie des graminées fourragères : croissance. *Techniques Agricoles.* 2201:1-18.
- LEMAIRE, G. 1991b. Productivité des peuplements prairiaux : caractérisation et diagnostic. *Fourrages, Versailles.* 127 : 259-272.
- LEMAIRE G. 1995. Ecophysiological approaches to intercropping. In: Sinoquet H. e Cruz P. (ed.) *Ecophysiology of tropical intercropping*. Science Update, INRA editions, Versailles. p. 9-25.
- LEMAIRE G. 1997. The physiology of grass growth under grazing: tissue turnover. In: International Symposium on animal production under grazing. *Anais...* Viçosa, MG, 1997. Depto. Zootecnia, UFV. p. 117-144.

- LEMAIRE G. e CHAPMAN D. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. In: HODGSON J. e ILLIUS A. W. (ed.) *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, UK. p.3-36.
- LEMAIRE G. e DENOIX A. 1987. Croissance estivale de matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. I - Etudes en conditions de nutrition azotée et d'alimentation hydrique non limitantes. *Agronomie* 7:373-380.
- LEMAIRE G.; GASTAL F. e SALETTE J. 1989. Analysis of the effect of nutrition on dry matter yield of a sward by reference to potential yield and optimum N content. *Proceedings of XVI International Grassland Congress, Nice, France*. p. 179-180.
- LEMAIRE G.; ONILLON B.; GOSSE G.; CHARTIER M. e ALLIRAND J.M. 1991. Nitrogen distribution within a lucerne canopy during regrowth: relation with light distribution. *Ann. Bot.* 68:483-488.
- LEMAIRE G. e SALETTE J. 1984. Relation entre la dynamique de croissance e dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I.- Etudes de l'effet du milieu. *Agronomie* 4:423-430.
- LEWIS J.K. 1969. Primary producers in grassland ecosystems. In: VAN DYNE G.M. (ed.) *The ecosystem concept in natural resource management*. Acad. Press, New York. p. 91-187.
- MARASCHIN G.E. 1994. Avaliação de forrageiras e rendimento de pastagens com o animal em pastejo. In: CECATO U.; SANTOS G.T.; PRADO I.N. e MOREIRA I. (eds.) *Simpósio Internacional de Forragicultura, Anais da XXXI Reunião da Soc. Bras. Zootec., Ed. Univ. Est. Maringá, PR*. p.65-98.
- MARASCHIN G.E. 1997. Índices de lotação pecuária para o Rio Grande do Sul. Comissão de Assuntos Fundiários. FARSUL. Com. Esp. Publ. Téc. Vol. 1. 56 p. p.22-30.
