

## **BASES FISIOLÓGICAS PARA O MANEJO DE FORRAGEIRAS**

---

*Osmar Rodrigues, Renato Serena Fontaneli,  
Edson Roberto Costenaro, José Abramo  
Marchese, Amábile Cristina Novaes Scortganha,  
Eduardo Saccardo e Cristiano Piasecki*

### **Introdução**

Nesse capítulo, abordam-se alguns conceitos básicos sobre a fisiologia das plantas forrageira com o objetivo de explicar algumas variações na sua produção e composição para melhorar a eficiência dos sistemas de produção. Nesse sentido, apresentamos uma coletânea de informações e conceitos orientados para um melhor entendimento das relações entre a morfogênese e a ecofisiologia das plantas forrageiras que suportam a produção animal.

O manejo de forrageiras consiste na utilização de um conjunto de práticas baseadas na morfologia e fisiologia

da planta, em determinadas condições de ambiente, para obtenção e manutenção de elevada produtividade.

A utilização das plantas por meio de corte ou pastejo provoca modificações na parte aérea da planta com reflexos no sistema radicular e nos mecanismos compensadores das plantas. Nessas condições, o manejo deve evitar ao máximo, tais desequilíbrios. Para tal, é imprescindível o conhecimento dos mecanismos básicos que governam a fisiologia das plantas forrageiras e suas interações com os fatores de ambiente. Assim, estudos de fisiologia de plantas forrageiras estão, atualmente, mais voltados a análise dos processos relativos ao crescimento, desenvolvimento, consumo e senescência, cujos resultados permitem uma melhor compreensão do processo de produção de forragem.

### **Desenvolvimento Ontogenético e Qualidade de Forragem**

A produção das plantas forrageiras é atribuída primariamente ao processo de fotossíntese, o qual é responsável pelas transformações dos recursos de ambiente como luz, água e CO<sup>2</sup> (gás carbônico) em produtos (biomassa) utilizados direta e indiretamente na produção animal. Contudo, essa produção, durante o ciclo de vida da planta, apresenta necessidades diferentes em função das diferentes estruturas (folhas, afilhos, colmo, flor etc..) que estão sendo construídas. Dessas estruturas, a folha tem grande importância, pois é fonte primária de produção para planta como um todo e também o substrato de melhor valor nutritivo para alimentação animal. Nesse contexto, o pastejo deve ser

visualizado como retirada repetida da folhagem, a qual, deve ser continuamente reposta pela planta. Nessa dinâmica, a ontogenia (evolução durante o seu desenvolvimento) foliar deve ser bem conhecida para melhor explorar seu potencial produtivo do ponto de vista da alimentação animal, e também garantir, com o menor custo possível para planta, a sua reposição.

### **Ontogenia da Folha e Qualidade**

A folha ao longo da ontogenia, pode ser caracterizada como importadora líquida de assimilados (drenos) e exportadora líquida (fonte). As folhas jovens em crescimento são drenos muito fortes de assimilados e de nutrientes, pois importam mais do que exportam. A medida que vão crescendo, se transformam em fonte, já que exportam mais do que importam. À semelhança das folhas, as sementes e rizomas são drenos durante a sua formação, e logo após se transformam em fonte, durante a germinação e rebrote, respectivamente. A diferença entre uma folha e um órgão de reserva atuando como fonte, reside no fato de que a folha é um tecido autotrófico e exporta o que produz, enquanto que os órgãos de reserva são heterotróficos e somente re-exportam os assimilados acumulados previamente (remobilização).

Podemos dividir o desenvolvimento de uma folha em três fases:

a) fase de expansão foliar, na qual a folha caracteriza-se pela importação líquida (dreno) de compostos orgânicos;

b) fase de folha madura, a capacidade fotossintética é totalmente desenvolvida e ocorre a exportação líquida (fonte) de material orgânico; e

c) fase de senescência, na qual produz uma forte mobilização dos componentes da folha em direção a outras partes da planta, principalmente em termos de conteúdo de proteína. Para atenuar essa perda, tem sido proposto o fornecimento adicional de nitrogênio à planta ou remoção de órgãos-dreno. Em geral, a reposição de nutrientes minerais às estruturas em crescimento tem sido apontada como fator de regulação da senescência, à exceção de fósforo, que não mostra qualquer controle regulatório no processo. A enzima rubisco (ribulose-1,5-bisfosfato-carboxilase oxigenase) tem sido a proteína preferencialmente degradada durante a senescência foliar, principalmente nos estádios iniciais do processo de senescência. Estudos apontam que o conteúdo de rubisco nas células é superior ao necessário à sua atividade catalítica, correlacionando-se bem com o conteúdo de nitrogênio na planta, reforçando o conceito da rubisco como fonte de reserva de nitrogênio e teor de proteína da forrageira sob um prisma de nutrição de ruminantes. O processo de senescência modifica também o movimento estomático induzindo restrição de  $\text{CO}_2$  e provocando decréscimo na assimilação fotossintética.

Em uma visão mais técnica do manejo, no sentido de máximo aproveitamento dos recursos já produzidos, se o material vegetal não for removido antes de entrar em senescência, é perdido, não sendo transformado em produto animal. Assim, em determinado período de tempo, antes que a massa

foliar entre em senescência deveria ser substituída, ou seja, transformada em produto animal. Portanto, ao contrário das culturas anuais onde os grãos são colhidos no final do ciclo da planta, as remoções da área foliar, devem ser realizadas em intervalos de tempo durante o desenvolvimento da cultura. Esse intervalo de tempo antes de iniciar a senescência deve ser, numa visão mais sustentável, o mais preciso para se evitar perdas. Nesse sentido, o intervalo de tempo (dias), tem sido usado frequentemente como referencial para caracterizar o desenvolvimento ontogenético das plantas forrageiras, bem como para intervenção de práticas de manejo ou tratamentos na exploração agrícola. Contudo, a generalização de uso de escalas temporais (dias) pode apresentar problemas, uma vez que a planta não segue rigorosamente o tempo calendário, mas um calendário biológico. O tempo calendário (dias) apresenta limitada precisão, pois não leva em consideração as variáveis de ambiente (temperatura, fotoperíodo e vernalização) que condicionam o desenvolvimento ontogenético das plantas. A influência do fotoperíodo e vernalização mostram alto grau de dependência dos genótipos, enquanto a temperatura possui um efeito mais amplo, haja vista a ausência de plantas insensíveis à temperatura. Assim, a duração de vida de uma folha e sua senescência são influenciadas pela temperatura. Em condições de ambiente não limitante (sem estresses nutricionais, de água, de radiação) o crescimento da planta é uma função do tempo térmico decorrido, uma vez que é a temperatura que regula a atividade meristemática.

As taxas de aparecimento de folhas e de duração destas são influenciadas pela temperatura e estão também

relacionadas com a intensidade luminosa. O intervalo de tempo entre o aparecimento de sucessivas folhas no colmo possibilita o cálculo da taxa de aparecimento de folhas. Vários termos têm sido usados, de forma generalizada, para descrever tal processo: plastocrono, auxocrono e filocrono, causando confusão a respeito da definição precisa de cada um. Contudo, neste capítulo o termo “filocrono” será usado para descrever o intervalo entre estádios similares de desenvolvimento de folhas, no mesmo colmo. Esse estágio similar pode ser, embora não necessariamente, o aparecimento da folha no colmo. Assim, quando se refere ao desenvolvimento, o tempo é uma dimensão implícita no conceito. Contudo, o conceito de tempo usado para definir o intervalo entre eventos sucessivos, como referido anteriormente, não está limitado à definição temporal (dias, horas, minutos...), podendo ser medido em unidades de calor ou unidades fototérmicas. Dessa forma, o Tempo Térmico entre o aparecimento de uma folha e a seguinte (Filocrono) é o tempo para a formação de nova folha.

O filocrono é influenciado por vários fatores do ambiente e esse efeito é muito complexo. A disponibilidade de nutrientes, em nível não extremo, parece ter pouco efeito no filocrono. Por outro lado, tem-se observado um rápido desenvolvimento em função da maior disponibilidade de nitrogênio. A deficiência hídrica também afeta sensivelmente o filocrono, mas somente em níveis extremos. A quantidade, a qualidade e a duração do período luminoso têm um pequeno e variado impacto no aparecimento foliar.

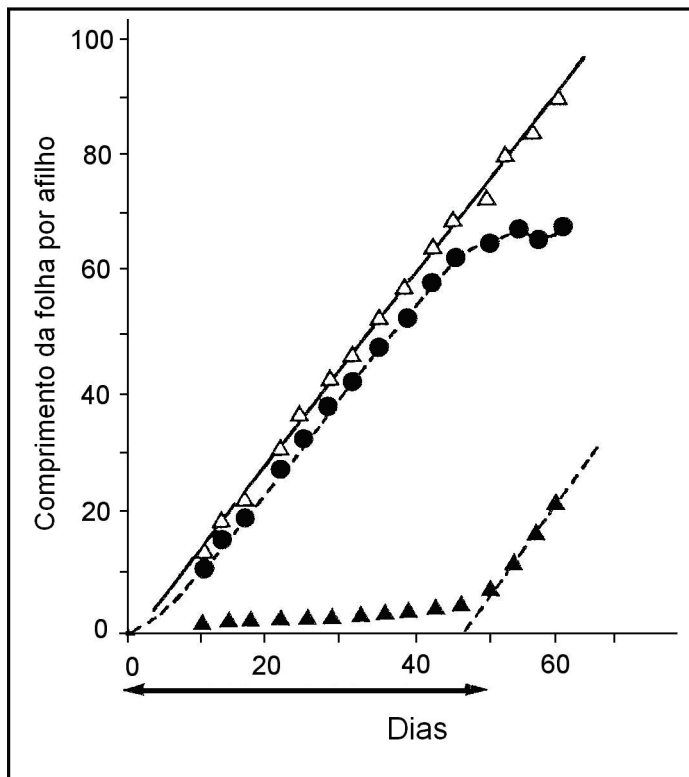
O filocrono tem sido largamente usado por pesquisadores em modelos para prever o desenvolvimento das plantas, auxiliando diretamente os agricultores na tomada de decisão de práticas de manejo, como: aplicação de fertilizantes e defensivos e definição do período de descanso em pastejo com lotação rotacionada. Para tal, dois componentes são fundamentais para caracterizar o desenvolvimento da planta: número de folhas e Graus Dias (GD) necessário para a completa expansão foliar.

O desenvolvimento vegetativo de uma gramínea é caracterizado pelo aparecimento e desenvolvimento de folhas e de afilhos, alongamento do colmo e desenvolvimento do sistema radicular. Isso ocorre a partir do desenvolvimento acrópeto de cada fitômero (unidade fundamental de um afilho: constituído de entre-nós, nó, gema, lâmina e bainha) de uma gramínea. Nas leguminosas, é constituído por, nó, entre-nós, gemas axilares, estípula, pecíolo e folíolos. Os primórdios foliares se originam, crescem e se desenvolvem alternadamente no primórdio apical, originando as folhas. Cada folha se desenvolve por dentro do pseudo-colmo (tubo formado pelas bainhas foliares das folhas adultas).

As taxas de aparecimento, de alongamento e de duração das folhas constituem os fatores morfogênicos do afilho que, sob a ação do ambiente (luz, temperatura, água e nutrientes) determinam as características do dossel, número e tamanho das folhas e densidades de afilhos, responsáveis pelo índice de área foliar (IAF). As taxas de aparecimento e alongamento de folhas variam em função das espécies, das cultivares e das estações do ano.

