

CARLOS AUGUSTO DE MIRANDA GOMIDE

CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS ASSOCIADAS AO MANEJO DO
CAPIM-MOMBAÇA (*Panicum maximum* Jacq.)

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL

2001

CARLOS AUGUSTO DE MIRANDA GOMIDE

CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS ASSOCIADAS AO MANEJO DO
CAPIM-MOMBAÇA (*Panicum maximum* Jacq.)

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

Aprovada: 18 de junho de 2001.

Prof. Carlos Alberto Martinez y Huaman
(Conselheiro)

Dra. Valéria Pacheco B. Euclides

Dr. Luis Roberto de A. Rodrigues

Dr. Fermino Deresz

Prof. Odilon Gomes Pereira
(Presidente da Banca)

A **Deus**, pela vida, pela saúde e pela família

À minha amada esposa **Ester**, pelo amor, carinho, cumplicidade e respeito

Ao meu amado filho **Renan**, por sua doçura e pela maravilha de ser Pai

Aos meus queridos Pais, **José Alberto** e **Maria Lúcia**, pelo amor, pelo carinho
e pela formação

À toda minha família pelos incentivos e pela segurança

AGRADECIMENTO

À Universidade Federal de Viçosa e ao Departamento de Zootecnia, pela oportunidade de realização deste curso.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudo.

Ao professor e orientador José Alberto Gomide, pelo exemplo de seriedade, profissionalismo e dedicação à pesquisa e pelos conhecimentos repassados ao longo de todo o curso.

Ao professor Odilon Gomes Pereira, pelas críticas e sugestões e pelo convívio e amizade.

Ao professor Carlos Alberto Martinez y Huaman, pelas orientações, pelos aconselhamentos e pela liberação das instalações da Unidade de Crescimento de Plantas para condução dos ensaios em casa de vegetação.

Aos pesquisadores Valéria Pacheco B. Euclides e Fermino Deresz e ao professor Luis Roberto de Andrade Rodrigues, pelas valiosas sugestões e correções.

À Central de Experimentação Pesquisa e Extensão do Triângulo (CEPET), na pessoa do Pesquisador José Humberto Dutra, pela acolhida e pelas condições oferecidas para a realização do ensaio de pastejo.

Aos funcionários da CEPET, pelo convívio, pela amizade e pelo carinho com que me acolheram.

Ao José Maria e Osvanda, pela maneira como me “adotaram” na CEPET, pelo carinho e pela amizade, minha gratidão.

Ao Rogério Gomide e João Bosco, funcionários do UCP/DBV, pela prestatividade, pelo auxílio e pela amizade.

Aos funcionários do Departamento de Zootecnia, Adilson, Celeste, Márcia, Raimundo, Vera, Fernando, Rosana, Cláudio Paulon, Monteiro, Edson, Venâncio e Cleone pelo bom convívio e pelo auxílio nas atividades diárias.

Aos colegas, Alex, Jorge, Patrícia, Maristela, Karina, Marco Antônio, Guga, Magno e Alan, pelo grato convívio.

Aos amigos Domingos, Emerson, Rogério pelas trocas de idéias, pelo convívio e pela amizade.

BIOGRAFIA

CARLOS AUGUSTO DE MIRANDA GOMIDE, filho de José Alberto Gomide e Maria Lúcia de Miranda Gomide, nasceu em Viçosa, Minas Gerais, em 10 de julho de 1971.

Em fevereiro de 1995, graduou-se em Agronomia, pela Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, onde também obteve o título de Mestre em Forragicultura e pastagens em fevereiro de 1997.

Em março de 1997, iniciou o curso de Doutorado em Zootecnia pela Universidade Federal de Viçosa, área de Forragicultura e Pastagens, defendendo tese em 18 de junho de 2001.

ÍNDICE

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	2
2.1. Alocação de substratos para rebrota	3
2.2. Crescimento e desenvolvimento de gramíneas forrageiras	10
2.3. Índices de Crescimento	22
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26
CAPÍTULO 1	38
FOTOSSÍNTESE E REBROTA DO CAPIM-MOMBAÇA (<i>Panicum maximum</i> Jacq.) SOB DIFERENTES INTENSIDADES DE DESFOLHA	38
1. INTRODUÇÃO	38
2. MATERIAL E MÉTODOS	41
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	44
4. CONCLUSÕES	57
5. REFERÊNCIAS	58
CAPÍTULO 2	62
ÍNDICES MORFOGÊNICOS E DE CRESCIMENTO DURANTE O ESTABELECIMENTO E A REBROTA DO CAPIM-MOMBAÇA (<i>Panicum maximum</i> Jacq.)	62
1. INTRODUÇÃO	62

2. MATERIAL E MÉTODOS	64
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	67
4. CONCLUSÕES	77
5. REFERÊNCIAS	78
CAPÍTULO 3	81
EFEITO DO PERÍODO DE DESCANSO SOBRE AS CARACTERÍSTICAS DO RELVADO DE CAPIM-MOMBAÇA (<i>Panicum maximum</i> Jacq.) SOB PASTEJO ROTACIONADO	81
1. INTRODUÇÃO	81
2. MATERIAL E MÉTODOS	83
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	89
4. CONCLUSÕES	103
5. REFERÊNCIAS	104

RESUMO

GOMIDE, Carlos Augusto de Miranda, D.S., Universidade Federal de Viçosa, junho de 2001. **Características morfofisiológicas associadas ao manejo do capim-mombaça (*Panicum maximum* Jacq.)**. Professor Orientador: José Alberto Gomide. Professores Conselheiros: Odilon Gomes Pereira e Carlos Alberto Martinez y Huaman.

Três experimentos foram conduzidos com o objetivo de avaliar aspectos morfofisiológicos, estruturais e produtivos relacionados ao crescimento do capim-mombaça. Dois ensaios foram conduzidos em vasos, em casa de vegetação da Unidade de Crescimento de Plantas (UCP) do Departamento de Biologia Vegetal no Campus da UFV. No primeiro ensaio, avaliou-se o efeito de quatro desfolhas do perfilho principal apresentando três folhas completamente expandidas e 7-8 perfilhos primários: a remoção de todas as folhas (desfolha total), a remoção da folha adulta mais jovem (desfolha superior), a remoção das duas folhas adultas mais velhas (desfolha inferior) e controle (sem desfolha), juntamente com a total desfolha dos demais perfilhos, cortados a 8 cm do solo. Foram avaliadas as variáveis: taxa de aparecimento (TA_pF) e alongamento (TA_lF) de folhas, a taxa de expansão da área foliar, o crescimento do sistema radicular, o nível de carboidratos totais não estruturais (CTNE) da raiz e do colmo, a taxa de crescimento relativo (TCR), a taxa de assimilação líquida (TAL), a razão de área foliar (RAF) às idades de 2, 5, 9 e 16 dias após as desfolhas, bem como a taxa fotossintética máxima das folhas remanescentes ao corte às idades de 2, 6 e 13 dias. Foram observadas cinco repetições por tratamento segundo o delineamento inteiramente casualizado. As folhas adultas apresentaram taxa fotossintética máxima semelhante, experimentando aumento nos primeiros dias após a desfolha e queda aos 13 dias. A desfolha reduziu os teores de CTNE da base do colmo em todos os tratamentos, sendo observados menores valores para a desfolha total. Comprometimento do crescimento do sistema radicular e do teor de CTNE das raízes foi observado nas plantas sob desfolha total que também tiveram sua TCR reduzida nos primeiros dias de rebrotação. Entretanto, o aumento na RAF possibilitou a estas plantas recuperação da TCR e alta taxa de expansão da área foliar igualando a área foliar das demais aos 16 dias de