- MARASCHIN, G.E.; MOOJEN, E.L.; ESCOSTEGUY, C.M.D.; CORREA, F.L.; APEZTEGUIA, E.S.; BOLDRINI, I.J. and RIBOLDI, J. 1997. Native pasture, forage on offer and animal response XVIII Intl Grassland Congress. Saskatoon Canadá. Paper 288. Vol. II.
- MAZZANTI A. e LEMAIER, G. 1994. Effect of nitrogen fertilisation on the herbage production of tall fescue swards grazed continuously with sheep. 2. Consumption and efficiency of herbage utilisation. *Grass and Forage Science* 49:352-359.
- McCARTHY E.C. e PRICE R. 1942. Growth and carbohydrate content of important mountain forage plants in central Utah as affected by clipping and grazing. *U.S. Dept. Agr. Tech. Bull.* 818. 51p.
- McMEEKAN C.P. 1960. Grazing management. In: *Proc. 8th Int. Grassld. Congr.*, Reading, England. p. 21-27.
- McGREE K.J. 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: MALEK I. (ed.) *Production and Measurement of Photosynthetic productivity*. Proceedings IBP/PP Technical Meeting, Trebon, Purdoc, Wageningen. p. 221-230.
- MONKS P.L e JACQUES A.V.A. 1973. Efeito da altura de corte e estágio de crescimento sobre o rendimento, qualidade e reservas orgânicas do capim de Rhodes (*Chloris gayana* Kunth). *Anais da X Reunião Anual da Soc. Bras. Zoot. e I Congresso Brasileiro de Forrageiras*. Porto Alegre 1973. p. 346.
- MONTEITH J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 9:747-766.
- MONTEITH J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil Trans. R. Soc. London* 281:277-294
- MORALES, A. S. de, NABINGER C., MARASCHIN, G.E. e ROSA, L.M.G. da. 1977. Efeito da disponibilidade hídrica sobre a morfogênese e a repartição de assimilados em *L. corniculatus* L. cv. São Gabriel. In: *Anais da XXXIV Reunião Anual da Soc. Bras. Zootecnia, Juiz de Fora, MG, 28/07 a 01/08/97*. p. 124-126.
- MOROT-GAUDRY J.F.; MONGET C.; FIALA Y.; NICOL M.Z.; DEROCHE M.E. e JOLIVET E. 1987. Transport et mise en réserve des photo-assimilats dans les racines de luzerne au cours de la végétation de printemps et d'automne. In: INRA (ed.) *Nutrition azotée des légumineuses*. (les colloques de l'INRA n° 37) Versailles, INRA. p. 19-21.
- MORRIS R.M. 1969. The pattern of grazing in continuously grazed swards. *J. Br. Grassld. Soc.* 24:65-71.
- MOTT G.O. 1960. Grazing pressure and the measurement of pasture production. 8th Intl. Grassld. Congr., *Proceedings...* England p. 606.