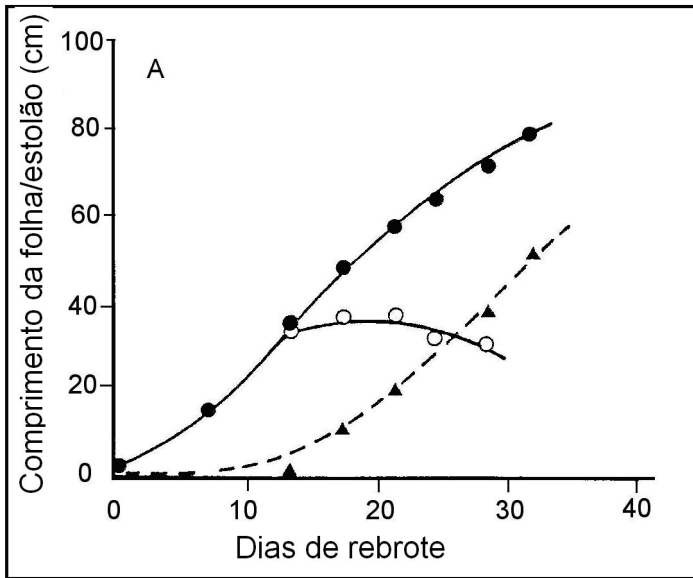
Do ponto de vista da produção animal, somente a fração viva da biomassa necessita ser considerada, e por essa razão a dinâmica da senescência e decomposição assumem grande papel. A biomassa não senescente é aquela parte da produção primária que pode ser colhida antes da senescência e esta, depende primariamente do ciclo de vida da folha sem senescência (CNSF = ciclo não senescente da folha) da espécie de gramínea dominante. A Fig. 3.1 representa o padrão de acumulação de material foliar após completa desfolhação de um afilho de festuca. Nesse estudo, a produção líquida de folha alcançou um teto limite após 45 dias de rebrote, correspondendo ao início do processo de senescência. A festuca tem um CNSF médio de 550 GD, intervalo filocrono de 220 GD e um máximo de 2,5 folhas verdes por afilho. Outro estudo realizado com azevém perene descreveu um intervalo filocrono de 110 GD, CNSF de 330 GD e 3,0 folhas por afilho. Então o teto de produção de festuca é superior ao do azevém e é alcançado mais tarde. Nesse período, festuca produz 2,5 folhas e o azevém produz 5 novas folhas, mas perde 2 folhas para senescência. Na realidade, a produtividade primária dessas duas espécies não parece ser muito diferente, mas as suas produções de biomassa não senescente podem diferir significativamente sobre um regime de manejo envolvendo longo período de rebrote. Resultados similares são obtidos comparando duas diferentes espécies de gramíneas tropicais (Fig. 3.2).





**Figura 3.1** Comprimento da lâmina foliar verde (●), elongação foliar cumulativa (Δ) e senescência foliar cumulativa (▲) em afilho de festuca alta após completa desfolhação. A seta indica o ciclo não senescente da folha (CNSF).

Fonte: Chapman e Lemaire (1993).



**Figura 3.2** Dinâmica do crescimento da folha (●), senescência foliar (Δ) e acúmulo líquido de tecido foliar (○) em afillhos de espécies de gramíneas tropicais após uma desfolhação completa.

Fonte: Chapman e Lemaire, 1993.

Então, aquela parte da produção primária que não pode ser efetivamente colhida depende principalmente da média CNSF do dossel em relação ao intervalo médio de desfolhação estabelecido pelo programa de manejo. Quando o intervalo de desfolhação é menor do que a média de CNSF, somente uma fração de material foliar abaixo da altura de desfolhação irá senescer e decompor. Assim, a utilização de pastagem então dependerá da altura de desfolhação (ou severidade) e das características estruturais do dossel (tal como densidade de afillhos, ângulo foliar, comprimento da bainha). Quando o intervalo de desfolhação é mais longo do que a média do CNSF uma grande proporção de material foliar produzido

pode ser perdido por senescência e decomposição, e a diferença entre a produção primária e a produção não-senescente aumentará. Portanto, o conhecimento do CNSF de uma espécie ou a média do CNSF da pastagem componente dominante é importante para a otimização da produção de biomassa não senescente.

Quando for usado pastejo com lotação intermitente em pastagens que tem uma baixa taxa de renovação de tecido, associado a um alto CNSF, deveriam ser usados longos períodos de descanso. Assim, como há geralmente alta oferta de forragem quando em lotação contínua, pois a oferta de forragem define a frequência de pastejo no mesmo perfilho. O inverso é verdadeiro, quando menor o CNSF, mais frequente o perfilho deve ser visitado pelo animal, isso é obtido diminuindo a oferta de forragem (lotação contínua) ou diminuindo o período de descanso (lotação intermitente). Assim, seria mantido um balanço eficiente entre crescimento do pasto e consumo. Caracterização de variáveis morfogenéticas tais como taxa de aparecimento de folhas (filocrono) e CNSF são importantes pré-requisitos para otimizar a eficiência de colheita por meio de um manejo apropriado.

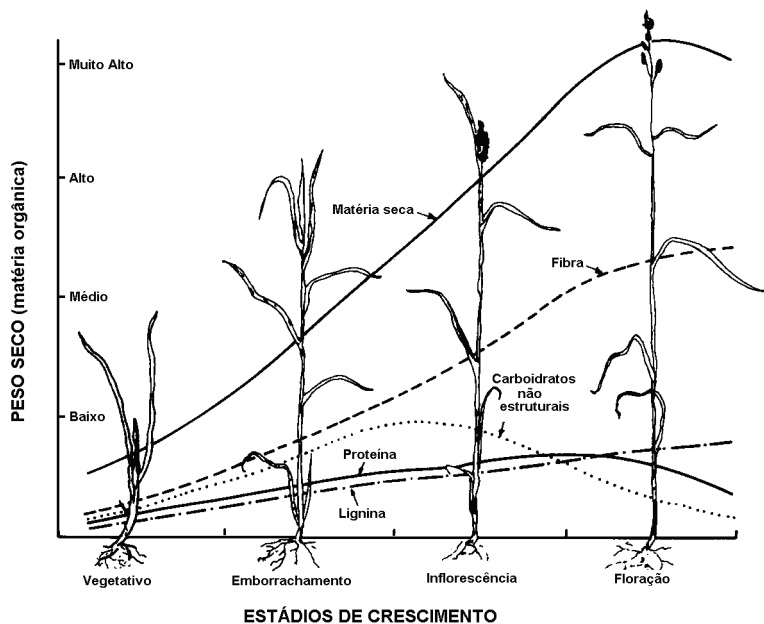
### **Ontogenia da planta e qualidade**

Considerando os estádios de desenvolvimento de uma planta como um todo, observa-se que à medida que o desenvolvimento progride em direção a floração o valor nutritivo diminui, apesar do elevado rendimento de biomassa. Tomando como exemplo uma gramínea observa-se que a

medida que o desenvolvimento progride, ocorre um aumento nos teores de fibra, como pode ser observado na Figura 3.3. Por outro lado, os teores de proteína e carboidratos não estruturais (açúcar e amido) reduzem sensivelmente na medida em que a planta se aproxima do estágio de floração, com uma maior participação dos colmos em relação às folhas na composição total da biomassa.

Com o desenvolvimento de uma leguminosa (e.g. trevo vermelho ou alfafa) em direção à floração, ocorre também, porém não tão acentuado, um declínio na porcentagem de folhas, de proteína e minerais (Figura 3.3). Paralelamente, as porcentagens de fibra aumentam com o avanço no desenvolvimento da planta.

Para elevar a produção animal, o estágio de desenvolvimento da forrageira assume grande importância, uma vez que a alta produção animal é diretamente associada ao consumo de matéria seca com alta porcentagem de folhas, de proteínas e de digestibilidade.



**Figura 3.3** Dinâmica do crescimento de gramíneas e leguminosas do estágio vegetativo ao início da floração e seus respectivos teores (%) de proteína, minerais, fibras e lignina, com a conseqüente redução na proporção de folhas e aumento na proporção de caules.

Fonte: Blaser e Novaes (1990).

Teores elevados de fibra restringem a produção animal. Outro fator que pode contribuir para o aumento na produção animal é a estrutura da planta (por exemplo: gramíneas). Estas plantas, quando no estágio vegetativo, permitem aumento na quantidade de forragem apreendida pelo animal (bovino) e conseqüentemente um aumento no consumo de matéria seca digestível. Pois o consumo maior de folhas em relação ao colmo provoca a mais rápida digestão e

conseqüentemente, menor tempo de passagem da forragem, propiciando oportunidade para maior consumo.

## **Processo de produção e consumo**

O processo de fotossíntese é o responsável direto pela produção primária da planta. Contudo, é o resultado desse processo descontado o gasto decorrente da respiração da planta que contribui diretamente no aumento de matéria seca acumulado pela planta e disponibilizado para o consumo animal. O consumo desses materiais, aqui representado como respiração, pode ser subdividido em dois processos (respiração de manutenção e respiração de crescimento) quanto a utilização da energia. O primeiro, responsável pela produção de energia para sustentação da maquinaria celular (respiração de manutenção) e o segundo, responsável pela sustentação do crescimento (respiração de crescimento).

Com relação ao processo de fotossíntese, grande interesse foi despertado nos pesquisadores a partir da descoberta do metabolismo C4 de fixação de CO<sub>2</sub> em gramíneas tropicais. A partir dessas descobertas, vários estudos têm caracterizado comparativamente esses dois tipos de metabolismo, C4 e C3. Dentre as características que distinguem esses dois grupos de plantas, pode-se destacar: eficiência de uso de água, saturação luminosa, eficiência de conversão da energia radiante, etc. Contudo, em poucas situações têm sido possível correlacionar as diferenças nos níveis fotossintéticos das culturas com a produtividade obtida. Assim, o balanço entre a fotossíntese e a respiração, como um todo na planta, é que

tem permitido a compreensão dos processos de crescimento e de rebrote das plantas.

De uma maneira geral, quando a produção de fotossintatos excede a demanda respiratória (manutenção e crescimento), leguminosas perenes, bienais e gramíneas armazenam carboidratos em formas prontamente disponíveis em diversas partes da planta. Essas reservas de carboidratos são utilizadas na respiração para auxiliar o crescimento inicial, o rebrote após o corte ou pastejo, quando a produção fotossintética é reduzida. Resistência ao frio, calor, dormência e produção de sementes são processos que também consomem energia e são atendidos pela respiração por meio do uso de reservas.

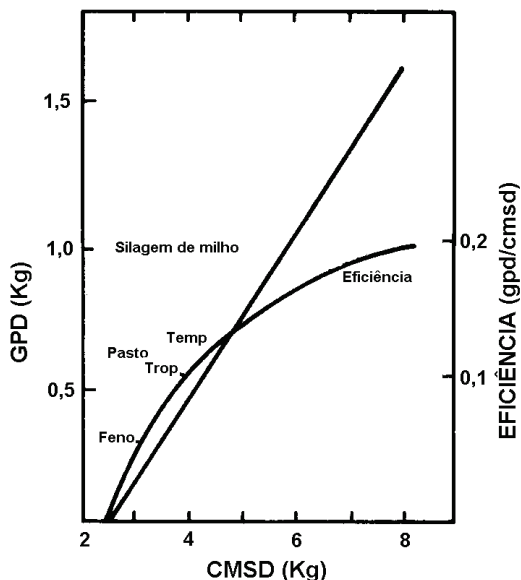
Outro aspecto que deve ser considerado no processo de produção e consumo diz respeito à utilização sustentável do excedente desse processo (matéria seca utilizável), o qual deve ser utilizado da melhor maneira possível para obtenção de elevado desempenho na produção animal. Portanto, o manejo deve ser realizado no sistema planta-animal integrado com os recursos disponíveis do ambiente (água, luz, temperatura, nitrogênio) para aumentar sua utilização e conseqüentemente a sustentabilidade do sistema. Nesse sentido, a simples utilização de leguminosas na dieta animal aumentando o teor de proteína, melhorando a nutrição e produção animal, bem como a sustentabilidade do sistema por meio do nitrogênio biologicamente fixado no sistema, é altamente desejável. Desse modo, estratégias para aumentar a sustentabilidade do sistema, deve ser meta constantemente perseguida pelo manejo.

Do ponto de vista da produção vegetal, vários aspectos e princípios devem ser observados para a máxima produção (utilização da radiação, recuperação das reservas orgânicas para sustentar o crescimento e rebrote, período de repouso, características morfológicas da espécie, nutrição, interceptação da radiação, uso eficiente de água e perenidade da forrageira). Em longo prazo, a perenidade tem-se constituído em uma das grandes restrições a produção sustentável de forragem nos sistemas, demandando grandes somas de recursos com as chamadas “renovações de pastagens”. Do ponto de vista de sustentabilidade, o grande esforço no sentido de evitar estresse nesses fenômenos fisiológicos que governam o crescimento e desenvolvimento da planta, se constitui na melhor estratégia de perpetuação da espécie no tempo (perenidade).

Com relação a produtividade animal, o grande fator limitante diz respeito ao baixo consumo de energia afetado pela combinação do efeito da baixa digestibilidade das forrageiras e o consumo voluntário. Assim, a associação entre gramíneas e leguminosas temperadas, fornece proteínas digestíveis suficiente para produções acima de 50 kg de leite/vaca/dia, e energia digestível para produção apenas de 20 kg diário de leite por vaca. Portanto, a necessidade de consumo de energia digestível é bem superior à necessidade de consumo de proteína digestível. Nessa discussão o consumo de energia pode ser traduzido como consumo de matéria seca digestível (CMSD). Assim, a produtividade animal está diretamente associada com o consumo de matéria seca disponível quando proteínas, minerais e outros fatores nutricionais são adequados. Quando o CMSD aumenta



acima da necessidade de manutenção, maior quantidade de forragem ingerida é transformada em produto animal. Assim o CMSD é linearmente associado com o ganho de peso animal (Fig. 3.4), embora a eficiência de conversão de forragem seja curvilínea.