rebrotas. No segundo ensaio, estudou-se o desenvolvimento das plantas, em três crescimentos: o de estabelecimento (C1), o da rebrota após o corte aos 16 dias (C2) e o da rebrota após corte aos 37 dias (C3) após emergência. As variáveis estimadas foram: índices de TCR, TAL e RAF, TA_pF , TA_fF e taxa de expansão da área foliar. As colheitas foram feitas ao longo do desenvolvimento das plantas em cada crescimento considerado: 13, 20, 27, 42, 55, 69 e 83 dias após emergência (C1); 0, 3, 6, 10, 17, 24, 38, 52 e 66 dias do C2 e 0, 1, 3, 7, 21, 35, 49, 63 e 77 dias do C3. Foram observadas três repetições (vasos), segundo delineamento inteiramente casualizado. Altos valores de TAL, RAF e TCR foram observados no início do crescimento seminal (C1) das plantas, caindo assintoticamente com o avanço da idade. O corte aos 35 dias de idade comprometeu o crescimento das plantas expresso em seus valores de TA_pF , TA_fF e a taxa de expansão da área foliar, RAF, TAL e TCR, sendo observados valores negativos para estes dois últimos índices, nos primeiros dias de rebrota. A baixa demanda respiratória e a alocação de fotoassimilados para o crescimento foliar garantiram às plantas cortadas aos 16 dias, balanço positivo de carbono e conseqüente rápida recuperação. O terceiro ensaio foi conduzido a campo na Central de Experimentação Pesquisa e Extensão do Triângulo Mineiro - CEPET, onde se estudou três períodos de descanso do pastejo rotacionado em capim-mombaça. Os períodos de descanso, foram definidos em função do tempo necessário para que se observasse o aparecimento de 2,5; 3,5 e 4,5 folhas por perfilho, respectivamente tratamentos A, B e C, dispostos num delineamento inteiramente casualizado. A cada tratamento corresponderam 6 piquetes (repetições), totalizando 18 piquetes experimentais. Foram avaliadas as seguintes características: disponibilidade de biomassa total, taxa de crescimento cultural (TCC), altura, relação folha-colmo, índice de área foliar (IAF), interceptação da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), teor de carboidratos totais não estruturais (CTNE) na base do colmo, taxa de aparecimento e alongamento foliares, etc. Maiores TCC foram observadas para o período de descanso correspondente ao aparecimento de 2,5 folhas por perfilho. A menor disponibilidade de biomassa por ciclo de pastejo dos tratamentos de menor período de descanso, foi compensada pelo maior número de ciclos observados. O IAF foi proporcional à duração do período de

descanso, mas a interceptação da RFA atingiu índices em torno de 95% ao final do período de descanso em todos os tratamentos. Os teores de CTNE não foram influenciados pela duração dos períodos de descanso. O prolongamento do período de descanso resultou em comprometimento da estrutura do pasto, sinalizado pelos baixos valores da relação folha-colmo. Os índices morfogênicos, TA_pF , TA_F não foram afetados pelos tratamentos estudados, exceção feita à taxa de alongamento do colmo que foi proporcional à duração do período de descanso.

ABSTRACT

GOMIDE, Carlos Augusto de Miranda, D.S., Universidade Federal de Viçosa, June, 2001. **Morphophysiological traits related to Mombaça grass (*Panicum maximum* Jacq.) management.** Adviser: José Alberto Gomide. Committee Members: Odilon Gomes Pereira e Carlos Alberto Martinez y Huaman.

Three experiments were carried out to assess the morphophysiological and structural traits related to Mombaça grass growth and yield. Two trials were run in pots, in glasshouse. The first one aimed to evaluate four defoliation treatments of the main tiller bearing 3 fully expanded leaves and 7-8 primary tillers: T1 – no defoliation, T2 – total defoliation, T3 – removal of the last expanded leaf and T4 - removal of the two lowest expanded leaves. In all cases primary tillers were completely defoliated by cutting at 8 cm height from soil level. The variables assessed were: leaf appearance, elongation and expansion rate, root growth, relative growth rate (RGR), net assimilation rate (NAR), leaf area ratio (LAR), maximum leaf photosynthesis rate by the ages of 2, 5, 9 and 16 days regrowth. There were 5 replications, according a completely randomized design. All 3 adult leaves exhibited the same photosynthetic rate, which increased shortly after defoliation, but had declined by the 16th day regrowth. Total stem non-structural carbohydrates content dropped in response to leaf removal, mainly in the total defoliation treatment which also brought about reduced root growth. Still, the completely defoliated plants had restored their RGR by the 16th day regrowth due to high leaf area expansion rate and leaf area ratio. The second trial aimed to study plant development in three growths: the seminal, establishment growth (G1) and the regrowths following a clipping taken at the 16th (G2) and 37th (G3) days of the seminal growth. The variables assessed were the growth indices: RGR, NAR, LAR, and the rates of leaf appearance, elongation and expansion. Accordingly, harvests were taken at the age of: 13, 20, 27, 42, 55, 69 and 83 day of the seminal growth (G1); 0, 3, 6, 10, 17, 24, 38, 52 and 66 day of the 2nd regrowth (G2) and 0, 1, 3, 7, 21, 35, 49, 63 and 77 day of the 3rd growth (G3). There were 3

replications (pots) per treatment in a completely randomized design. Figures for NAR, LAR and RGR were high during early seminal growth but declined assynthotically as plant aged. Initial values for these indices were higher in the seminal growth as compared to the 2 regrowths. The cutting taken on the 37th day of the seminal growth hindered the initial growth of the plants regarding leaf appearance and elongation rates, LAR, NAR and RGR. The last two indices had negative values during early regrowth, but they had been recovered by the 16th day regrowth. The third experiment, dealt with the duration of the rest period in a rotationally grazed Mombaça grass sward. This trial was run in the Central de Experimentação Pesquisa e Extensão do Triângulo Mineiro – CEPET, to study three rest periods defined in terms of the time for the expansion of 2.5, 3.5 and 4.5 leaves per tiller, referred as treatments A, B and C, respectively. The experimental design was completely randomized with 6 replicates (paddocks) per treatment. Experimental variables assessed were: biomass availability; crop growth rate (CGR), plant height, leaf-stem ratio, leaf area index, interception of photosynthetically active radiation (PAR), total non-structural carbohydrates concentration in stem basis, leaf appearance and elongation rates and tiller density population. Biomass availability per grazing cycle, leaf area index and plant height varied directly while tiller population, CGR and leaf-stem ratio varied inversely with length of the rest period. Though leaf area index and biomass related directly with the duration of the rest period, interception of PAR reached critical values soon before completion of rest period, regardless of experimental treatment.

1. INTRODUÇÃO

O manejo correto de uma pastagem demanda decisões quanto à melhor forma e época de adubação, taxa de lotação adequada, momento certo de entrada e saída dos animais de um piquete ou área de pastejo, dentre outras. Para que se possa ter estas definições de forma clara e objetiva faz-se necessário o estudo do crescimento das plantas forrageiras em condições experimentais que busquem simular situações encontradas no dia a dia da exploração forrageira sob pastejo.

Em todo o mundo, as pastagens constituem a base da exploração pecuária, daí o importante papel das gramíneas forrageiras como um dos fatores responsáveis pelo sucesso da atividade pecuária. De fato, o alto rendimento forrageiro das gramíneas tropicais faz delas uma alternativa bastante viável para a alimentação animal.

Aspectos morfológicos e fisiológicos das forrageiras, devem ser avaliados juntamente com os aspectos produtivos para melhor compreender, e principalmente potencializar a sua utilização.

Neste sentido têm se destacado nas últimas décadas trabalhos ligados aos aspectos morfofisiológicos das plantas forrageiras sob pastejo (GRANT et al., 1981; BIRCHAM E HODGSON, 1983; HODGSON, 1985; MAZZANTTI et al., 1994, MAZZANTTI e LEMAIRE, 1994, CARRERE et al. 1997).

Em excelente revisão, CHAPMAN e LEMAIRE (1993) discutem as características morfogênicas de uma planta forrageira que determinam a estrutura e o índice de área foliar de uma pastagem conforme o manejo a que é submetida.

Há muito se conhece a dinâmica do crescimento de uma gramínea, sua emissão contínua de folhas por meio de suas unidades de crescimento, os fitômeros (SILSBURY, 1970; LANGER, 1972). Na literatura nacional, GOMIDE (1988), numa ampla revisão descreve o desenvolvimento de uma gramínea desde a germinação da semente até o momento de florescimento do perfilho. Entretanto, no Brasil, a visão mais prática sobre as relações desta dinâmica com importantes características morfogênicas tais como; taxa de aparecimento foliar (TA_pF), taxa de alongamento foliar (TA_F), senescência e perfilhamento, e

a importância de tais características para o manejo só começaram a ser apresentados e discutidos mais recentemente (CORSI et al., 1994, GOMIDE, 1997; NABINGER, 1997, GOMIDE et al. 1997, GOMIDE et al. 1998, OLIVEIRA et al. 1998, SANTOS et al., 1999).

A cultivar Mombaça de *Panicum maximum* foi lançada pela Embrapa-CNPGC como uma gramínea de alto rendimento forrageiro e bom valor nutritivo. De fato, em vários ensaios tem-se constatado seu alto potencial produtivo (CECATO et al., 1996, 2000; EUCLIDES et al., 1995).