- NABINGER C. 1992. Dynamique de croissance et architecture de la luzerne porte-graines. In: CTPS. *Rapport scientifique Programme "Produire de semences de qualité"*. Paris, octobre 1992. p. 17-34.
- NABINGER, C. 1977. Princípios da exploração intensiva de pastagens. In: PEIXOTO, A.M.; MOURA, J.C. de; FARIA, V.P. de. (ed.) *Produção de bovinos a pasto; anais do 13º Simpósio Sobre Manejo da Pastagem* ; Piracicaba, SP, set. 1996, FEALQ, Piracicaba. p. 15-95
- NELSON C.J. e SMITH D. 1968. Growth of birdsfoot trefoil and alfalfa. III. Carbohydrate reserves levels and growth analysis under field conditions. *Crop Sci.* 8:25-28.
- NELSON C.J. e SMITH D. 1969 Growth of birdsfoot trefoil and alfalfa. IV. Carbohydrate reserves levels and growth analysis under two temperature regimes. *Crop Sci.* 9:589-591
- NELTEBOOM J.H. e LANTINGA E.A. 1989. Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. *Ann. Bot.* 62:265-270.
- ODUM E.P. 1971. *Fundamentals of ecology*. 3rd ed. W.B. Saunders, Philadelphia.
- OMETTO J. C. 1981. *Bioclimatologia Vegetal*. Ed. Ceres, SP. 440p.
- PARSONS A.J. 1988. The effects of season and management on the growth o grass swards. In: JONES M.B. e LAZEMBY A. (ed.) *The grass crop. The physiological basis of production*. Chapman and Hall, London. p. 129-177.
- PARSONS A.J., LEAFE E.L., COLLETT B. e STILES W. 1983a. The physiology of grass production under grazing. 1. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously grazed swards. *J. Appl. Ecol.* 20:117-136.
- PARSONS A.J., LEAFE E.L., COLLETT B., PENNING P.D. e LEWIS J. 1983b. The physiology of grass production under grazing. 2. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously grazed swards. *J. Appl. Ecol.* 20:127-139.
- PARSONS A.J. e PENNIG P.D. 1988. 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* 43:15-27.
- PARSONS A.J. e ROBSON M.J. 1980. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass. 2. Potential leaf extension to temperature during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany* 46:435-444.
- PEACOCK J.M. 1975 a. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. I. The Thermal microclimate: its measurement and relation to plant growth. *J. Applied Ecol.* 12:115-123.
- PEACOCK J.M. 1975 b. Temperature and leaf growth in *Lolium perenne*. II. The site of temperature perception. *J. Applied Ecol.* 12:115-123.
- PEARCE R.B.; FISSEL G. e CARLSON G.E. 1969. Carbon uptake and distribution before and after defoliation in alfalfa. *Crop Sci.* 9:756-759.
- PRIOUL J.L.; BRANGEON J. e REYSS A. 1980a. 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. *Pl. Physiol.* 66:762-769.
- PRIOUL J.L.; BRANGEON J. e REYSS A. 1980a. 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. *Pl. Physiol.* 66:770-774.
- REYNOLDS J.H. 1969. Carbohydrate trends in orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) grown under different cutting frequencies and nitrogen fertilization levels. *Crop Sci.* 9: 720-723.
- REYNOLDS J.H. 1971. Carbohydrates trends in alfalfa roots under several forage harvest schedules. *Crop Sci.* 11:103-106.
- ROBSON M.M. 1967. A comparison of British and North American varieties of tall fescue. 1. Leaf growth during winter and the effect on it of temperature and daylength. *J. Applied Ecol.* 4:475-484.
- ROBSON M.J.; RYLE G.J.A. e WOLEDGE J. 1988. The grass plant - its form and function. In: JONES MB. e LAZENBY A. (eds.). *The grass crop. The physiological basis of production*. Chapman and Hall, London. 25-83.
- RODE L.M.; COULTER G.H.; MEARS G.J. e LAWSON J.E. 1986. Biological constraints to ruminant production. *Can. J. Anim. Sci.* 66:859-875.
- SALETTE J.; HUCHÉ L. e LEMAIRE G. 1989. Modeling nitrogen and mineral nutrient uptake by a grass sward: short term studies during the sward growth. XVI International Grassland Congress. IN: *Proceedings...* Nice, França. p.61-62.
- SCOTT R.K.; ENGLISH S.D.; WOOD D.W. e UNDSWORTH M.H. 1973. The yield of sugar beet in relation to weather and length of growing season. *J. Agric. Sci.*, v.21, p.339-347.