**Figura 3.4** Eficiência de conversão de forragem e Ganho de Peso Diário (GPD) em função do Consumo de Matéria Seca Digestível (CMSD).

Fonte: Blaser; Novaes (1990).

Além das características qualitativas, a disponibilidade de forragem aos animais, dependente do manejo, também deve atender aspectos da produção de forragem e animal e, para tal, o pastejo deve ser controlado para permitir que as plantas maximizem o aproveitamento dos recursos do ambiente no tempo e no espaço e para permitir a maximização do consumo de energia pelo animal. Portanto, a produtivida-

de animal baseada na exploração de pastagens depende do crescimento da forragem e da sua subsequente utilização pelos animais.

Do ponto de vista de maximização do potencial genético de produção de carne, de leite e de lã, várias dificuldades têm sido impostas para que tal potencial não se expresse, apesar dos animais selecionarem forragem com uma digestibilidade maior do que aquela ofertada pelo pasto. Entre as dificuldades, pode-se citar:

- a) as diferentes espécies de plantas apresentam diferenças estruturais e qualitativas;
- b) as plantas apresentam distribuição de estruturas componentes (hastes, folhas etc.) com digestibilidade diferentes;
- c) estágio de desenvolvimento com digestibilidade diferentes;
- d) níveis de nutrientes disponíveis nas pastagens são frequentemente menores do que a necessidade animal para produção máxima;
- e) nível potencial de ingestão.

Existe variação na ingestão de forragem pelos ruminantes em pastejo. Muitos fatores influenciam o consumo de forragem. Entre eles o mais importante é a digestibilidade. Existe uma relação linear entre a digestibilidade e o consumo de matéria seca pelos animais. A digestibilidade da forragem consumida pelos animais em pastejo é uma função da composição anatômica e dos estádios de desenvolvimento da planta,

caracterizado pela lignificação dos tecidos estruturais. A sensação de saciedade física é um fator associado a digestibilidade e também influencia o consumo de forragem. Outro fator que pode influenciar no potencial de ingestão, diz respeito a aspectos de comportamento, principalmente quando os animais são forçados a consumir o pasto até resíduos extremamente baixos de massa de forragem, com a finalidade de maximizar a forragem consumida por hectare. Nessa situação o consumo de forragem é reduzido, pois o tamanho do bocado, a taxa de bocado e o tempo de pastejo podem declinar ao mesmo tempo, ocasionando uma queda na ingestão diária de forragem. Aumentos na oferta diária de forragem têm sido relacionados com aumento de consumo de forragem em vacas leiteiras de até 20% quando se passa de um regime de desfolha severo para um regime mais leniente. Ainda nessas circunstâncias a forragem consumida apresentou valor nutritivo maior, pois a seletividade elevada na coleta de folhas verdes em regime de desfolha leve proporcionou maior coleta de folhas do extrato superior. O extrato superior dos pastos são mais concentrados que o extrato inferior, em carboidratos não estruturais altamente digestíveis e proteínas.

f) eficiência de utilização dos nutrientes pelos animais, depende também da eficiência das reações bioquímicas de metabolismo dos nutrientes absorvidos pelo animal.

Do ponto de vista de maximização da produtividade das forrageiras, o conhecimento de como as funções fisiológicas são alteradas após a desfolhação é essencial para o entendimento de como as plantas recuperam-se desta perturbação e como os recursos disponíveis do ambiente

podem ser manejados para redução dos estresses. Esse potencial diz respeito a capacidade da forrageira à desfolha e o consequente rebrote, os quais dependem do pisoteio, da distribuição dos excrementos, da taxa de lotação, morfologia das plantas (número de pontos de crescimento pelos quais a rebrote ocorre), do desenvolvimento do sistema radicular, da absorção de nutrientes, da capacidade fotossintética, da área foliar, do teor de reservas não estruturais, da habilidade de produzir sementes e das condições do ambiente (temperatura, água, radiação e fertilidade do solo) que estão submetidas. Estas condições condicionam a persistência e a consequente produtividade das forrageiras.

### **Reservas Orgânicas**

O armazenamento de reservas ocorre, geralmente, nos locais mais perenes das plantas e varia com a espécie. Leguminosas de maneira geral armazenam suas reservas principalmente nas raízes, coroa (alfafa e cornichão) e estolões (trevo branco e trevo riograndense). As gramíneas armazenam suas reservas principalmente na base do colmo (azevém, aveia e panicum), estolões (pangola, grama estrela e pensacola) e rizomas (bermuda e quicuío) (Tabela 3.1 e 3.2).

**Tabela 3.1** Locais de armazenamento de reserva e hábito de crescimento.

<b>Espécie</b>	<b>Localização</b>	<b>Hábito de crescimento</b>
<b>Leguminosas perenes</b>		
Alfafa	Raízes-colo	Ereto
Trevo vermelho	raízes-colo	Ereto
Trevo branco	estolões	Prostrado e estolonífera
Cornichão	raízes-colo	Ereto
<b>Leguminosas anuais</b>		
Trevo vesiculoso	raízes-colo	Ereto
Trevo subterrâneo	raízes-colo	Prostrado
Trevo encarnado	raízes-colo	Ereto
<b>Gramíneas</b>		
Aveia	base do colmo	Ereto
Azevém	base do colmo	Ereto
Centeio	base do colmo	Ereto

**Tabela 3.2** Espécies de gramíneas e leguminosas, relacionadas de acordo com a natureza dos carboidratos solúveis.

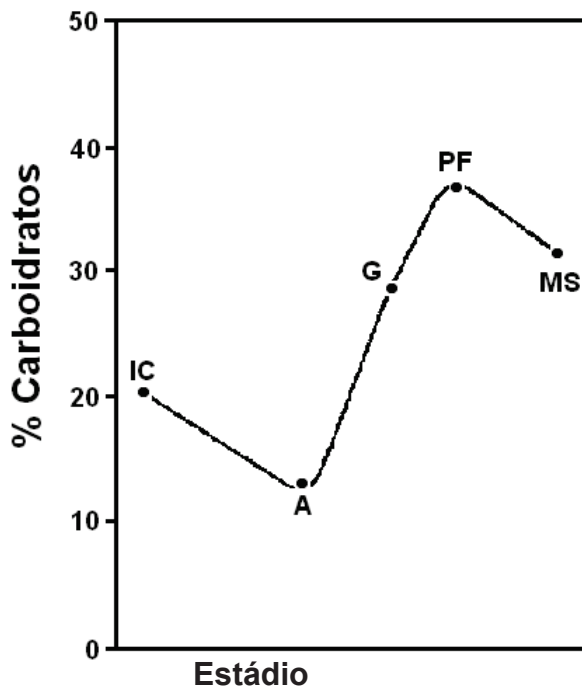
<b>Planta</b> <b>(Família, Tribo)</b>	<b>Principal</b> <b>carboidrato de</b> <b>reserva</b>	<b>Açúcar predominante</b> <b>na hemicelulose</b>
Gramínea		
<i>Tipos do Norte</i>		
<b>Festuceae</b>	Frutosanas	Xilose
Bromeae	Frutosanas	Xilose
Hordeae	Frutosanas	Xilose
Phalarideae	Frutosanas	Xilose
Agrostideae	Frutosanas	Xilose
<i>Tipos do Sul</i>		
<b>Eragrosteae</b>	Amido	Glicose
Paniceae	Amido	Glicose
Tripsaceae	Amido	Glicose
Andropogoneae	Amido	Glicose
Oryzeae	Amido	Glicose
Leguminosea		
<b>Trifoliae</b>	Amido	Ramose, Galactose

Vários fatores influenciam o padrão de variação de carboidratos nas plantas, dentre eles pode-se destacar:

- a) morfologia;
- b) comportamento de crescimento das espécies e condições climáticas.

Observando o padrão cíclico de reserva na alfafa (Fig. 3.5), verifica-se que com a iniciação do crescimento primaveril ou após o corte, os níveis (%) de carboidratos armazenados nas raízes foram usados para suportar o novo crescimento,

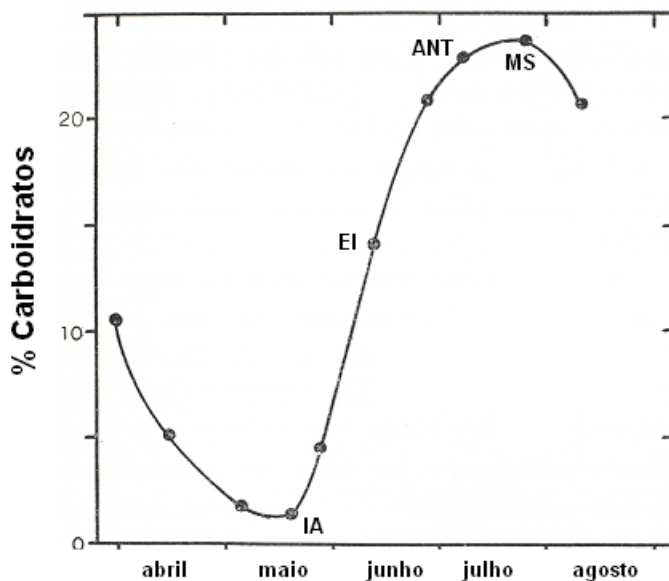
e conseqüentemente houve uma redução. Esse declínio ocorreu até o momento em que o novo crescimento atingiu 15 a 20 cm de altura, com uma área foliar suficiente para produzir fotossintatos e atender a demanda da respiração e crescimento.



**Figura 3.5** Variação na quantidade de carboidratos não estruturais nas raízes de alfafa em função dos estádios de desenvolvimento. Legenda: (IC) início do crescimento primaveril, (A) altura de 15 a 20 cm, (G) gema, (PF) plena floração e (MS) maturação das sementes.

Fonte: Graber et al. (1927).

De uma maneira geral, em outras leguminosas, a menor quantidade de reservas também ocorre duas a três semanas após o corte, quando as plantas estão ainda em crescimento vegetativo. Padrão semelhante também ocorre em gramíneas temperadas, próximo do início do alongamento (Fig. 3.6).



**Figura 3.6** Total de carboidratos não estruturais na base do colmo de Timothy, durante os estádios de desenvolvimento na estação primaveril em Madison, Wis, EUA. Legenda: (IA) início do alongamento, (IE) emergência da inflorescência, (ANT) início da antese e (MS) maturação da semente.

Fonte: Smith (1973).



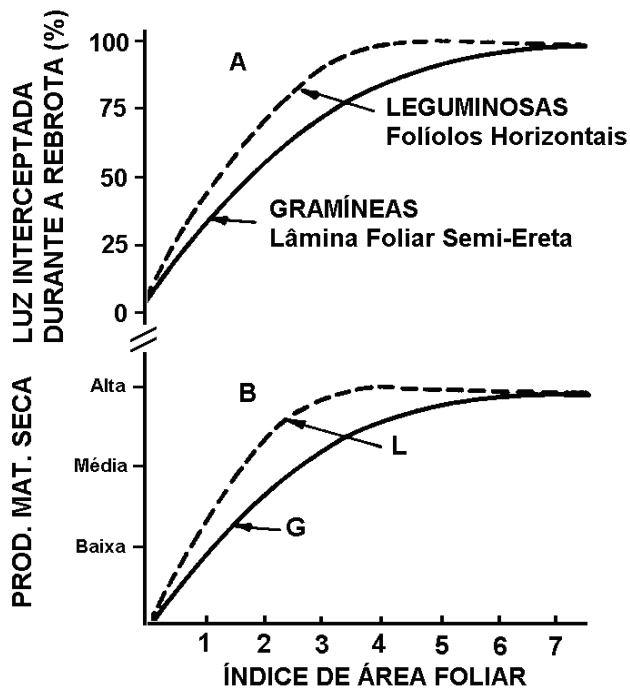
## Fatores de Ambiente

O crescimento e desenvolvimento de espécies forrageiras são influenciados pelas condições de temperatura, de radiação solar e de umidade do solo. Por conseguinte, as práticas de manejo adotadas devem também ser orientada por essas condições.