O presente trabalho teve como objetivo desenvolver estudos morfofisiológicos da dinâmica do crescimento do capim-mombça; avaliar os mecanismos de rebrotação, suas causas e conseqüências; aplicar conhecimentos básicos ao manejo desta espécie e estabelecer “conceitos” próprios para gramíneas tropicais.

2. REVISÃO DE LITERATURA

Expresso em medidas de comprimento, área ou peso, o crescimento vegetal depende do processo de troca gasosa, fotossíntese aparente, cuja intensidade depende principalmente da quantidade e da qualidade de luz interceptada e capturada pela área foliar do relvado.

A rapidez com que uma planta forma ou reconstitui sua área foliar determina sua taxa de crescimento e a produtividade do relvado. A quantidade de fotoassimilados excedente à respiração vegetal é usada para expansão da área foliar, via desenvolvimento e crescimento de novas folhas e perfilhos e do sistema radicular.

O padrão de acúmulo de biomassa experimentado por uma planta durante seu desenvolvimento seminal mostra uma fase inicial de crescimento exponencial, seguida de outra caracterizada por acúmulo linear e, finalmente, uma fase na qual a taxa de incrementos é decrescente. Segundo PARSONS et al. (1988b), a desfolha do relvado pelo corte ou pastejo deve aguardar o momento de máxima taxa média de crescimento relativo, que coincide com a fase intermediária da curva de crescimento sigmoidal, a fim de maximizar o rendimento forrageiro. Em linha com este conceito, HODGSON (1990)

recomenda a manutenção da altura do relvado, ou a disponibilidade de biomassa de uma pastagem sob pastejo contínuo que corresponda ao meio da fase de incrementos lineares crescentes. Isto significa evitar tanto cortes freqüentes e severos, quanto longos intervalos de descanso.

Importantes formas de perdas de biomassa numa pastagem são as que ocorrem por senescência e morte de material não utilizado. Além de representar um desperdício de material vegetal, o que compromete a eficiência de uso da forragem (LEMAIRE e CHAPMAN, 1996), pode ainda levar a problemas práticos como à necessidade de queima ou mesmo roçada a fim de eliminar o excesso de biomassa senescente e morta, a macega. Entretanto, é comum também a prática do superpastejo, onde a taxa de lotação excede a capacidade de produção de biomassa de forragem. Com isso, tanto a freqüência, quanto a intensidade da desfolha aumentam sensivelmente, o que compromete o restabelecimento da vegetação, iniciando o processo de degradação da pastagem.

2.1 – Alocação de substrato para a rebrota

A recuperação da área foliar após uma desfolha se dá via atividade meristemática do domo apical, quando este é preservado, ou da emissão de novos perfilhos. Tais processos requerem suprimento de substratos para manter a respiração vegetal e formação das novas folhas. Este papel é garantido pelos compostos orgânicos de reserva: carboidratos não estruturais e, ou, compostos orgânicos nitrogenados.

Diversos fatores interagem determinando a recuperação da área foliar do relvado após desfolha, dentre eles destacam-se: sobrevivência do meristema apical (GOMIDE e ZAGO, 1980), teor de reservas orgânicas (HODGKINSON, 1969; AVICE et al., 1996; JOHANSSON, 1993; DONAGHY e FULKERSON, 1997); índice de área foliar remanescente (BROUGHAM, 1956) além das condições do meio: luz, temperatura, umidade e nutrientes do solo.

A habilidade de formar reservas e a de reciclar carbono e nitrogênio confere várias vantagens às plantas, dentre as quais uma mais rápida recuperação após desfolha (THORNTON et al., 1999). Estes são os dois mecanismos de “estoque” de substâncias apresentado pelas plantas

(LEMAIRE e MILLARD, 1999). A formação de reservas envolve transporte ativo e só irá ocorrer quando a oferta de assimilados for superior à demanda. Já a reciclagem constitui um mecanismo mais dinâmico, podendo fornecer recursos (substratos) em pouco tempo (LEMAIRE e MILLARD, 1999).

Embora o meristema apical e a zona de crescimento foliar possam escapar ao corte ou pastejo durante o crescimento vegetativo das gramíneas, a fotossíntese e a absorção de nutrientes são fortemente diminuídos (RICHARDS, 1993). Assim, aceita-se que a recuperação após desfolha seja controlada pela disponibilidade de substrato (SCHNYDER et al., 1999). Porém, em gramíneas tropicais que apresentam precoce alongamento do colmo, não é rara a decaptação de perfilhos após a desfolha, ficando a recuperação por conta do desenvolvimento das gemas que se encontrem maduras, acentuando a importância dos compostos de reserva. Neste ponto, vale lembrar que a severidade de desfolha afeta o uso relativo de carbono para a rebrota (THORNTON et al., 1999).

Aumento na eficiência de uso de substrato, uso de carboidratos já presentes na zona de crescimento foliar, partição preferencial dos assimilados para a zona de crescimento foliar e importação temporária de reservas, são alguns mecanismos de recuperação da área foliar após desfolha apresentados pelas plantas (de VISSER et al., 1997; SCHNYDER e de VISSER, 1999).

A queda nos teores dos carboidratos de reserva após desfolha (DAVIDSON e MILTHORPE, 1966; GOMIDE e ZAGO, 1980; GRANT et al., 1981; DONAGHY e FULKERSON, 1997; FULKERSON e SLACK, 1995) seria um indício da utilização parcial destes compostos na formação de novos tecidos. Porém, outros autores atribuem a estes compostos importância apenas relativa como fonte de carbono para novos tecidos e destacam a fotossíntese corrente como a principal fonte de assimilados para os tecidos meristemáticos (DAVIDSON e MILTHORPE, 1966; DAVIES, 1974; RYLE e POWELL, 1975; FULKERSON e SLACK, 1994).

Em plantas de azevém perene, DAVIES (1974) avaliou a importância da proporção de folhas remanescentes a desfolha. Sete diferentes tratamentos de desfolha foram estabelecidos, variando o tipo e quantidade de folhas removidas. A remoção da última folha completamente expandida foi mais

prejudicial para a taxa de aparecimento foliar, o perfilhamento e a TCR, relativamente às folhas baixas mais velhas. Uma alta capacidade de rebrota foi apontada como resultante de um aumento na proporção de material alocado para síntese de novos tecidos.

Também RYLE e POWELL (1975), objetivando separar os efeitos do carbono das reservas orgânicas daquele oriundo da fotossíntese corrente na rebrota de plantas de cevada, apresentando quatro folhas completamente expandidas, avaliaram o efeito de uma desfolha a qual removia toda a biomassa acima da lígula da terceira folha. Esses autores não encontraram diferenças entre a TCR de toda a planta no tratamento controle e aquelas submetidas ao corte. Entretanto, estratificando os efeitos, notou-se uma maior TCR da parte aérea e uma menor TCR do sistema radicular nas plantas cortadas, relativamente ao controle. Este fato foi interpretado como decorrência de uma maior alocação dos assimilados produzidos pelas folhas remanescentes para a parte aérea, dobrando já no primeiro dia após o corte, enquanto as raízes experimentaram uma redução de até quatro vezes na quantidade de assimilados recebidos. Não houve, segundo esses autores, indícios do uso de reservas no processo de rebrota como encontrado por DAVIDSON e MILTHORPE (1966) em plantas de *Dactylis glomerata*.

A importância das reservas orgânicas na reconstituição da parte aérea parece estar relacionada à manutenção da respiração do resíduo aéreo e raízes, além de fornecer energia até o início da recuperação de área foliar, sendo sua contribuição relativa dependente da intensidade de material removido. Uma vez recuperado um mínimo de área foliar, a produção de assimilados passa a ter papel preponderante. Em *Dactylis glomerata* a contribuição de carboidratos solúveis para a formação de novas folhas só foi observada durante os dois primeiros dias após a desfolha (DAVIDSON e MILTHORPE, 1966). Já com azevém perene FULKERSON e SLACK (1994) revelaram que a ação dos carboidratos se deu até o aparecimento da primeira folha, por volta do sexto dia após o corte.

Além dos carboidratos não estruturais outros compostos estão envolvidos na recuperação da forrageira após a desfolhação. Em alfafa, AVICE et al., (1997), estudando dois regimes de corte, para avaliar o efeito de

substâncias de reserva na rebrotação, encontraram relação linear da produção da parte aérea apenas com o teor de proteína solúvel ao qual os autores denominaram de proteína de estoque vegetativo.