- SIMON J.C. e LEMAIRE G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science* 42:373-380.
- SIMS P.L. e SINGH J.S. 1978. The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiency of energy capture and water use. *J. Ecol.* 66:573-597.
- SINOQUET H.; MOULIA B.; GASTAL F.; BONHOMME R. e VARLET-GRANCHER C. 1990. Modeling the radioactive balance of the components of a binary mixed canopy: application to white clover-tall fescue mixture. *Acta Oecol.* 11:469-486.
- SKINNER R.H. e NELSON C.J. 1994 a. Role of leaf appearance rate and the coleoptile tiller in regulating tiller production. *Crop Sci.* 34:71-75.
- SKINNER R.H. e NELSON C.J. 1994 b. Epidermal cell division and the coordination of leaf and tiller development. *Ann. Bot.* 74:9-15.
- SMITH D. 1962. Carbohydrate root reserves in alfalfa, red clover and birdsfoot trefoil under several management schedules. *Crop Sci.* 2:75-78.
- SMITH D. 1964. Winter injury and the survival of forage plants: A review. *Herb. Abstr.* 34:203-209.
- SMITH D. e MARTEN G.C. 1970. Foliar regrowth of alfalfa utilizing <sup>14</sup>C-labeled carbohydrates stored in roots. *Crop Sci.* 10:146-150.
- SPANNENBERG P.R.O.; NABINGER C.; ROSA L.M.G.; COSTA J.A.A. 1997 a. Determinação do coeficiente de extinção (k) e ajuste de um modelo de evolução do IAF em *Desmodium intanum* (SW). DC. In: *Anais do X Congresso Brasileiro de Agrometeorologia*. Piracicaba, SP, 13 a 18 de julho de 1997. p. 149-151.
- SPANNENBERG P.R.O.; NABINGER C.; ROSA L.M.G.; JACQUES A.V.A.; COSTA J.A.A. 1997 b. Modelagem do crescimento de *Desmodium intanum* (SW). DC. In: *Anais do X Congresso Brasileiro de Agrometeorologia*. Piracicaba, SP, 13 a 18 de julho de 1997. p. 152-154.
- STODDART J.L.; THOMAS H.; LLOYD E.J. e POLLOCK C.J. 1986. The use of a temperature-profiled position transducer for the study of low-temperature growth in *Gramineae*. *Planta* 167:359-363.
- STANTON N.L. 1988. The underground in grasslands. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:573-589.
- TA T.C.; MacDOWALL F.D. e FARIS M.A. 1990. Utilization of carbon and nitrogen reserves of alfalfa roots in supporting N<sub>2</sub>-fixation and shoot regrowth. *Plant Soil* 127:231-236.
- TRILICA M..J.Jr. e COOK C.W. 1971. Defoliation effects on carbohydrate reserves of desert species. *J. Range Management* 24:418-425.
- TRILICA M..J.Jr. e COOK C.W. 1972. Carbohydrate reserves of crested wheatgrass and russian wildrye as affected by development and defoliation. *J. Range Management* 25:430-435.
- UENO M. e SMITH D. 1970. Growth and carbohydrate changes in the root wood and bark of different sized alfalfa plants during regrowth after cutting. *Crop Sci.* 10:396-399.
- VARLET-GRANCHER C.; GOSSE G.; CHARTIER M.; SINOQUET H.; BONHOMME R. e ALLIRAND J.M. 1989. Mise au point: rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 9:599-607.
- WADE M.H. 1991. *Factors affecting the availability of vegetative Lolium perenne to grazing dairy cows with special reference to sward characteristics, stocking rate and grazing methods*. Thèse Doctorat, Univ. Rennes. France.
- WADE M.H.; PEYRAUD J.L.; LEMAIRE G. e CAMERON E.A. 1989. The dynamics of daily area and depth of grazing and herbage intake of cows in a five day paddock system. *Proc. 16th Int. Grassld. Congr.* P. 1111-1112.
- WARD C.V. e BLASER R.E. 1961. Carbohydrate food reserves and leaf area in regrowth of orchardgrass. *Crop Sci.* 1:366-370.
- WILKINSON S.R. e LOWREY R.W. 1973. Cycling in mineral nutrients in pasture ecosystems. In: BUTLER G.W. e BAILEY R.W. (eds.) *Chemistry and biochemistry of herbage*. Academic Press, New York. V.2. p. 247-315.
- WOLEDGE J. 1973. The photosyntheses of ryegrass leaves grown in a simulated sward. *Ann. Bot. Appl. Biol.* 73:229-237.
- WOLEDGE J. 1977. The effects of shading and cutting treatments on the photosynthetic rate of ryegrass leaves. *Ann. Bot.* 41: 1279-1286.
- WOLEDGE J. 1978. The effect of shading during vegetative and reproductive growth on the photosynthetic capacity of leaves in a grass sward. *Ann. Bot.* 42:1085-1089.

- WOLF D.D. 1967. Assimilation and movement of radioactive carbon in alfalfa and reed canarygrass. *Crop Sci.* 7:317-320.
- WOLF D.D. e BLASER R.E. 1971. Photosynthesis of plant parts of alfalfa canopies. *Crop Sci.* 11: 55-58.



**ULBRA**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO BRASIL

**CICLO DE PALESTRAS EM PRODUÇÃO E  
MANEJO DE BOVINOS DE CORTE**

**Ênfase: Manejo e Utilização Sustentável de Pastagens**

**ANAIIS**

**4 a 7 de maio de 1998 - Canoas/RS**