Com relação à radiação solar, observa-se que folhas localizadas no topo das plantas, recebem luz de melhor qualidade e maior intensidade para o processo de fotossíntese. A medida em que a luz penetra na folhagem são alteradas essas duas características, de acordo com o hábito de crescimento, afilhamento, alongamento das hastes, tamanho de folha, ângulo das folhas ou afilhos em relação à haste e rigidez das folhas. Um dos efeitos da qualidade da luz na massa foliar está na dependência do fitocromo. Assim, na massa foliar abaixo do topo ou em condições de sombreamento, ocorre uma predominância de luz infravermelha sobre luz vermelha, provocando o aparecimento da forma de fitocromo P660. Essa forma provoca alterações no crescimento tais como: alongamento das hastes, redução no tamanho e espessura das folhas, redução no crescimento radicular, redução na produção de afilhos e número de folhas. O corte das plantas nessas condições pode comprometer a sua perenidade.

A produção das plantas é altamente relacionada com a densidade de radiação solar, por meio da sua influência na fotossíntese. Assim, a folhagem da planta necessita interceptar uma certa quantidade de radiação, para obter

a máxima produção. Para que isso ocorra, é necessária uma interceptação de cerca 90 % da radiação incidente, o que corresponde a um índice de área foliar (IAF) de cerca de 3 para os trevos, de 4 a 5 para alfafa e de 7 a 11 para gramíneas. Assim, leguminosas com folíolos mais horizontais interceptam mais radiação por unidade de área foliar do que gramíneas com folhas eretas (Fig. 3.7). Durante a recuperação da área foliar após corte ou pastoreio, até que estes índices de área foliar sejam alcançados, a taxa de crescimento está mais relacionada com a interceptação da radiação do que a atividade fotossintética por unidade de área foliar. A produção das plantas também sofre influência da temperatura. Temperaturas elevadas provocam aumento maior na respiração (consumo) do que na produção (fotossíntese), o que implica na redução do acúmulo e/ou do nível de reservas das plantas. Contrariamente, baixas temperaturas, baixa disponibilidade hídrica e de nitrogênio, provocam maior redução no crescimento e respiração do que no processo fotossintético, provocando assim maior acúmulo de reservas. Considerando, situações adversas de ambiente, em que as reservas estão baixas no momento do corte ou pastejo, seria desejável deixar área foliar remanescente para que a fotossíntese auxilie no fornecimento de açúcares para suportar a demanda do novo crescimento.



**Figura 3.7** Interceptação de luz durante o rebrote (A), produção de matéria seca (B) em função do índice de área foliar (IAF) em gramíneas e leguminosas.

Fonte: Blaser e Novaes (1990).

## Perda de Tecido Foliar

O efeito da desfolha na planta depende da quantidade, do tipo do tecido removido e do momento que isso ocorre em relação ao desenvolvimento da planta. Tecidos jovens (folhas) quando removidos têm muito mais efeito na velocidade de recuperação do que a mesma quantidade de folhas velhas. Perda de tecido meristemático tem muito mais efeito do que proporcional perda de biomassa, de área foliar ou de órgãos que representam fonte de carbono e nitrogênio.

A frequência e a intensidade de desfolhação influenciam grandemente as características fisiológicas do rebrote. Assim, desfolhação contínua ou discreta de tecido meristemático possui diferenças fundamentais em seu efeito. A perda contínua de pequena porção de área foliar de uma planta individual sem levar a morte da planta provoca um ajuste fisiológico na planta para um determinado nível em termos de suplementação de fotossintatos e nutrientes. Entretanto, após uma perda de grande quantidade de área foliar fotossintetizante num evento único, de moderada à severa intensidade, a planta entra numa fase de transição com mudanças rápidas na disponibilidade de carbono, de nutriente e padrão de alocação. Após, uma série de processos de grande recuperação são iniciados, os quais determinam a duração dessa fase de transição.

## **Alterações após a Desfolha**

Para um melhor entendimento de como as plantas recuperam-se após a desfolhação é necessário o perfeito entendimento de como as funções fisiológicas são alteradas imediatamente após a desfolhação. Nesse contexto pode-se considerar as seguintes funções fisiológicas:

### **a) Redução na capacidade fotossintética**

A redução da fotossíntese não é proporcional à perda de área foliar em decorrência, das mudanças no microclima do dossel após a desfolhação e pela contribuição desigual das folhas de diferentes idades para fotossíntese. Por exemplo, se após uma desfolhação predominar folhas anteriormente sombreadas com baixa capacidade fotossintética, isso implicaria em uma maior redução da fotossíntese do dossel em relação à proporção de área foliar removida e em consequência uma rápida redução na taxa de fotossíntese/transpiração. Por outro lado, se após a desfolhação uma maior proporção de folhas não sombreadas (jovens) permanecem, a redução da fotossíntese é mais relacionada com a perda de área foliar.

### **b) Crescimento das raízes**

Após a desfolhação o crescimento das raízes é paralisado e os pêlos radiculares iniciam sua decomposição. Esse efeito tem sido demonstrado em 24 horas após a remoção de cerca de 40 a 50% da parte aérea. Demonstrando assim, alta sensibilidade e/ou dependência do sistema radical da parte aérea.

### c) Respiração

A respiração das raízes declina rapidamente após a desfolha, mas numa taxa inferior ao do crescimento radicular. Essa redução no nível respiratório inicia horas após a desfolhação. Contudo, 24 horas após a desfolhação essa redução na taxa de respiração assume importância significativa.

### d) Absorção de nutrientes

Experimento com azevém perene, crescendo em solução nutritiva, evidencia uma redução na taxa de absorção de nitrato 30 minutos após a remoção de 70% da massa seca aérea. A completa recuperação da absorção, não ocorreu até que o balanço positivo de carbono na planta tenha sido estabelecido (CLEMENT et al., 1978).

A rapidez e a magnitude no declínio da respiração e absorção radicular após a desfolhação são proporcionais a intensidade da desfolhação. Sombreamento da parte aérea ou redução do sistema radicular provocam um grande decréscimo na respiração radicular e absorção de nutrientes similar ao efeito da desfolhação. Estes resultados demonstram a importância da disponibilidade contínua de fotossintatos para a manutenção do crescimento das raízes e para manutenção da rapidez das funções envolvidas no crescimento da planta.

### e) Disponibilidade de nutriente

Crescimento de raízes, respiração e absorção de nutrientes são grandemente reduzidos imediatamente após a desfolha, em plantas com crescimento rápido e bem suplementado com nutrientes. Contrariamente, estes processos são

menos reduzidos ou mesmo aumentados após desfolhação em plantas com crescimento lento e condições limitadas de disponibilidade de nutrientes. Alocação de carbono para raízes da planta em ambiente limitado de nutriente pode continuar após a desfolhação, porque as raízes dessas plantas são drenos muito fortes ou porque, mesmo após a desfolhação, o crescimento dessas planta permanece mais limitado por nutriente do que carbono. Dessa forma, o habitat da planta em termos de nutrição explica os diferentes mecanismos responsáveis por essas respostas. Nesse aspecto, estudos mostram grandes taxas de absorção de nitrato imediatamente após a desfolhação de azevém perene desenvolvido em ambiente com disponibilidade limitada de nutriente em comparação com a mesma espécie desfolhada em ambiente adequado em termos nutricionais.

#### f) Fixação Biológica de Nitrogênio (FBN)

A FBN é muito sensível à desfolhação em plantas de crescimento rápido. A atividade metabólica do nódulo é dependente da disponibilidade de carboidratos fornecido pela planta. Contudo, em estudos com trevo branco observou-se que em poucas horas após a desfolhação, o rápido declínio na respiração e fixação de nitrogênio não foi relacionado com a disponibilidade de carboidrato. Estes resultados tem sido entendido (RICHARDS,1993) como resultante do aumento da resistência à difusão de oxigênio após a desfolhação, o que limitaria a respiração ligada a nitrogenase. Dessa forma a falta de fotossintatos não é tida como causa imediata da reduzida fixação de nitrogênio. Possivelmente outro efeito pode estar operando com a remoção da folhagem. A respiração do nódulo pode estar sendo modulada para prolongar sua permanência após a

desfolhação. Assim, embora esse mecanismo de respiração ligada a nitrogenase no nódulo não seja por completo entendido, o fato é que a respiração de raízes noduladas e o conteúdo de carboidrato declinam substancialmente dentro de 24-48 h após a remoção de 70-80% da folhagem.

## **Respiração Radicular**

Com a desfolhação ocorre um declínio na exportação de carboidratos não estruturais (CNE) para as raízes. Esse declínio é o resultado da reduzida, mas não completa paralisação da alocação proveniente da parte aérea e da contínua utilização pela respiração radicular. A perda líquida de carboidratos não estruturais pode representar apenas uma fração do total respirado pelo sistema radicular após a desfolhação, assim é possível que a contínua alocação dos ramos ou mobilização de outros substratos (hemicelulose, proteínas, e ácidos orgânicos) devem ter sido requeridos para atividade das raízes.

## **Alocação de Reservas**

O suplemento de fotossintatos às raízes é reduzido imediatamente após a desfolhação, não somente pela redução da fotossíntese do dossel, mas também por causa da grande alocação de carbono às áreas meristemáticas e regiões de crescimento das folhas, pelo menos em plantas tolerantes a desfolhação. Assim, com o aumento da translocação de assimilados, produzidos pela fotossíntese corrente de ramos desfolhados para regiões em crescimento,



reduz-se a alocação ao sistema radicular. Por outro lado, o aumento da exportação de assimilados para um afilho desfolhado não se dá necessariamente às custas dos assimilados alocados às raízes. O aumento da alocação ao afilho desfolhado em azevém perene é acompanhado por grande aumento na exportação de assimilados oriundos de afilhos não desfolhado, assim que a quantidade de assimilados fornecidos ao sistema radicular permanece inalterada. Este balanço depende da relação entre a área foliar do afilho não desfolhado e desfolhado. Estes mecanismos (compensatórios) de aumento na exportação de tecidos-fonte e aumento proporcional na alocação para drenos em crescimento contribuem para o rápido restabelecimento da fotossíntese do dossel após a desfolhação e são efetivos em curto período de tempo (horas). Cabe destacar que os estudos citados acima foram realizados em plantas onde após a desfolhação, os tecidos de crescimento ativo permaneceram nas plantas (drenos fortes). Mudanças na alocação de carbono após a desfolhação, em que as zonas meristemáticas de crescimento ativo não permaneceram na planta desfolhada, não tem sido estudada com detalhes. Contudo, nessas situações a disponibilidade de assimilados seria alocada para outros drenos tais como: raízes, reservas aérea (bainha e base do caule) em gramíneas. Mudanças rápidas no padrão de distribuição de assimilados resulta, provavelmente, de uma competição entre drenos de diferentes forças e de diferente localização em relação ao tecido-fonte. Por outro lado, mudanças de longa duração no padrão de alocação de carbono dependem menos das relações fonte-dreno, e, sim refletem um ajuste adaptativo, provavelmente, mediado por sinal hormonal.

Com relação ao nitrogênio, também se tem observado mudanças rápidas na sua alocação dentro e entre ramos em crescimento, após a desfolhação. Avaliações em caule de azevém perene desfolhado revelaram que o nitrogênio absorvido previamente foi alocado para o crescimento das folhas e a maioria desse N (80%) foi mobilizado do tecido aéreo remanescente. A taxa de remobilização de nitrogênio absorvido previamente foi maior do que a absorção corrente nos próximos 4 dias. Após esse período, a absorção corrente suplantou a remobilização.

### **Para Utilização de Plantas Forrageiras**

O corte ou pastejo de plantas forrageiras envolve além da retirada da área fotossintética da planta, alterações nos níveis de reservas, no desenvolvimento de afillhos, no crescimento de folhas e raízes, na composição botânica, no micro-ambiente e nas propriedades físico-químicas e biológicas do solo. Dessa forma, o manejo deve reunir observações dessa natureza, com base em princípios fisiológicos na busca de elevados rendimentos de forragem de boa qualidade e persistência. Esses princípios básicos, norteadores do manejo do corte ou do pastejo, em pastagens compostas por diferentes espécies podem ser baseados nas seguintes características:

- a) na morfogênese da planta,
- b) na reserva de carboidratos não estruturais,
- c) no índice de área foliar,
- d) na reserva de carboidratos e área foliar, e
- e) nas zonas meristemáticas ativas.