Em trabalho anterior, AVICE et al., (1996) mostraram que 61% das reservas de carbono foram usadas para a respiração e apenas 5% foi recuperado na parte aérea da alfafa após 30 dias de rebrota.

Estudos auto-radiográficos (MARSHALL e SAGAR, 1965) evidenciam alocação preferencial de assimilados no sistema radicular de plantas intactas de *Lolium multiflorum*; entretanto, um perfilho intacto de uma planta desfolhada exporta preferencialmente para os perfilhos desfolhados que, por sua vez, não exportam assimilados. Estas observações radiográficas são consistentes com o perfilhamento mais intenso e a maior produção de matéria seca de plantas desfolhadas (*Festuca arundinacea*), mas retendo 10% de perfilhos intactos, relativamente àquelas plantas totalmente desfolhadas (MATCHES, 1966).

Plantas intactas de *Lolium multiflorum*, durante seu desenvolvimento vegetativo, exportam principalmente para o sistema radicular, sendo pouco intensa a translocação de assimilados entre os perfilhos (MARSHALL e SAGAR, 1968). Também RYLE (1970) relatou que durante a fase vegetativa de *Lolium perenne* e *L. temulentum*, o sistema radicular recebe assimilado em maior proporção, funcionando como dreno; entretanto, à medida que progride o desenvolvimento das plantas, verifica-se alteração da relação fonte/dreno quando as folhas inferiores ainda exportam para as raízes e as folhas superiores, recém-expandidas, exportam para as folhas em expansão e emergentes.

A translocação de assimilados para outras partes da planta ocorre após o suprimento das demandas da própria folha. Neste aspecto, a zona de crescimento foliar com sua alta atividade meristemática e sua posição preferencial (SCHNYDER et al., 1999; ALLARD e NELSON, 1991), consome todo o assimilado produzido pela folha em crescimento, além de competir pelos assimilados das folhas já expandidas. Avaliando a recuperação de *Dactylis glomerata* após o corte que não decaptou os perfilhos, SCHNYDER e de VISSER (1999) encontraram que 94% da área foliar exposta durante os quatro

primeiros dias e 82% da folhagem produzida nos dois primeiros dias adveio das folhas que se encontravam em expansão no momento do corte.

Em plantas de *Festuca alta*, BREGARD e ALLARD (1999) observaram que a folha em crescimento não exporta assimilados antes de 80% de sua expansão.

A relação fonte / dreno: parte aérea / raiz, é invertida após a desfolha quando a nova parte aérea a ser formada passa a ser dreno. Assim, RYLE e POWELL, (1975) demonstraram que nos primeiros 2 – 3 dias após a desfolha, as folhas inferiores remanescentes exportavam preferencialmente para as folhas emergentes, reduzindo a quantidade de assimilados alocada à raiz de cevada.

Estudando diferentes tipos e intensidades de desfolhas de azevém perene, DAVIES (1974) concluiu que o maior prejuízo para a rebrota, avaliada em termos de taxa de aparecimento de folhas, perfilhamento e taxa de crescimento relativo de folhas, resultou da remoção da lâmina da folha recém-expandida relativamente à remoção de qualquer outro tipo ou número de folhas.

DAVIES (1965), após estabelecer diferentes níveis de reservas de carboidratos em azevém perene, observou que a produção de material foliar após o corte foi em parte associado ao teor de carboidratos solúveis no resíduo aéreo. FULKERSON e SLACK (1994) também observaram correlação positiva entre o conteúdo de carboidratos solúveis em água no resíduo aéreo e a produção de folhas nos seis primeiros dias de rebrota desta mesma espécie.

Para SCHNYDER et al., (1999), a não observação do real influxo de reservas superestima o seu papel para a rebrota, uma vez que as reservas da própria zona de crescimento foliar é considerada na avaliação do teor de carboidratos em todo resíduo aéreo. Da mesma forma, THORNTON et al., (1999) consideram que estudos que vêm apenas a mudança no conteúdo de carboidratos das estruturas após o corte não demonstram a remobilização do carbono. O uso de isótopos, associado com a correta separação dos tecidos fonte e dreno, oferece a forma mais precisa de quantificar o uso de reservas para o crescimento foliar (THORNTON et al., 1999).

Estudos de auto-radiografia evidenciaram a presença, nas primeiras folhas formadas durante a rebrota, de compostos orgânicos radioativos anteriormente acumulados na raiz pivotante e na coroa da alfafa (HODGKINSON, 1969). Entretanto, outros autores atribuem aos carboidratos solúveis participação maior apenas como substrato respiratório da planta desfolhada e atribuem ao produto da fotossíntese a principal fonte de carboidratos para a síntese de folhas. (DAVIDSON e MILTHORPE, 1966; DAVIES, 1974; RYLE e POWELL, 1975; FULKERSON e SLACK, 1994). Segundo SCHNYDER et al., (1999), a síntese de material estrutural (novas folhas) tem mais afinidade por assimilados, do que pelos carboidratos não estruturais armazenados.

De fato, usando a técnica de isótopos estáveis C ¹³ e N ¹⁵ , AVICE et al., (1996) concluíram que a maior proporção de C¹³ presente na parte aérea recém – formada após a desfolha de alfafa é originária da fotossíntese e não da mobilização de carboidratos de reserva da raiz pivotante ou da coroa da planta que, no entanto, exportam compostos orgânicos nitrogenados para a síntese das novas folhas.

A raiz pivotante das leguminosas é órgão vegetativo de armazenamento de compostos orgânicos, proteína e amido. O nitrogênio protéico acumulado na raiz pivotante de trevo branco (*Trifolium repens*) é remobilizado como aminoácidos e translocados para assistir na formação das primeiras folhas durante a rebrota da planta (CORRE et al., 1996). AVICE et al., (1997) encontraram que a recuperação da alfafa mostrou-se proporcional ao acúmulo de amido e compostos nitrogenados na raiz pivotante que, por sua vez correlacionou-se positivamente com o intervalo de desfolha.

Desfolhas repetidas comprometeram o sistema radicular e a remobilização de compostos nitrogenados em azevém perene e *Festuca rubra*, resultando em redução na recuperação destas plantas (THORNTON e MILLARD, 1997).

SCHNYDER e de VISSER (1999) relataram taxa de deposição negativa de carbono no resíduo aéreo de *D. glomerata* após o corte, mostrando consumo deste composto. Contudo, segundo esses autores a fotossíntese contribuiu com 63 e 87%, respectivamente, do total de carbono e carboidratos

incorporados nos perfilhos em crescimento durante o segundo dia após o corte. Também o carbono já presente na folha de azevém perene foi rapidamente substituído pelo carbono da fotossíntese (de VISSER et al., 1997). Estudando esta mesma espécie, MORVAN-BERTRAND et al., (1999) observaram que o estoque de sacarose na zona de crescimento foliar foi quase completamente substituído pelo carbono da fotossíntese com dois dias de rebrota, mostrando pouca contribuição dos carboidratos de reserva para o crescimento foliar. Mais recentemente, MORVAN-BERTRAND et al., (2001) observaram que, em azevém perene, as frutanas armazenadas na própria base da folha constituem uma fonte de carbono para a recuperação após o corte. Para esses autores o uso dos carboidratos presentes na zona de crescimento foliar no momento do corte, pode ser considerado como um mecanismo que facilita a rápida recuperação, reduzindo o investimento de carbono de outras fontes.

Por outro lado, JOHANSSON (1993) concluiu que compostos radioativos (portadores de C ¹⁴), anteriormente acumulados na raiz e base de colmo de *Festuca arundinacea* contribuem para a formação das primeiras folhas durante a rebrota da gramínea, assim como os assimilados da fotossíntese corrente das primeiras folhas formadas após a desfolha. Baseados em estudos de balanço de carbono, DAVIDSON e MILTHORPE (1966), concluíram que o sistema radicular de *Dactylis glomerata* não é fonte de carboidratos para a síntese de novas folhas, e que os carboidratos de reserva da base do colmo da gramínea não são suficientes para explicar senão, parte do peso da nova área foliar formada durante os primeiros dias de rebrotação da gramínea. A igual conclusão chegaram DONAGHY e FULKERSON (1997) sobre o papel dos carboidratos solúveis em água na rebrota do *Lolium perenne* a partir de estudos de crescimento estiolado.

Para VOLENEC et al., (1996), a recomposição da área foliar de gramíneas e leguminosas forrageiras guarda melhor associação com a mobilização de compostos nitrogenados do que com a de carboidratos de reserva.

Como se vê, os resultados experimentais são controversos, fato que em grande parte decorre das diferenças de metodologias utilizadas.