## **Morfologia**

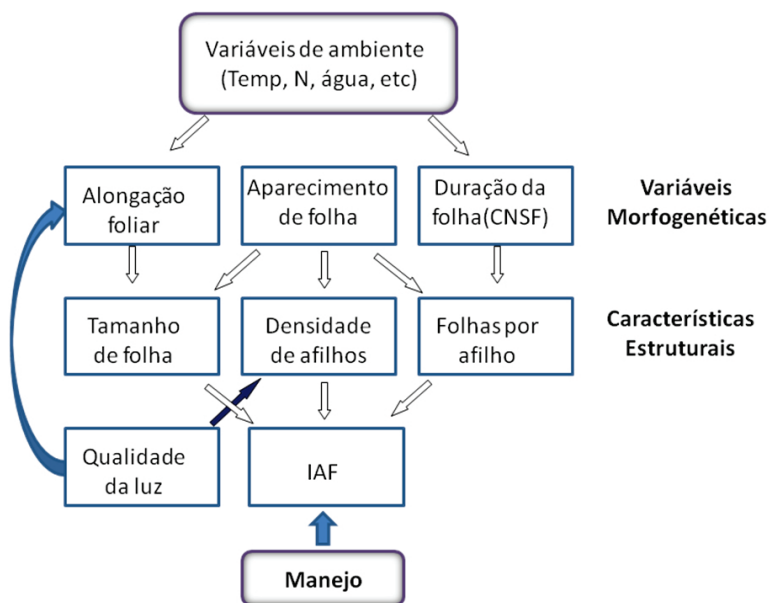
A morfologia das plantas forrageiras fornece uma indicação do destino dessa planta quando submetida a um sistema de exploração mais ou menos intenso. Nesse aspecto, comparando as características morfológicas de gramíneas e leguminosas, pode-se observar que as leguminosas (p.ex.: trevo branco), com relvados baixos e densos, com suas estruturas de reservas próximas à superfície do solo, estão mais protegidas de danos por animais e portanto podem ser utilizadas no método de pastejo contínuo. Ao passo que plantas com relvados altos, palatáveis e facilmente desfolhadas, o método de pastejo rotacionado torna-se mais adequado para manter a população. Esse é apenas um exemplo, da importância da adequação das características morfológicas das plantas ao sistema de manejo. Contudo, de forma geral, o manejo do pastejo deve observar a estrutura do pasto como um todo, incluindo também a disponibilidade do ambiente em termos de recursos. Como característica estrutural do pasto (estrutura do pasto) se entende o arranjo e distribuição espacial dos órgãos constituintes da parte aérea das plantas (altura, IAF, densidade populacional de filhotes, massa de folhas e interceptação de luz pelo dossel). Assim, o IAF que é determinado pelas características estruturais da planta é resultado das variações nas características morfogênicas da planta, em um determinado ambiente.

## **Variáveis morfogenéticas e estruturais importantes**

A morfogênese pode ser definida como a dinâmica da geração e expansão da forma da planta no espaço. Pode

ser descrita em forma de taxa de aparecimento de novos órgãos (organogênese), taxa de expansão (crescimento) e taxas de senescência e decomposição. Para gramíneas, nas quais somente folhas são produzidas, a morfogênese é uma função de três características:

- a) taxa de aparecimento de folhas;
- b) taxa de alongação; e
- c) duração da folha (Fig. 3.8)



**Figura 3.8** Relação entre variáveis morfológicas e características estruturais. Na célula acima CNSF representa o ciclo (dias) de duração da folha antes de iniciar a senescência.

Fonte: Chapman e Lemaire (1993).

Estas características são geneticamente determinadas, mas a sua expressão depende das condições ecofisiológicas, da nutrição nitrogenada e do balanço hídrico. A combinação

destas características morfogênicas determina três características estruturais do dossel:

a) tamanho de folha (resulta da taxa de alongação e da taxa de aparecimento, aceitando-se que a duração do período de alongação de uma folha é uma fração constante do intervalo de aparecimento da folha);

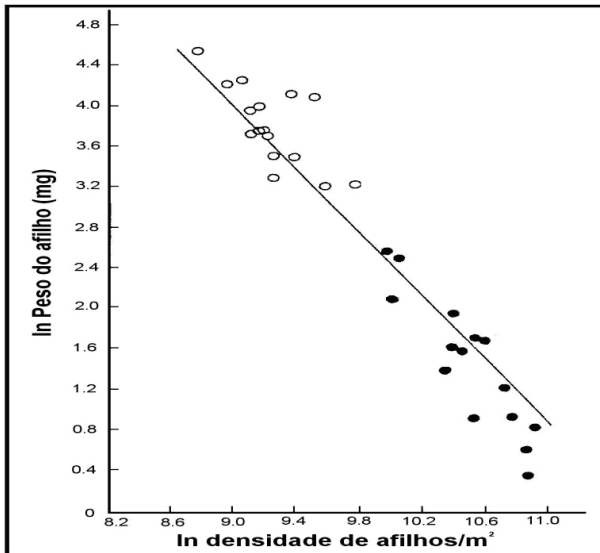
b) densidade de afilho (parcialmente relacionado com a taxa de aparecimento de folha, e

c) número de folhas por afilho (resulta da duração do período de vida da folha e taxa de aparecimento da folha).

A combinação dessas características determina o IAF (índice de área foliar) da folhagem que é o principal fator influenciando a interceptação luminosa e, portanto, a dinâmica de rebrote da pastagem. Com a mudança da qualidade da luz no dossel, o IAF pode modificar algumas variáveis tais como: taxa de alongação e taxa de afilhamento e, conseqüentemente, pode mudar algumas características estruturais do dossel como densidade de afilhos e tamanho de afilhos. A taxa de aparecimento da folha desempenha um papel central pela sua influencia direta nas três principais características estruturais. A taxa de aparecimento de folha é considerada, como sendo mais influenciada pela temperatura do que pela nutrição nitrogenada. Para uma mesma espécie, e com intervalo de aparecimento de folha mais ou menos constante, pode-se calcular esse período em termos de graus-dias. Assim, a variação interespecífica na taxa de aparecimento de folhas determina a estrutura do dossel. Taxas elevadas conduzem a uma estrutura com elevada densidade de pequenos afilhos (azevém perene), e baixas taxas implicam a uma estrutura com menor densidade de afilhos maiores (festuca alta).

## Plasticidade fenotípica

Plasticidade fenotípica é a capacidade da planta de variar sua característica morfológica em função das variações de ambiente e de manejo. A forma da planta é vista como sendo adaptável ou plástica. Um importante exemplo de como a plasticidade fenológica pode influenciar a estrutura da planta e seu padrão de crescimento em uma pastagem sendo pastejada, vem da relação entre densidade populacional e tamanho dos indivíduos. Uma relação inversa entre essas duas características existe em muitas comunidades de plantas (Figura 3.9). A inclinação dessa relação tem sido definida como “autodesbaste “ e já foi comprovado para espécies de braquiária no Brasil.



**Figura 3.9** Relação entre peso de afilhos e densidade de afilhos em pastagem de azevém perene ou em mistura onde o azevém perene é dominante.

Fonte: Davies (1988).

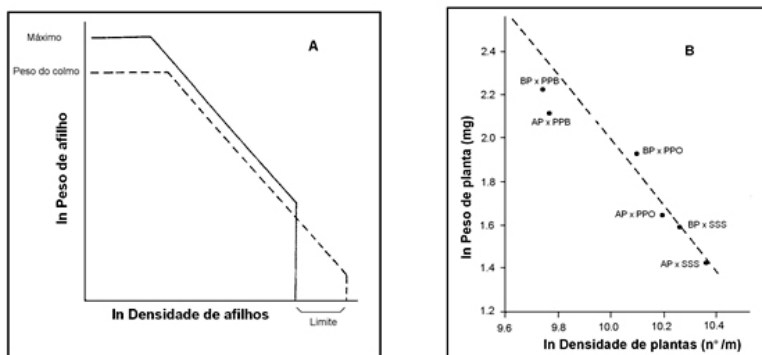
Diferenças na densidade de afilhos entre manejos são devidas principalmente a mudanças na quantidade e qualidade de luz penetrando na base da planta. O número de afilhos é geralmente maior em sistema de pastejo contínuo do que no rotacionado, e em alta pressão de pastejo.

Existem limites para a plasticidade fenotípica, assim em algum tempo, o aumento na frequência de pastejo e ou pastejo mais severo, aumenta o número de afilhos. O tamanho da folha também é altamente responsivo a variação na intensidade de desfolhação. Assim, pastejos frequentes geralmente resultam em folhas menores. Folhas menores e pecíolos curtos resultam em maior percentagem de folhas abaixo da altura de pastejo. Outro exemplo de plasticidade é a posição dos meristemas. Meristemas protegidos da desfolhação servem como fonte para rebrote rápido. Nesse aspecto, espécies rizomatosas e estoloníferas têm vantagens. Algumas gramíneas cespitosas (e.g. *Cenchrus ciliaris*) têm habilidade de orientarem os afilhos novos paralelos à superfície do solo para manter pontos de crescimento abaixo da superfície do solo. Leguminosas que emitem ramificações laterais proficuamente têm vantagem pelo aumento da probabilidade que alguns ramos escapem da desfolhação e se tornem fonte imediata de carbono para o rebrote de ramos desfolhados. Exemplos são hemartria e capim de Rhodes, cujo pastejo estimulam a emissão de estolões.

## Limite da plasticidade fenotípica

O conceito de limite da plasticidade traz a perspectiva de definir o limite da adaptabilidade de uma espécie à desfolhação (ou outra variável) e então, o regime de manejo (ou condições de ambiente) sobre o qual, particular espécie pode ser efetivamente usada.

O limite de plasticidade, influenciado pela desfolhação, tem sido estudado nas relações entre densidade e tamanho de afilho em gramíneas, e tamanho de desfolhas em leguminosas perenes. Esse limite de plasticidade em relação à densidade e tamanho de afilhos é apresentado na Figura 3.10.



**Figura 3.10** A) Representação esquemática do limite de plasticidade no peso de afilho em relação a densidade de afilho em gramíneas com alta capacidade de afilhamento, por exemplo: Azevém perene (---), e espécie com baixa capacidade de afilhamento como Festuca alta (—). B) Relação entre peso e densidade de planta em uma mistura de forrageiras pastejada por ovelhas (PPO, SSS) e bovinos (PPB), submetida à alta (AP) e baixa (BP) adubação fosfatada. Os valores representam a média de 5 anos de observações. A linha tracejada possui uma inclinação de  $-3/2$ .

Fonte: Lambert et al. (1986).



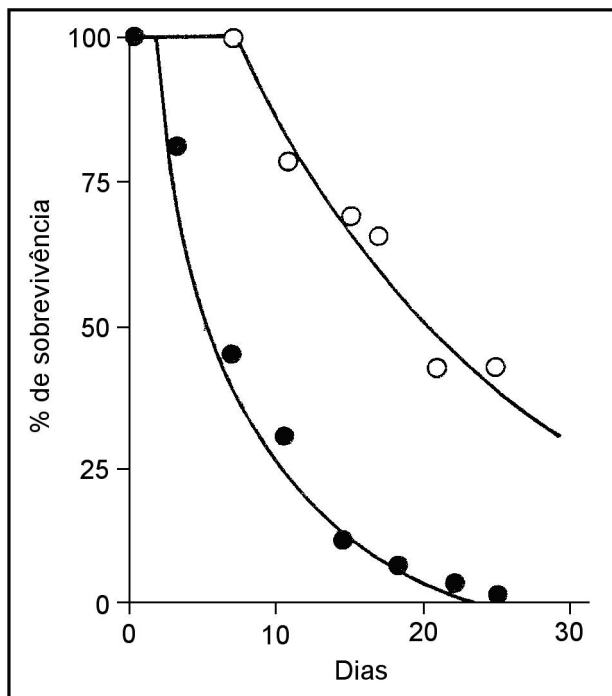
Observando a Figura 3.10-A, nota-se que quando a densidade de afilho é baixa, o nível de competição entre plantas é tão baixo que a quantidade de reserva (fonte) e sua disponibilidade são suficientes para as plantas alcançarem seu tamanho máximo (geneticamente) dentro de uma faixa larga de restrição de ambiente. Por outro lado, quando ocorre um forte decréscimo na densidade de afilho, isso não será compensado por um forte aumento no tamanho do mesmo (linha paralela ao eixo "X"). A representação esquemática dessa situação pode ser vista na Fig. 3.10-A. Com aumento da frequência ou intensidade de desfolhação, a densidade de afilhos deveria aumentar e o tamanho do afilho deveria reduzir, como previsto anteriormente, até certo ponto representando o máximo da densidade de afilhos ou o mínimo do tamanho do afilho. Este ponto representa o menor limite da resposta homeostática para cada espécie. Considerando as duas espécies contrastantes (azevém perene: com alta densidade de afilho e tamanho pequeno, e festuca: com poucos afilhos e tamanho maior), apresentadas pelos autores (Figura 3.10 A) em uma baixa densidade de afilho, a diferença no tamanho máximo dos afilhos deveria ser observada entre as duas espécies. Esta diferença deveria ser similar àquela observada quando da comparação dessas plantas bem espaçadas.