2.2 - Crescimento e desenvolvimento de gramíneas forrageiras

O rendimento forrageiro depende mais das características do relvado como índice de área foliar (IAF) (BROUGHAM, 1956), duração da área foliar (MADAKADZE et al., 1998) e estrutura do dossel (SHEEHY e COOPER, 1973), fatores determinantes da eficiência de interceptação de luz, do que da eficiência fotossintética das folhas (LAWLOR, 1995). Ademais, o processo fotossintético é menos dependente das condições de meio como disponibilidade de água e nutrientes minerais e temperatura que os processos de formação, desenvolvimento, crescimento e senescência de folhas (LAWLOR, 1995). De fato, o alongamento de folhas é mais susceptível ao estresse hídrico que a fotossíntese (WARDLAW, 1969), pois a divisão e principalmente o crescimento das células são processos extremamente sensíveis ao turgor celular (LUDLOW e Ng, 1977). Assim, em *Festuca alta* (*Festuca arundinacea*), a produção de matéria seca nas primeiras semanas de rebrota mostra mais alta correlação com a taxa de alongamento da folha do que com a eficiência da assimilação de carbono (HORST et al., 1978).

Reconhece-se, então, a importância do conhecimento da dinâmica do desenvolvimento e crescimento de folhas e perfilhos e das características do relvado para o entendimento e melhor interpretação do comportamento das forrageiras, gramíneas ou leguminosas, quando desfolhadas por corte ou pastejo (HODGSON, 1985; GRANT e MARRIOTT, 1994).

Para que se possa melhor avaliar o efeito do manejo sobre tais processos faz-se necessário o estudo de aspectos básicos relacionados ao crescimento das plantas, ou seja, a morfogênese vegetal. Assim as taxas de aparecimento, alongamento e senescência foliares e o perfilhamento de uma planta forrageira tornam-se fundamentais. Em artigo de revisão sobre a morfogênese e a fisiologia do relvado, CHAPMAN e LEMAIRE (1993) destacaram o número de folhas por perfilho, o tamanho da folha e a densidade de perfilhos como as principais características do relvado, determinantes de seu índice de área foliar, enquanto as taxas de aparecimento, alongamento e senescência foliares caracterizam a dinâmica da morfogênese do relvado sob a ação de fatores do meio como luz, temperatura, água e nutrientes.

O desenvolvimento vegetativo de uma gramínea é caracterizado pelo aparecimento e crescimento de folhas e perfilhos e alongamento do colmo (SILSBURY, 1970; ROBSON, 1981). Durante a ontogenia de um perfilho, as folhas aparecem a intervalos regulares, os plastocronos ou filocronos (WILHELM e McMASTER, 1995) e atingem comprimentos finais crescentes conforme seu nível de inserção no perfilho (ROBSON, 1973; GOMIDE e GOMIDE, 2000). O inverso do intervalo de tempo para o crescimento de duas folhas sucessivas estima o número de folhas formadas por dia, ou seja, a taxa de aparecimento de folhas (TA_pF), que varia com o genótipo (ZARROUGH et al., 1984; VAN ESBROECK et al., 1989; PINTO et al., 1994; GOMIDE et al., 1998; GOMIDE e GOMIDE, 2000), nível de inserção (SKINNER e NELSON, 1992) e fatores de meio como luz (SILSBURY, 1970; LAWLOR, 1995; WILHELM e McMASTER, 1995), temperatura (SILSBURY, 1970; COLLINS e JONES, 1988; WILHELM e McMASTER, 1995), água no solo (VAN LOO, 1992; LAWLOR, 1995), nutrientes (THOMAS, 1983; VINE, 1983; LAWLOR, 1995), intensidade de desfolha (GRASSELLI et al., 2000; GRANT et al., 1981; DAVIES, 1974) e estação do ano (VINE, 1983; GOMIDE et al. 1998).

Com a contínua emissão de folhas pelos perfilhos, durante a fase vegetativa, a pastagem acumula forragem a taxas crescentes até que se instale o processo de senescência das folhas mais velhas (BIRCHAM e HODGSON, 1983; PILBEAM, 1992; FULKERSON e SLACK, 1994; CALVIERE e DURU, 1995; CARRERE et al., 1997). A partir deste momento o número de folhas verdes tende a se estabilizar (PILBEAM, 1992; CALVIERE e DURU, 1995; FULKERSON e SLACK, 1995; GOMIDE e GOMIDE, 2000) e a curva de acúmulo líquido de forragem se aproxima de seu máximo (HODGSON et al., 1981; BIRCHAM E HODGSON, 1983; HODGSON, 1985; MAZZANTTI et al., 1994; MAZZANTTI e LEMAIRE, 1994). Assim, o número constante de folhas vivas em um perfilho decorre da igualdade entre as taxas de aparecimento e senescência foliares (ROBSON, 1988). Entretanto, devido às diferenças no comprimento das folhas ao longo do perfilho, esta compensação pode não ser perfeita (LEMAIRE e AGNUSDEI, 1999; SANTOS et al., 1999), ou seja, o surgimento de uma folha de maior comprimento mais que compensa a morte de um folha menor. Assim, em plantas de capim-tanzânia e capim-mombaça

SANTOS et al., (1999) observaram aumento no comprimento de folhas verdes por perfilho com o aumento no intervalo entre pastejos, apesar da estabilização do número de folhas por perfilho.

O número máximo de folhas vivas por perfilho apresenta grandes variações entre espécies. GOMIDE e GOMIDE (2000) encontraram, em capim-mombaça (*Panicum maximum*), um valor médio de 3,5 folhas vivas por perfilho. Já em espécies do gênero *Cynodon*, este valor está em torno de 9 folhas (OLIVEIRA et al., 1998; SILVA et al., 1998), enquanto em capim-braquiária (*Brachiaria decumbens*) este número é de 3,5 (GOMIDE et al., 1998).

A área foliar de um perfilho apresenta dois componentes: o tamanho final da folha e a taxa de aparecimento (EDWARDS, 1967), com o tamanho final altamente dependente das taxas de alongamento e aparecimento foliares, isto porque a duração do alongamento corresponde a uma fração constante do intervalo de aparecimento de folhas (ROBSON, et al., 1988; DALE, 1982).

Em *Lolium perene*, PILBEAM (1992) encontrou diferença na duração do crescimento de folhas que variou de 4 dias para a primeira folha do perfilho até 12 dias para a décima. GOMIDE e GOMIDE (2000) também relataram variação na duração do período de alongamento de folhas de capim-mombaça com o nível de inserção. Esta diferença na duração do alongamento foliar leva a um tamanho final maior nas folhas intermediárias do perfilho (PILBEAM, 1992; VAN ESBROECK et al., 1997; GOMIDE e GOMIDE, 2000). Entretanto, esta diferença parece ser regulada pelo comprimento do pseudocolmo que determina a distância a ser percorrida pela folha em expansão até o seu aparecimento (GRANT et al., 1981; SKINNER e NELSON, 1995). Dados de WILSON e LAIDLAW (1985) demonstram o efeito morfogênico do pseudocolmo sobre as folhas emergentes do azevém perene, cujas bainhas e lâminas foliares têm comprimentos proporcionais àquele do pseudocolmo, por dentro do qual as folhas se formam e expandem.

Dentre os diversos fatores que interferem na produção de folhas, temperatura (SILSBURY, 1970; COLLINS e JONES, 1988; VAN ESBROECK et al., 1989) e disponibilidade de nitrogênio (THOMAS 1983; Mc ADAM et al. 1989; PINTO et al., 1994; GASTAL e NELSON, 1994) são os que mais se destacam.

Assim, a área foliar por perfilho de *Cyperus longus*, uma planta C4, mostrou-se proporcional às temperaturas estudadas de 10, 20 e 30 °C (COLLINS E JONES, 1988). Luz e temperatura foram fatores capitais para as taxas de aparecimento e alongamento de folhas de azevém perene (*Lolium perenne*) (SILSBURY, 1970). Nesse estudo, área e peso das folhas variaram inversamente com a intensidade de luz e temperatura, mas maiores variações de área foliar decorreram da intensidade luminosa, enquanto o peso da folha respondeu melhor à temperatura (SILSBURY, 1970). Similarmente, a taxa de aparecimento de folhas em azevém perene foi mais alta na primavera-verão que no outono (WILSON e LAIDLAW, 1985). Também GOMIDE et al., (1998) observaram maior taxa de aparecimento de folhas em gramíneas tropicais durante o verão relativamente ao outono. Entretanto, valores de 0,121 e 0,104 folhas/dia foram relatados por BERETTA et al., (1999) em pastagem de capim-tanzania no inverno e verão, respectivamente. Segundo os autores, esses valores foram devidos ao comportamento atípico das chuvas naquele ano, quando a precipitação pluviométrica no inverno foi 38% superior, enquanto no verão se observou redução de 32% no volume de chuvas relativamente à média de 26 anos.

A taxa de alongamento de folhas (TAF), varia conforme o genótipo (VAN ESBROECK et al., 1989), o nível de inserção da folha (GOMIDE e GOMIDE, 2000; ROBSON, 1988; THOMAS, 1983; SILSBURY, 1970), época do ano (GOMIDE et al., 1998; SANTOS et al., 1999; BERETTA, et al., 1999), estresse hídrico (WARDLAW, 1969; HORST et al., 1978; LAWLOR, 1995), temperatura (SILSBURY, 1970; ROBSON, 1981; COLLINS e JONES, 1988), nutrição mineral (THOMAS, 1983; PEARSE e WILMAN, 1984; MAZZANTI et al., 1994; LAWLOR, 1995) e luz (ROBSON, 1981; LAWLOR, 1995).

Em azevém perene, a taxa de alongamento foliar variou inversamente com o nível de inserção da folha (ROBSON, 1973) e a adubação nitrogenada favoreceu a taxa de alongamento principalmente das folhas de mais alto nível de inserção (THOMAS, 1983). Segundo ROBSON (1981), a taxa de alongamento de folhas de azevém na primavera foi mais dependente da temperatura que de luz. Mais alta taxa de alongamento foliar do capim-tanzânia foi observada no verão (15,4 mm/dia) relativamente ao inverno (11,3 mm/dia),

consequência das condições de temperatura e disponibilidade de água (BERETTA et al. 1999).

A taxa de aparecimento de folhas, além de ser uma importante característica da planta, por representar a velocidade de formação de tecido fotossintético, também responde pelo potencial de perfilhamento da planta através do conceito de “site filing” (DAVIES, 1971; DAVIES e THOMAS, 1983). Entretanto, para que o perfilhamento real se aproxime do potencial, uma série de condições devem ser satisfeitas, principalmente luz, temperatura e nitrogênio. Menor relação perfilho / gema (“site usage”) em *Lolium perene* e *Lolium multiflorum* foram encontrados quando o IAF atingiu valores entre 2 e 3, este efeito ocorreu tanto mais cedo quanto menor a dose de adubação utilizada (SIMON e LEMAIRE, 1987).

Dentre as gramíneas tropicais, o capim-setaria (*Setaria anceps*) mostra mais alta taxa de aparecimento que o capim-guiné (*Panicum maximum*) que, por sua vez, apresenta mais alta taxa de alongamento de folhas e maior área foliar por perfilho (PINTO et al., 1994). Já GOMIDE et al., (1998) observaram mais alta taxa de alongamento foliar do capim-jaraguá (*Hyparrhenia rufa*) em relação ao capim-braquiária decumbens (*Brachiaria decumbens*) e ao capim-gordura (*Melinis minutiflora* Beauv.).

O pastejo intenso favorece a TA_pF enquanto reduz a TA_fF (GRANT et al., 1981). De fato, quanto menor a altura do pseudocolmo maior a taxa de aparecimento de folhas (GRANT et al., 1981). GRASSELLI et al., (2000), estudando as características morfogênicas de um relvado de *Brachiaria decumbens* sob lotação contínua, observaram redução na taxa de aparecimento de folhas à medida que se aumentava a altura do dossel; o mesmo resultado encontrado por GOMIDE et al., (1997) em pastejo simulado com esta espécie.

A correlação entre TA_pF e TA_fF é negativa (GRANT et al., 1981) assim, genótipos de festuca de baixa taxa de alongamento foliar apresentam mais alta taxa de aparecimento de folhas, perfilhamento mais intenso e, portanto, apresentam numerosos perfilhos pequenos por plantas (SKINNER e NELSON, 1994; ZARROUGH et al., 1984).

Aparecimento e alongamento de folhas são processos morfológicos diretamente associados ao peso do perfilho. Entretanto, a taxa de aparecimento, correlacionando-se positivamente com o aparecimento de perfilhos (DAVIES, 1974; SKINNER e NELSON, 1992; ZARROUGH et al., 1984) tem um maior efeito sobre o peso da planta. Neste contexto, o número de perfilhos por planta guardou relação linear positiva com o número de folhas do perfilho principal de azevém (VAN LOO, 1992). Por outro lado, em *Festuca alta* a taxa de alongamento foliar correlacionou-se negativamente com o perfilhamento (JONES et al., 1979) e positivamente com o peso de perfilhos (NELSON et al., 1977). Assim se explica a observação de numerosos perfilhos pequenos em população de genótipos de *Festuca alta* de baixa taxa de alongamento foliar (SKINNER e NELSON, 1994; ZARROUGH et al., 1984).

O perfilho é a unidade básica de produção de uma gramínea (HODGSON, 1990) e através de sucessivos perfilhamentos a planta garante a sua perenidade, sobretudo quando submetida à desfolhas freqüentes. O rendimento forrageiro de uma pastagem é, portanto, função do número e peso dos perfilhos presentes (NELSON e ZARROUGH, 1981; BIRCHAM e HODGSON, 1983; GRANT et al., 1988). Entretanto, através do equilíbrio entre a densidade e peso de seus perfilhos (ZARROUGH e NELSON, 1980; SKINNER e NELSON, 1994) a produção de forragem se mantém relativamente constante (LEMAIRE e CHAPMAN, 1996). Assim, avaliando as alturas de rebrota de 9 e 6 cm, FISHER e DOWDESWELL (1995) observaram variação em várias características da pastagem de azevém perene, dentre eles a densidade de perfilhos, mas não na massa de forragem, que permaneceu inalterada.

Com base nas informações extraídas do estudo da morfogênese, é possível decidir mais criteriosamente sobre a altura do relvado a ser mantida ou determinar de modo mais correto o período de descanso de um piquete sob pastejo rotacionado (GOMIDE, 1997). Assim o período de descanso não deve ser nem tão curto, a ponto de não explorar o potencial produtivo da planta, nem tão longo a ponto de permitir grandes perdas de material por senescência e, ou morte (GRANT et al., 1981, PARSONS et al., 1988a; HODGSON, 1990), além

de comprometer a estrutura do dossel pelo estreitamento da relação folha-colmo.

Em se tratando de gramíneas tropicais, a relação folha-colmo é uma característica de fundamental importância na determinação do comportamento ingestivo dos animais e, conseqüentemente do consumo de forragem (SOLLENBERGER E BURNS, 2001). No início do desenvolvimento do capim-elefante, praticamente toda a produção advém das folhas porém, rapidamente a participação do colmo aumenta e passa a ser o principal componente da produção (SPAIN e SANTIAGO, 1973). Em pastejo rotacionado com capim-elefante observando diferentes ofertas de forragem para vacas leiteiras SILVA et al., (1994b) não encontraram diferença na produção diária de leite devido ao comportamento da relação folha-colmo. Em outras palavras, apesar da maior oferta de forragem, a qualidade e a estrutura do dossel representados pela relação folha-colmo, foi melhor sob a menor oferta (SILVA et al., 1994a). O mesmo sendo constatado por EUCLIDES et al., (1999) em pastagens de capim-colonião, de capim-tanzânia e de capim-tobiatã.

Em capim-braquiária sob pastejo contínuo, EUCLIDES et al., (1993a) não encontraram relação do ganho diário de peso de novilhos com biomassa total, mas sim com a biomassa verde. Em *Panicum maximum*, o ganho médio diário foi positivamente relacionado com a biomassa verde, biomassa de folhas, relação verde-morto e relação folha-colmo (EUCLIDES et al., 1993b). Mais recentemente, (EUCLIDES et al., 2000) constataram que o consumo de matéria seca de *Brachiaria decumbens* e *Brachiaria brizantha* foi positivamente relacionado com a biomassa verde, biomassa de folhas e porcentagem de folhas no dossel.

O rápido crescimento da fração colmo em gramíneas tropicais eleva a produção de biomassa total, mas penaliza atributos da pastagem determinantes do desempenho animal. Assim, evidencia-se a importância da relação folha-colmo no desempenho de animais sob pastejo. Desta forma, o manejo de pastagens tropicais deve ser conduzido a fim de prevenir ou reduzir os prejuízos causados pela participação do colmo na produção de biomassa total (CORSI, 2001; SANTOS et al., 1999). Além do mais, grandes aumentos na disponibilidade de forragem acima da oferta crítica, resultam em pequenos aumentos no consumo (HODGSON, 1981). Intensificação do pastejo seletivo, baixa eficiência de utilização do pasto são conseqüências do comprometimento da digestibilidade da matéria seca e da estrutura do relvado causados pelo excesso na oferta de forragem (SILVA et al., 1994).