A Fig. 3.10B demonstra a relação entre densidade de planta x peso de planta, para uma mistura de seis pastagens sob diferentes manejos e tratamento com fertilizante fosfatado durante cinco anos. Todas as pastagens têm composição e estrutura original e similar, mas aquelas pastejadas por bovinos (PPB) demonstram que as condições para

crescimento das plantas foram tal que, as plantas estavam na máxima dimensão geneticamente determinada. Plantas numa alta densidade e pastejada com ovelhas (PPO ou SSS) estavam, entretanto, ainda evidentemente experimentando significativa supressão competitiva do seu potencial de crescimento. Essas adaptações, como por exemplo: folhas menores poderiam ser mais tolerantes a regime de pastoreio mais intensivo em virtude da sua habilidade de retenção de uma grande proporção de folhas abaixo da linha de pastejo, e com isso manter um mais estável suprimento de carboidrato para o rebrote. Assim, pastejo pesado e ou frequente geralmente resulta em folhas menores. Folhas menores e pecíolos curtos resultam em maior percentagem de folhas abaixo da altura de pastejo.

Observando a Figura 3.11, onde a percentagem de lâmina de área foliar de trevo branco, submetida a pastejo intenso (círculos pretos) e leniente (círculos branco) em mistura com azevém, verifica-se que: folhas com cinco dias de idade provavelmente estariam iniciando um balanço positivo de carbono (transição de dreno para fonte) e poderiam não ter iniciado a exportação de carboidrato para outros drenos da planta. Então menos da metade das folhas produzidas poderiam ter contribuído para economia de C, e para o rebrote da planta e sua contribuição foi limitada ao máximo em menos de 20 dias (Figura 3.11). A combinação da intensidade da desfolhação e o estresse de carboidrato poderiam levar a morte do estolão e da planta, conseqüentemente a eliminação do trevo na mistura. Ao contrário, a sobrevivência de folhas de trevo foi muito maior na estrutura mantida com maior IAF (Figura 3.11). A interação entre tipo de planta e

tolerância ao pastejo é claramente visualizada na Tabela 3.3, comparando-se vários tipos de trevo com tamanho de folhas diferentes. Estes dados suportam a conclusão geral de que sistemas rotativos de pastejo melhoram a persistência de trevos de folhas largas comparado com sistema contínuo de pastejo a altas taxas de lotação. Também é evidente na Tabela 3.3, o dano causado decorrente da generalização dos benefícios de um método de pastejo sobre o outro sem um claro entendimento das interações entre fenótipo e manejo. Verificando os dados sobre o conteúdo de trevo nas pastagens (Tabela 3.3), observa-se também que o pastejo contínuo seria taxado como superior para promover o crescimento onde trevos de folhas pequenas fossem usados, entretanto, esta conclusão seria errônea se extrapolada para pastagem baseada em variedades de trevo com folhas largas.



**Figura 3.11** Taxa de sobrevivência (% de folhas em relação a população original) de lâmina de área foliar de trevo branco em intenso (●) e leniente pastejo (○) em um consórcio de azevém e trevo branco.

Fonte: Korte et al. (1984).

**Tabela 3.3** Plasticidade fenotípica em trevo branco (*Trifolium repens*): área média de folha de quatro cultivares de trevo e média da percentagem de trevo na pastagem sob pastejo rotativo e contínuo (ambos a 22,5 ovelhas fêmeas/ha). Palmerston North, New Zealand, 1984.

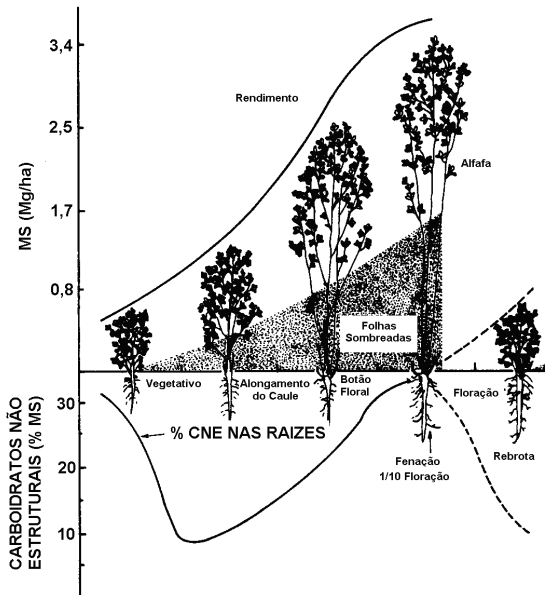
Cultivar	Tamanho de Folha*	Área Foliar (cm <sup>2</sup> )		Trevo na pastagem (%)
		<i>Método de pastejo</i>		Método de pastejo
		Rotativo	Contínuo	Rotativo
Tahora	Pequena	2,09	1,30	13,3
Huia	Média	2,75	1,15	11,0
Pitau	Média alta	4,08	1,30	15,1
Kopu	Grande	5,58	1,66	19,5
LSD <sub>0,05</sub>		0,35	2,28	

Fonte: Caradus (1986).

## Reservas de carboidratos não estruturais

Em forrageiras perenes de hábito ereto (alfafa e cornichão), espécies prostradas e forrageiras usadas em “capineiras” ou feno, as reservas orgânicas são indicativas comandando o corte ou o pastejo. Utilizando a alfafa como exemplo (Figura 3.12) observa-se que no crescimento inicial após o estabelecimento ou após o corte, a alfafa apresenta uma redução nas suas reservas até atingir 15 a 20 cm de altura. Essa redução é decorrente da supressão da fotossíntese e da demanda respiratória para a manutenção e crescimento de novos tecidos. A partir dos 15 a 20 cm de altura, a planta possui uma área foliar suficiente para atender a demanda da

respiração e crescimento, com os produtos da fotossíntese corrente. Nessa situação, a produção fotossintética ultrapassa o consumo e a planta passa a armazenar o excesso de carboidratos nas raízes e coroa, recuperando seu estoque. Essa reposição de estoque ocorre até próximo à floração, diminuindo a partir daí, pois as sementes que iniciam sua formação começam a competir pelos carboidratos.



**Figura 3.12** Dinâmica do crescimento (acúmulo de matéria seca) e do nível de carboidratos não estruturais em plantas de porte alto e ereto como a alfafa. A desfolha completa pelo pastejo contínuo geralmente provoca a morte da planta pelo total esgotamento das reservas das raízes. A população de planta e altos rendimentos são mantidos com um judicioso pastejo rotativo. Quando as plantas atingem a floração, ocorre uma redução na qualidade nutricional pelo aumento na relação caule/folha e pela queda das folhas da parte de baixo da planta.

Fonte: Blaser e Novaes (1990).

A baixa ou reduzida lotação com pastejo contínuo dessa espécie, sem que haja tempo para o restabelecimento de um nível mínimo de reservas por meio da fotossíntese, faz com que as plantas desfolhadas se debilitem e morram cedendo espaço às espécies indesejáveis. Esse pastejo contínuo e seletivo causa o chamado “pastejo em manchas” com o consumo seletivo de folhas novas pelos animais reduzindo drasticamente os teores de açúcares, conforme Figura 3.12.

O acúmulo e manutenção das reservas orgânicas, principalmente carboidratos não estruturais nas raízes e base das hastes das plantas forrageiras tem sido considerado como ponto para orientação de corte ou pastejo. Contudo, evidências indicam que as reservas de carboidratos não estruturais são insuficientes para justificar grande parte do rebrote, pois a translocação de assimilados das raízes ou colo da planta em direção aos meristemas, podem cessar num prazo de 3 a 6 dias após a desfolha completa. Ainda, se as reservas de CNE fossem completamente mobilizada para o rebrote, suportariam o rebrote por cerca de 2 a 3 dias. Vários resultados com gramíneas tropicais e subtropicais indicam que a produção de matéria seca do rebrote, avaliada 20 a 30 dias após a desfolha, não dependeria do teor de carboidratos por ocasião do corte ou pastejo. Nesse sentido a redução de reservas CNE de raízes, rizomas, estolões e base das hastes após a desfolha deveria ser vista mais como consequência da demanda respiratória do que translocação para pontos de crescimento. Portanto o rebrote de plantas após a desfolha parece ser decorrente não apenas do teor de carboidrato não estruturais, mas também pela produção primária da área foliar remanescente, avaliada por meio do conceito de índice de área foliar (IAF).

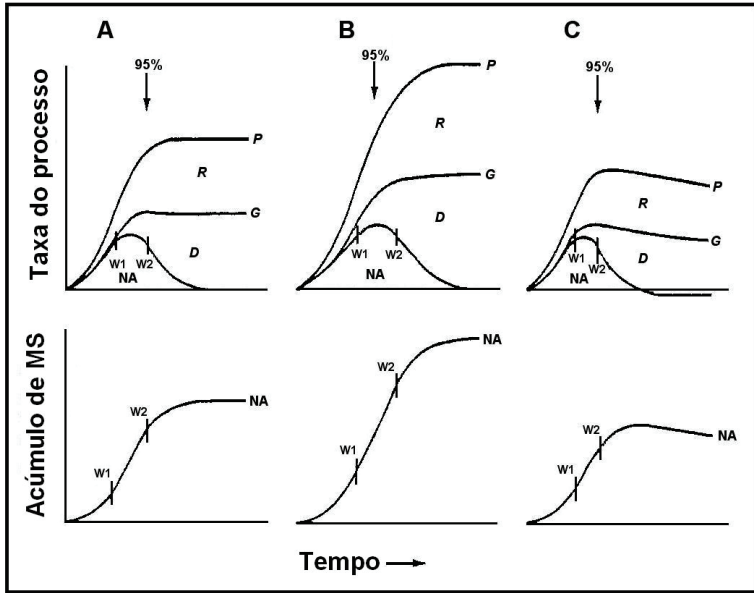
## Índice de Área Foliar

O manejo das pastagens para obter o máximo acúmulo de folhagem no tempo, requer que toda, ou quase toda, a radiação solar atingindo a pastagem seja interceptada pelas folhas fotossinteticamente ativas, durante o período de ativo crescimento. O mais alto índice de área foliar (IAF) de uma pastagem (a maior proporção de radiação incidente interceptada pelo dossel) durante o rebrote, aumenta a taxa de crescimento da pastagem até um ponto, onde 95 a 100% da radiação incidente for interceptada. Nesse ponto, o IAF (área foliar por unidade de superfície do solo) é definido como ótimo. O IAF ótimo varia com as estações do ano e com as espécies; sendo mais elevado na primavera e verão onde a intensidade da radiação solar é maior. Com relação às espécies, a maioria das gramíneas, com folhas eretas possuem maior IAF em relação às leguminosas (espécies planófilas, como por exemplo: *Trifolium subterraneum* e *Trifolium repens*).

O estudo apresentado na Figura 3.13, ilustra a relação entre taxa fotossintética bruta, a respiração, a produção bruta de tecido, e o acúmulo líquido de folhagem. Nesse estudo, a taxa de acumulação líquida de uma pastagem inicia seu declínio após o IAF ótimo ter sido alcançado. Como as folhas localizadas nas camadas inferiores do dossel estão sombreadas abaixo do seu ponto de compensação fótico, existe uma perda líquida de carbono destas folhas por respiração. Estas folhas sombreadas eventualmente morrem, enquanto outras passam para a camada sombreada, com baixo ponto de compensação fótico. Tetos de produção

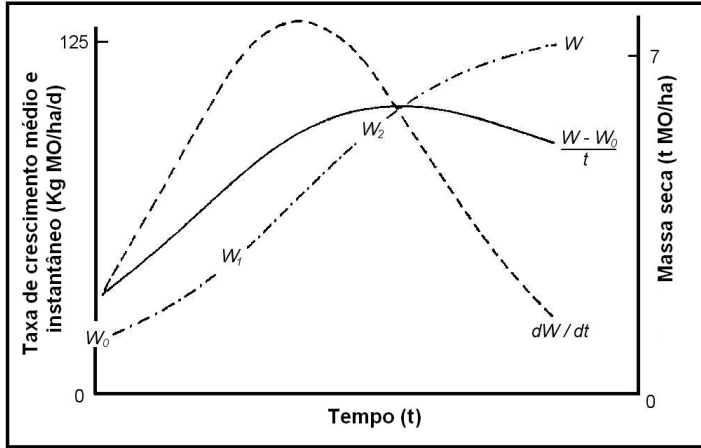


elevados são alcançados quando a taxa bruta de produção é igualada pela taxa de morte dos tecidos e nenhum forte acúmulo líquido de biomassa ocorre (Figura 3.13). Baseado nesse contexto teórico acredita-se que o acúmulo de massa seca de uma pastagem poderia ser maximizado, se fosse permitido à referida pastagem rebrotar logo após o IAF ótimo, quando a taxa líquida de acúmulo de folhagem inicia sua queda, e fosse desfolhada até um ponto abaixo do IAF ótimo, mas acima do qual a taxa líquida de acúmulo se aproxime do máximo. Isso significa manter a pastagem numa zona estreita onde, a taxa líquida de acumulação (ou taxa de crescimento instantâneo) da pastagem seja máxima ou próxima a máxima, com pastejos frequentes e lenientes. Isto é igual às zonas W1 e W2 observados na Figura 3.14, onde está ilustrado mudanças na taxa média e instantânea de crescimento da pastagem e massa acumulada sobre o período total de rebrote.



**Figura 3.13** Relação entre taxa fotossintética bruta (P), respiração (R), produção bruta de tecido (G), acúmulo líquido de folhagem (NA) e tecido morto (D) de pastagem crescendo em a) ambiente estável; b) ambiente onde a intensidade luminosa está aumentando e c) ambiente onde a intensidade luminosa está diminuindo. O diagrama inferior mostra os padrões de acúmulo líquido de matéria seca. As setas, apontam o momento onde 95% da radiação é interceptada (IAF é ótimo). O W1 e W2 representam uma faixa estreita onde a taxa de acúmulo de matéria seca é ou esta próxima ao máximo.

Fonte: Parsons (1988).



**Figura 3.14** Análise de crescimento da pastagem baseando-se no padrão sigmóide de acúmulo de líquido de massa seca ( $W$ ), durante longo período de rebrote após uma severa desfolhação, mostrando a relação entre a taxa de crescimento instantânea ( $dW/dt$ ) e duração do rebrote. A taxa média de crescimento  $(W - W_0)/t$  é também mostrada.

Fonte: Parsons et al. (1988).

Entretanto, esta análise é baseada na curva de crescimento de uma pastagem manejada por desfolhação severa e não frequentes (pastagem crescendo a partir de baixo IAF), e demonstram que a curva de crescimento (rebrote) de pastagem manejada por desfolhação frequente e leniente são fundamentalmente diferentes, por que a relação entre taxa de produção bruta de tecido e taxa de senescência, difere durante o rebrote. Desfolhação frequente e leniente não pode, portanto, sustentar as mais altas taxas de crescimento instantâneo no tempo, como previamente assumido. Ainda, o tempo de desfolhação para manter a máxima taxa de crescimento instantâneo sob este tipo de manejo poderia ser totalmente diferente daquele proposto anteriormente.

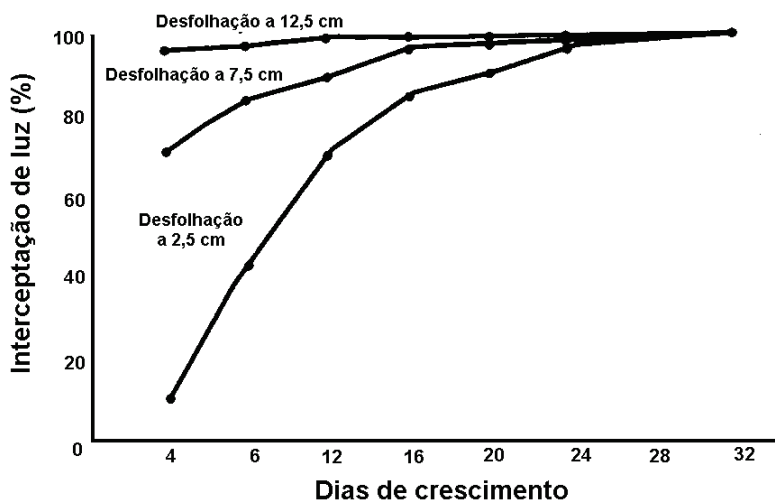
A manutenção das pastagens com nível elevado de massa verde ou IAF, quer por desfolhação frequente e leve, ou por desfolhação leve e contínua, afeta adversamente o crescimento da pastagem e a utilização, em longo prazo. Queda na densidade de afilhos, elevação das folhas e pontos de crescimento para próximo do horizonte pastejado, decréscimo progressivo na proporção de folhas/ramos verdes, limita a eficiência fotossintética da folhagem residual, e também o consumo animal e produção de folhagem não senescente. Esse tipo de regime raramente maximiza as taxas de acúmulo, pois são justamente as folhas jovens, àquelas que são removidas pelo pastejo, uma vez que estão no topo do dossel. Essas folhas são mais fotossinteticamente ativas e, portanto mais eficientes para promover o crescimento. Assim, não tem sido fácil demonstrar que o manejo baseado em desfolhação frequente e leniente fornece elevadas

produções de forragem sob pastejo. Onde o pastoreio rotativo é praticado em áreas de gramíneas temperadas, a combinação de desfolhação leve e severa é geralmente usada para manter a estrutura do dossel (arquitetura) e a característica de qualidade da pastagem, o que pode conduzir para um elevado índice de colheita sob pastoreio.

Num dossel mantido a baixo IAF, folhas jovens estão expostas e as densidades luminosas elevadas evitam que haja um decréscimo no potencial fotossintético, característico de folhas velhas e sombreadas encontradas em dossel desfolhado com baixa frequência, onde o IAF é maior durante a estação de crescimento. A eficiência de conversão de radiação em matéria seca nas plantas depende da taxa fotossintética de folhas individuais, dos padrões de interceptação luminosa do dossel, e da distribuição de matéria seca na planta e ao longo do perfil do dossel. Portanto, não se pode esperar que medições instantâneas de fotossíntese por unidade de área foliar representem fielmente a assimilação líquida de carbono de toda planta durante toda a estação de crescimento, explicando assim a baixa correlação entre taxa fotossintética e produção de matéria seca.

Outro conceito decorrente que possui grande importância sob ponto de vista prático, diz respeito a área foliar remanescente após o corte ou pastejo. Quando essa área foliar for suficiente para manter a planta acima do ponto de compensação (equilíbrio entre fotossíntese e respiração), não há consumo de reservas ou o consumo é desprezível. Assim, a altura de corte pode determinar ou não o consumo

de reservas. Ainda, a área foliar remanescente, pode estar associada a outros fatores como: pontos de crescimento, reserva na base dos colmos e absorção de água. A Figura 3.15, caracteriza claramente o efeito benéfico da área foliar remanescente na taxa de recuperação, após o corte de azevém perene e sua associação com a radiação incidente provocada pelo alto grau de desfolhamento.

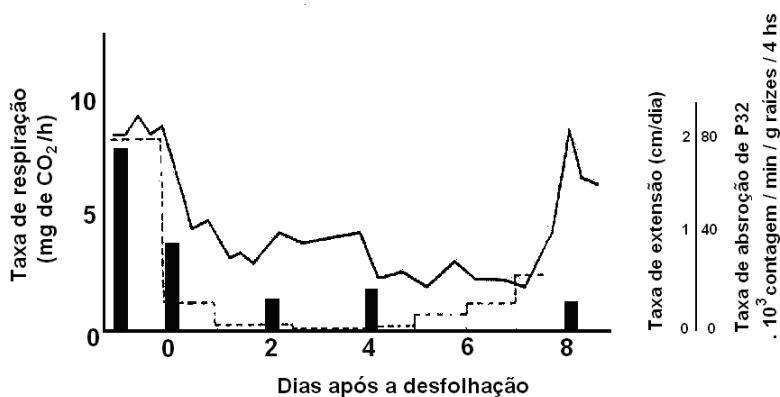


**Figura 3.15** Interceptação da energia radiante com o tempo, em três alturas (2,5; 7,5 e 12,5 cm) após a desfolhamento de azevém perene.

Fonte: Brougham (1956).

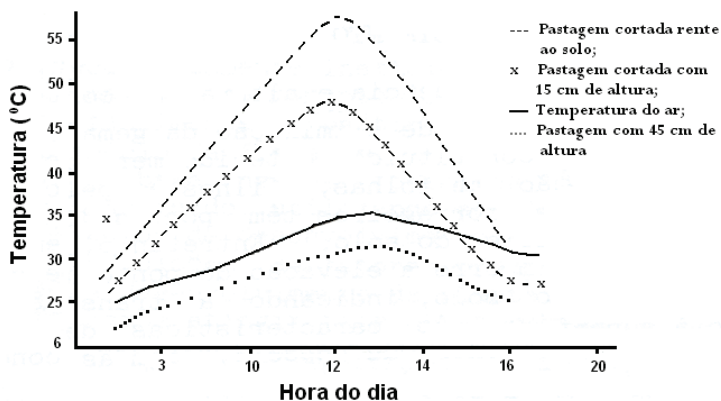
De uma maneira geral, a morfologia e altura de corte afetam a velocidade de recuperação das plantas em função da remoção de pontos de crescimento e área foliar. Esses dois fatores que interagem no manejo parecem ser de grande importância em pastagens anuais e cespitosas em

pastoreio. Além desses benefícios decorrentes da área foliar remanescente, também tem sido observadas reduções no crescimento de raízes de diversas gramíneas, após a remoção de 90% da folhagem, provocando conseqüentemente alterações no consumo de água e nutrientes (Figura 3.16). Aspectos de infiltração de água e microbiologia do solo, por efeito do aumento de temperatura, também salientam a importância da área foliar remanescente após o corte ou pastejo (Figura 3.17).



**Figura 3.16** Taxa de respiração das raízes (—), extensão da raiz (---) e absorção de P32 (histograma) por plantas de *Dactylis glomerata* L., antes e após severa desfolhação.

Fonte: Milthorpe e Davidson (1966).



**Figura 3.17** Temperatura da superfície do solo em função de diferentes alturas da pastagem.

Fonte: Blaser et al. (1966).

## Reservas de carboidratos e área foliar

A interação entre carboidratos e área foliar, tem sido apontada como responsável pelo potencial de crescimento de plantas em pastejo. Carboidratos não estruturais e área foliar conseguem estimular o crescimento de plantas durante e após o pastejo, conforme ilustra Ward e Blaser (1961) na Figura 3.18. Nesse estudo, evidencia-se que o rebrote do ápice da lâmina foliar foi influenciado por ambos, açúcares e área foliar. Ainda, o crescimento de novos afilhos foi primeiramente associado com o mais alto teor de açúcar na base do afilho da planta (Figura 3.18).



## I. Tratamentos

### A. CNE

ALTO

BAIXO

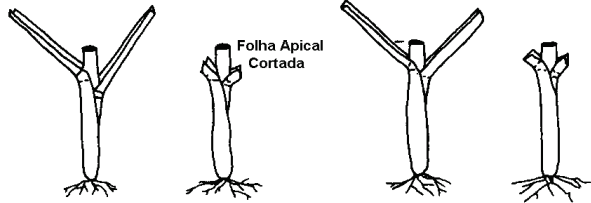
### B. Área Foliar

5 cm  
Alta

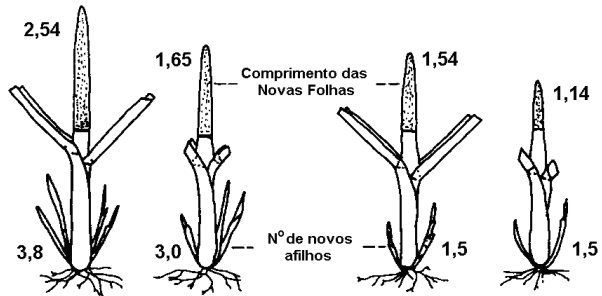
0,25  
Baixa

5 cm  
Alta

0,25  
Baixa



## II. Crescimento Subsequente: Folhas e Afilhos



**Figura 3.18** Efeito da área foliar remanescente e teor de carboidratos não estruturais no rebrote e produção de afilhos de “Capim dos pomares” (*Dactys glomerata*). A) Os afilhos foram tratados para apresentarem alto e baixo teor de carboidratos não estruturais. B) Área foliar remanescente com 5 cm de altura (alta) e 0,25 cm de altura (baixa).

Fonte: Ward e Blaser (1961).

## **Zonas meristemáticas ativas**

Entre as características que contribuem para recuperar a área foliar, a mais importante é a presença de zonas meristemáticas ativas na planta após a desfolhação. Essa característica permite ao tecido repor a área foliar a partir da expansão de células já formadas, não necessitando da produção de novas células. Isso resulta em uso mais eficiente da fonte de carbono para produção de área foliar.