A produção forrageira de uma pastagem, além de depender de suas características e condições do meio já mencionadas, é ainda condicionada pela prática de manejo, principalmente pelo sistema e pela pressão de pastejo, pela adubação, etc.

Os benefícios da adubação nitrogenada decorrem do estímulo ao desenvolvimento dos primórdios foliares, do aumento do número de folhas emergentes e vivas por perfilho (PEARSE e WILMAN, 1984), da diminuição do intervalo de tempo de aparecimento de folhas (VINE, 1983), da redução da senescência foliar (MAZZANTI e LEMAIRE, 1994) e do estímulo ao perfilhamento (MAZZANTI et al., 1994). Segundo WILMAN e PEARSE (1984), o maior benefício do N vem principalmente de seu efeito positivo sobre o peso dos perfilhos que apresentam folhas maiores, e com maior área foliar específica. PREMAZZI et al., (1999) observaram, em doses crescentes de N, efeito positivo no peso médio de perfilhos e no número de folhas por haste de tifton-85. Assim, em pequenas doses o nitrogênio estimula o perfilhamento, enquanto em doses elevadas favorece o peso dos perfilhos (NELSON e ZARROUGH, 1981).

A contínua formação, desenvolvimento e crescimento de folhas e perfilhos resulta no crescimento da área foliar da planta e do índice de área foliar da pastagem até atingir um valor máximo (IAF teto), decorrente da morte e senescência das folhas e perfilhos primeiramente formados. Em azevém perene, a senescência foliar se inicia quando o perfilho apresenta de três a quatro folhas (GRANT et al., 1981). Estudando a morfogênese de cultivares de *Panicum maximum*, GOMIDE e GOMIDE (2000) encontraram, em função da senescência de folhas mais velhas, um número de folhas vivas por perfilho constante a partir da terceira semana de rebrotação.

A taxa de senescência de folhas sendo proporcional ao IAF da pastagem, varia inversamente com a pressão de pastejo (GRANT et al., 1981) e com a adubação nitrogenada (PEARSE e WILMAN, 1984; MAZZANTI e LEMAIRE, 1994).

Visto que o perfilho se origina de gema subtendida da bainha foliar, o número de folhas expandidas de um perfilho condiciona seu potencial de perfilhamento; entretanto, o número de perfilhos a se desenvolverem depende

das condições de meio e manejo e do aumento relativo no número de perfilhos por intervalo de aparecimento de folhas, o chamado “site usage”, segundo SKINNER e NELSON (1992). O perfilhamento de uma gramínea é determinado pela taxa de aparecimento de folhas, do alongamento do perfilho e do “site usage” (SKINNER e NELSON, 1992), sendo a taxa de aparecimento de folhas o fator mais importante (ZARROUGH et al., 1984).

As práticas de manejo da pastagem determinam a densidade de sua população de perfilhos. Em razão do papel da luz e dos assimilados de carbono no estímulo ao desenvolvimento de gemas, o perfilhamento em um relvado aumenta com a pressão de pastejo (PARSONS et al., 1983a; GRANT et al., 1981; CARVALHO et al., 1999), guardando correlação negativa com o IAF (PARSONS et al., 1983b).

Sob pastejo pesado, o relvado se caracteriza por apresentar numerosos e pequenos perfilhos e baixo IAF (PARSONS et al., 1983a; PARSONS et al., 1984; GRASSELLI et al., 2000; FAGUNDES et al., 1999; CARVALHO et al., 1999). Em pastagem com baixa densidade de perfilhos e baixo IAF, a maior intensidade luminosa de melhor qualidade que atinge a base do perfilho favorece o perfilhamento em decorrência de uma maior disponibilidade de assimilados e estímulo ao desenvolvimento de gemas. Entretanto, em condições de alto IAF, o auto-sombreamento reduz a quantidade de luz a atingir as gemas que permanecem dormentes e conseqüentemente o potencial de perfilhamento não se realiza (ROBSON, 1981).

Peso e número de perfilhos correlacionam-se negativamente (ZARROUGH e NELSON, 1980; NELSON e SLEPER, 1981; SBRISIA et al., 1999) e determinam a produção de forragem. Em uma pastagem de *Festuca alta*, o rendimento forrageiro correlacionou-se com o número ou tamanho dos perfilhos conforme a condição rala ou densa, respectivamente, da vegetação (NELSON e ZARROUGH, 1981). CARVALHO et al., (1999) observaram maior densidade de perfilhos em tifton-85 mantido a 5 cm relativamente à altura de 20 cm. Confirmando estes resultados, SBRISIA et al., (1999) relataram, para esta mesma área 14505 perfilhos/m² de com peso médio por perfilho de 22,8 mg, sob a altura de 5 cm contra 6819 perfilhos/m² com peso médio de 124 mg/perfilho na altura de 20 cm. Entretanto, em capim-braquiária (*B.*

decumbens), nem GOMIDE et al., (1997) trabalhando com pastejo simulado, nem GRASSELLI et al. (2000), utilizando pastejo com novilhos, detectaram alteração na densidade de perfilhos com a variação na altura do dossel.

O dossel do relvado é constituído de diferentes tipos de folhas: folhas emergentes, folhas adultas e folhas senescentes que, juntamente com o número de perfilhos por área de solo, caracterizam a estrutura do relvado (PARSONS et al., 1983a).

Sob pastejo leve, o relvado apresenta grande área foliar e elevada fotossíntese bruta. Entretanto, as perdas de folhas por senescência são altas, comprometendo a eficiência de utilização da forragem produzida. Por outro lado, o consumo de forragem por hectare é maximizado sob condições de relvado com IAF bem inferior àquele de mais alta fotossíntese (PARSONS et al., 1983b).

Sob pastejo rotacionado ocorre grande variação na estrutura do relvado caracterizado por crescentes valores de IAF, interceptação da radiação e da intensidade fotossintética durante o período de descanso (PARSONS et al., 1988a), ocasionando crescente acúmulo de matéria seca até alcançar um valor máximo em que aparecimento e senescência de folhas se compensam (ROBSON, 1981). Neste ponto de estabilização do acúmulo da massa de forragem (estado de equilíbrio), a maior parte da forragem acumulada em pastagem de azevém é representada por folhas verdes e pseudocolmo, enquanto raízes e tecidos senescentes representam uma pequena fração (ROBSON, 1973).

Em função de adaptações morfológicas e fisiológicas, as plantas forrageiras exibem diferentes graus de tolerância à desfolha, pisoteio e deposição de fezes a que são submetidas sob condições de pastejo. As adaptações morfológicas se caracterizam pelo desenvolvimento de numerosos perfilhos de pequeno porte, portando folhas pequenas e em maior número, assim como perfilhos de crescimento horizontal (CHAPMAN e LEMAIRE, 1993; HODGSON et al., 1981; RICHARDS, 1993). Em decorrência de tais atributos, a forrageira se expõe menos à desfolha pelo herbívoro, do que resulta sua capacidade de reter maior área foliar residual e pontos de crescimento, o que

favorece sua produtividade e persistência sob pastejo. Tal fenômeno foi observado por GRASSELLI et al., (2000) em capim-braquiária.

A adaptação fisiológica capacita a forrageira a uma pronta reconstituição de sua área foliar e ganho positivo de carbono, através de alterações na relação fonte-dreno entre a parte aérea e o sistema radicular (RYLE e POWELL, 1975; MARSHALL e SAGAR, 1965), translocação e alocação preferencial de carboidratos de reserva e produtos da fotossíntese atual para as regiões de crescimento de folhas e perfilhos (RYLE e POWELL, 1975), transporte de assimilados dos perfilhos intactos para os desfolhados (MARSHALL e SAGAR, 1968; MATCHES, 1966), assim como fotossíntese compensatória da área foliar (RICHARDS, 1993). Tais adaptações fisiológicas são, entretanto, de curta duração enquanto as adaptações morfológicas são duradouras (CHAPMAN e LEMAIRE, 1993; RICHARDS, 1993). Em linha com estes conceitos, registra-se o maior IAF residual de genótipos de pequeno porte de *Festuca* (ZARROUGH e NELSON, 1980), enquanto o azevém perene se adapta a um dossel alto, via aumento do comprimento de suas bainhas e lâminas foliares (WILMAN e SHERESTHA, 1985).