O meristema apical de um colmo de uma gramínea imatura, localizado ao nível ou abaixo da superfície do solo, está inacessível ao animal pelo pastejo e, portanto, livre de danos. Dessa forma, novas folhas continuam a ser formada a partir dos meristemas sob desfolhação regular e repetida. Adicionalmente, a região meristemática das folhas individuais está localizada na sua base. Assim parte da lâmina foliar pode continuar a crescer, mesmo se partes velhas da mesma folha forem removidas pelo pastejo. Com a passagem para a fase reprodutiva, inicia a elongação do colmo e o meristema apical avança acima do solo, aumentando as chances de ser pastejado. A remoção do meristema apical pelo pastejo se constitui em uma possibilidade real nessa situação; se o ápice for removido. Com isso, a persistência da planta depende do rebrote de afilhos existentes, ou da iniciação de novos afilhos a partir de gemas axilares.

As características de alongamento variam entre espécies e dentro da espécie, com as condições de ambiente e de cultivo. De um modo geral, práticas que estimulam o crescimento vegetativo, tais como adubação (principalmente nitrogenada) e irrigação, resultam em uma rápida elevação

do meristema apical. A observação dessas características para se evitar ou forçar (no caso de milheto, para quebrar a dominância apical e estimular a brotação basilar) a eliminação do meristema apical pelo corte ou pastejo, é fundamental para obtenção de produtividade elevada (Tabela 3.4). Por outro lado, em algumas espécies como, por exemplo trevo branco, devido ao seu hábito estolonífero, o corte ou pastejo elimina apenas folhas e pedúnculos florais, não afetando os pontos de crescimento.

**Tabela 3.4** Alturas de corte indicadas para as principais forrageiras.

<b>CULTURA</b>	<b>ALTURA DO CORTE (cm)</b>
<b>Leguminosas</b>	
Alfafa	7
Desmódio e Siratro	10
Cornichão	7
<b>Gramíneas</b>	
Trigo, aveia, centeio e azevém	5-7
Festuca e Falaris	5
Milheto e Sorgo Forrageiro	15-20
Setária e Pânico	15
Rhodes e Guenoaro	10
Pensacola	7

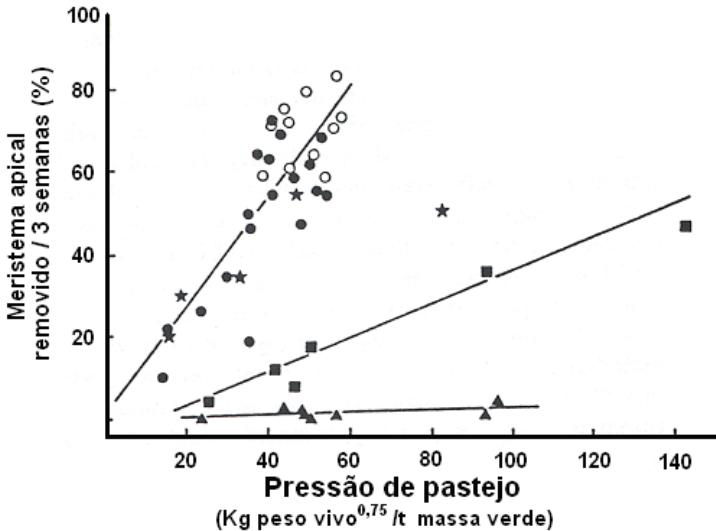
Outros tecidos meristemáticos como gemas axilares, encontradas ao longo do caule das gramíneas e das leguminosas, e gemas basilares podem se formar abaixo do nível do solo. Pelo mecanismo da dominância apical, essas gemas não se desenvolvem enquanto persistir o meristema apical, com seu caráter vegetativo. De uma maneira geral, brotações a partir do meristema apical são mais vigorosas que as demais, restabelecendo em pouco tempo a área fotossintética da planta. A remoção da gema apical pelo corte ou pastejo implicaria na saída de novos afilhos e um custo adicional de energia para recuperação da área foliar, daí a necessidade de proteção do meristema apical. Contudo, brotações a partir de gemas basilares não são necessariamente ineficientes, desde que o corte ou pastejo se realize no momento adequado. Nesse sentido, a alfafa recupera-se facilmente a partir de brotações basilares, quando cortada no início da floração.

Diferenças na tolerância a desfolhação entre gramíneas cespitosas e rizomatosas/estoloníferas reside na disponibilidade de meristemas ativos no momento da desfolhação. Em gramíneas cespitosas, com um afillamento sincronizado, o potencial de perda de meristema em um evento de desfolhação varia na estação em função do avanço do desenvolvimento fenológico. Nesse caso, se o pastejo alcançar os meristemas e eliminá-los a planta recupera-se muito lentamente. Espécies de gramíneas cespitosas tropicais (e.g. capim colômbio), com um assincronismo no desenvolvimento de afilhos, o potencial de recuperação é maior por causa da maior persistência de meristemas ativos após a desfolhação. Em gramíneas,

a presença de níveis elevados de carboidratos não pode superar a ausência de meristemas ativos, porque a maioria dos carboidratos de reservas são usados por outros drenos respiratórios, durante o tempo requerido para ativar zonas meristemáticas quiescentes. Assim, quando o rebrote não é realizado a partir do meristema apical remanescente sua taxa é muito reduzida e esta redução ocorre independente da disponibilidade elevada de carboidratos nas raízes. Contudo, quando os meristemas ativos (apical) estão presentes, a alta disponibilidade de carboidratos pode aumentar a taxa de rebrote. A taxa de rebrote (refolhação) é também influenciada por fatores externos tais como: disponibilidades hídricas, nutricionais e temperatura.

Espécies de leguminosas forrageiras apresentam uma maior faixa de hábitos morfológicos do que gramíneas. Leguminosas como trevo branco e trevo subterrâneo, usualmente têm meristemas posicionados na superfície do solo. Isto não significa, entretanto, que os meristemas apicais escapam aos danos, ou seja, em determinadas estações, perdas podem ser significativas. Trevo subterrâneo pastejado na primavera, onde os colmos apresentaram cerca de 3 cm de comprimento, foram vulneráveis ao dano. Enquanto que, colmos com 2 a 2,5 cm de comprimento não foram largamente danificados. Em trevo branco e subterrâneo onde o meristema apical foi removido, o rebrote depende da ramificação lateral. Leguminosas tropicais são geralmente eretas, e como tal, seu meristema apical é altamente vulnerável a remoção pelo pastejo. O grau de dano é estreitamente relacionado à pressão de pastejo, onde uma leguminosa trepadeira como siratro pode perder

significativa quantidade de meristemas apicais sob forte pressão de pastejo, comparativamente a trevo branco sem meristemas removidos (Fig. 3.19).



**Figura 3.19** Efeito da pressão de pastejo na porcentagem de meristema apical removido de leguminosas tropical durante 3 semanas de pastejo. (●) siratro, sob pastejo rotativo; (○) siratro, sob pastejo contínuo; (\*) *Centrosema virginianum*; (■) *Cassia rotundifolia*; (▲) trevo branco. As linhas traçadas são para siratro, *Cassia* e trevo branco.

Fonte: Clements (1989).

## Considerações Finais

A desfolha reduz diretamente a área foliar, com consequências sobre os níveis de carboidratos de reservas, afilhamento, crescimento de raízes, crescimento de novas folhas, penetração de luz, temperatura, fixação biológica de nitrogênio e absorção de nutrientes com reflexos na produtividade da pastagem. Portanto, um pastejo não controlado (mal conduzido), pode levar ao desequilíbrio nesse sistema e como consequência à degradação das pastagens. As pastagens são consideradas em degradação, quando a produção de forragem diminui, provocando com isso redução drástica no sistema radicular, afilhamento, expansão foliar e reservas de carboidratos nas raízes e impondo finalmente redução na capacidade de suporte. Portanto, a redução na capacidade de suporte é consequência da baixa produção de matéria seca e isso faz parte de um círculo vicioso. Nesse círculo vicioso, uma determinada redução na produção de matéria de seca (aérea) da forrageira implica em redução aproximadamente quatro vezes maior no sistema radicular e no nível de carboidratos de reserva, o que reflete o alto nível de integração dos sistemas (aéreo e radicular). Nesse contexto, dada a complexidade do ecossistema pastagem, necessita-se cada vez mais a compreensão dos princípios de ecofisiologia que governam o crescimento e desenvolvimento das plantas forrageiras integrada nos sistemas (solo, animal, clima, microrganismos). Com essas informações o manejador estará mais seguro na adoção de práticas de manejo com relação ao fornecimento de períodos de descansos apropriados (frequência de pastejo) e cortes no momento e na intensidade mais adequados para o rebrote, reduzindo assim a degradação das forrageiras componentes das pastagens.

## Referências Bibliográficas

BLASER, R.E.; AUDA, H.; BROWN, R.H. Tillering and carbohydrate contents of orchardgrass as influenced by environmental factors. **Crop Science**, Madison, v. 6, p. 139, 1966.

BLASER, R.E.; NOVAES, L.P. Manejo do complexo pastagem-animal para avaliação de plantas e desenvolvimento de sistemas de produção de forragens. In.: PASTAGENS. Piracicaba: SBZ: FEALQ, 1990. p. 157-205.

BROCK, J.L. Evaluation of New Zealand bred White clover cultivars under rotational grazing and set stocking with sheep. **Proceedings of the New Zealand Grassland Association**, Palmerston North, v. 49, p. 203-206, 1988.

BROUGHAM, R.W. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 7, p. 337-387, 1956.

CARADUS, J.R. World checklist of White clover varieties. **New Zealand Journal of Experimental Agriculture**, Wellington, v. 14, p. 119-164, 1986.

CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1993, Palmerston North, New Zealand. **Proceedings...** New Zealand: New Zealand Society of Animal Production; Australia: Tropical Grasslands Society of Australia; Australian Society of Animal Production - Queensland Branch, 1993. p. 95-104.



CLEMENT, C.R.; HOPPER, M.J.; JONES, L.H.P.; LEAFE, E.L. The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution. II. Effect of light, defoliation and relationship to CO<sub>2</sub> flux. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 29, p. 1173-1183, 1978.

CLEMENTS, R.J. Rates of destruction of growing points of pasture legumes by grazing cattle. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 16., 1989, Nice, France. **Proceedings...** Nice: Association Francaise pour la Production Fourragere, 1989. p. 1027-1028.

DAVIES, A. The regrowth of grass swards. In: JONES, M. B.; LAZEMBY, A. (Ed.). **The grass crop: the physiological basis of production**. London: Chapman and Hall, 1988. p. 85-127.

GRABER, L.F.; NELSON, N.T.; LUEKEL, W.A.; ALBERT, W.B. **Organic food reserves in relation to the growth of alfalfa and other perennial herbaceous plants**. Madison: Agricultural Experiment Station University of Wisconsin, 1927. (Research Bulletin, 80).

KORTE, C.J.; WATKIN, B.R.; HARRIS, W. Effects of the timing and intensity of spring grazing on reproductive development, tillering and herbage production of a ryegrass dominant pasture. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v. 27, p. 135-149, 1984.

LAMBERT, M.G.; CLARK, D.A.; COSTALL, D.A.; GRAY, Y. Influence of fertilizer and grazing management on

North Island moist hill country. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v. 29, p. 23-31, 1986.

MILTHORPE, F.L. ; DAVIDSON, J.L. Physiological aspects of regrowth in grasses. In: MILTHORPE, F. L. **The growth of cereal and grasses**. Londres: Butterworths, 1966. p. 241-254.

PARSONS, A.J. The effects season and management on the growth of grass swards. In: JONES, M. B.; LAZEMBY, A. (Ed.). **The grass crop: the physiological basis of production**. London: Chapman and Hall, 1988. p. 129-177.

PARSONS, A.J.; JOHNSON, I.R.; HARVEY, A. Use of a model to optimize the interaction between frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 43, p. 49-59, 1988.

RICHARDS, J.H. Physiology of plants recovering from defoliation. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1993, Palmerston North, New Zealand. **Proceedings...** New Zealand: New Zealand Society of Animal Production: Australia: Tropical Grasslands Society of Australia: Australian Society of Animal Production - Queensland Branch, 1993. p. 85-93.

SMITH, D. Physiological consideration in forage management. In: HEATH, M.E.; METCALFE, D.S.; BARNES, R.F.(Ed.). **Forages: the science of grassland agriculture**. 3. ed. Ames: The Iowa States University Press, 1973. p. 425-436.

WARD, C.Y.; BLASER, R. E. Carbohydrate food reserves and leaf area in regrowth of orchardgrass. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 1, p. 366-370, 1961.