Os índices morfogênicos: taxas de aparecimento, de alongamento e de senescência foliares permitem estimativas do acúmulo de forragem (DAVIES, 1993). Assim, a partir da taxa de aparecimento de folha ou da taxa de alongamento foliar se estima a taxa de produção de folhas/perfilho.dia que, multiplicada pela população de perfilhos/ha estima a taxa de crescimento (Cr). Por outro lado, a partir da taxa de senescência se estima a perda de folhas por perfilho que multiplicada pela população de perfilhos estima as perdas de folhas por senescência (Se). Por fim, a diferença $Cr - Se$, estima a taxa de acúmulo de forragem (DAVIES, 1993). Em outras palavras, a produção bruta subtraída da senescência revela a produção líquida de forragem (BIRCHAM e HODGSON, 1983). Em capim-tifton 85, PINTO et al. (1999) encontraram estabilização da curva de acúmulo líquido de forragem entre as altura de 15 e 20 cm. Para capim-braquiária variando de 10 a 50 cm, GOMIDE et al. (1997) encontraram máximo acúmulo líquido à altura de 40 cm. De fato, GRASSELLI et al., (2000) concluíram que a altura do relvado de *Brachiaria decumbens*, que maximiza seu rendimento forrageiro sob lotação contínua está acima de 22 cm.

A taxa de crescimento do relvado é estimada como o produto da densidade de perfilhos pela taxa de crescimento de folhas, expressa em unidade de peso (DAVIES, 1993; BINNIE e CHESTNUTT, 1994; MAZANTI et al., 1994).

CARRERE et al., (1997) lembraram que para se obter estimativas confiáveis em estudos de fluxo de biomassa, é necessário que: 1) a frequência

das medições, relacionadas às estimativas de aparecimento, de alongamento e de senescência foliares sejam compatíveis com a escala de tempo da desfolha e do ritmo de crescimento da planta; 2) as amostras sejam representativas e 3) os índices gravimétricos (relação comprimento/peso das amostras) não sejam afetados por variações na densidade de plantas.

CARNEVALLI e SILVA (1998) relatam para *Cynodon dactylon* cv. coastcross, sob condições tropicais, índices para o fluxo de biomassa compatíveis aos valores obtidos através de cortes e pesagem. Uma ressalva é feita em relação à dinâmica da população de perfilhos, que segundo esses autores é melhor acompanhada através de amostragens periódicas em pequenas áreas de solo e não somente com o uso de plantas individuais previamente determinadas.

Realmente, a estimativa da densidade de perfilhos deve ser feita de forma bastante criteriosa devido a sua importância como unidade de crescimento das gramíneas (HODGSON, 1990) e sua participação nas estimativas de produção (DAVIES, 1993; CARRERE et al., 1997).

As taxas de aparecimento, de alongamento e de senescência de folhas e de perfilhamento do relvado mostram variações mais intensas sob pastejo rotacionado que sob pastejo contínuo (GRANT et al., 1981).

O período de descanso do pastejo rotacionado ou o momento de corte de parcelas deveria coincidir com a máxima taxa média de crescimento (PARSONS e PENNING, 1988), e / ou quando da intercepção de 95% da luz incidente (PARSONS et al., 1983a). Entretanto, estes critérios, embora perfeitos em sua concepção teórica, são de difícil visualização prática. Assim, a associação dos índices de crescimento (TCR, TAL, etc.) com as características morfogênicas podem viabilizar na prática a determinação do ponto de colheita.

2.3 – Índices de Crescimento

A análise de crescimento de plantas é uma importante ferramenta no estudo do comportamento das mesmas em resposta a diferentes condições de ambiente e manejo. Modelos matemáticos que expressam o crescimento e

suas características derivadas (TCR, TAL, etc.) podem fornecer subsídios para melhor entendimento dos processos fisiológicos da morfogênese das plantas (CALBO et al., 1989).

Através do processo fotossintético, as plantas captam carbono atmosférico para síntese de compostos orgânicos que serão utilizados, para manutenção da biomassa, compensando as perdas da respiração, e, ou, para síntese de novos tecidos. Portanto, o balanço fotossíntese-respiração da planta, ou seja, a taxa assimilatória líquida (TAL) (LAMBERS et al. 1989; KRAUS et al., 1989) dita o ganho líquido obtido sob determinada condição de manejo (LAWLOR, 1995).

Sendo a fotossíntese a força propulsora do crescimento vegetal, a taxa de crescimento da cultura é fortemente determinada pelo percentual de luz interceptado pelas plantas (LAWLOR, 1995), que varia proporcionalmente ao seu índice de área foliar (IAF). A taxa de crescimento da cultura (TCC) é o produto da taxa de assimilação líquida (TAL) pelo índice de área foliar da cultura (BROWN e BLASER, 1968; LAMBERS, 1987).

A taxa de crescimento relativo (TCR), expressa como o produto entre a taxa assimilatória líquida (TAL) e a razão de área foliar (RAF): $TCR = TAL \times RAF$, combina numa mesma fórmula um fator fisiológico (TAL) e um fator morfológico (RAF) o que, segundo POORTER (1989), a torna uma valiosa ferramenta no estudo do crescimento vegetal.

Fatores do meio, principalmente luz e temperatura, influenciam nas estimativas da TCR por afetarem tanto a TAL como a RAF.

Alta intensidade luminosa favorece diretamente a taxa fotossintética, mas, não se traduz em incrementos na RAF. Com isso, nota-se que o efeito positivo da radiação sobre a TCR é devido ao seu efeito sobre a TAL (ROBSON et al., 1988).

Altas temperaturas tendem a favorecer a RAF, devido ao seu estímulo para uma rápida expansão foliar, porém traz conseqüências negativas para a TAL, uma vez que a taxa respiratória varia proporcionalmente à temperatura (KRAUS et al., 1989; HAY e WALKER, 1989) enquanto a eficiência fotossintética é menos sensível (ROBSON et al., 1988; LAWLOR, 1995).

Segundo POORTER (1989), a RAF é mais importante para determinar a TCR, sendo a TAL de importância secundária. Neste sentido, DIAS FILHO et al., (1996) demonstraram em capim-colonião (*Panicum maximum*), sob condições de baixa luminosidade, que as adaptações morfológicas que resultaram em aumento na RAF foram as responsáveis pela manutenção dos índices de TCR.

JEWISS e ROBSON (1965) comparando espécies de festuca (*Festuca arundinacea*) relataram maior importância da TAL sobre a TCR quando em baixas temperaturas, sendo a RAF o determinante em temperaturas maiores. Já em feijão-fava (*Vicia faba L.*), COSTA et al., (1997) apontam a TAL como o principal determinante da TCR. PINTO (1993), também destacou a TAL como o principal fator a determinar a maior produção de matéria seca de capim-guiné (*Panicum maximum*) aos 14 e 28 dias de idade em relação ao capim-setária (*Setaria anceps*).

Estudando o crescimento seminal de cultivares de *Panicum maximum*, sob condições favoráveis de luz e temperatura, GOMIDE e GOMIDE (1999) encontraram o mesmo comportamento das curvas de TAL e RAF e atribuíram a ambos igual importância para as estimativas de TCR.

A relação entre TAL e TCR é direta quando analisada separadamente, entretanto devido à forte correlação negativa entre TAL e RAF um aumento na TAL geralmente leva a uma queda na TCR (POORTER, 1989). A explicação dada é que para se conseguir altos valores de TAL seria necessário um grande aparato fotossintético (enzimas, complexos de captação de luz, etc.) por área de folha e talvez até uma camada extra de parênquima paliçádico; fatores estes que concorrem para menores valores de RAF (POORTER, 1989).

Os efeitos do ambiente, principalmente luz e temperatura, sobre a morfologia das folhas (relação área/peso) são relatados por ROBSON et al., (1988). Em *Panicum maximum* DIAS FILHO et al., (1996) encontraram aumentos de 13% na AFE e 22% na RAF de plantas crescendo sob sombrite, relativamente às plantas em pleno sol.

A temperatura afeta tanto o tamanho final, quanto a forma das folhas. Sob altas temperaturas, as folhas expandem mais rapidamente por um curto

período, têm maior AFE e maior razão lâmina/bainha (Cooper, 1964 e Robson, 1974 citados por ROBSON et al., 1988).

Dentre os nutrientes minerais, o nitrogênio é aquele que mais influencia os índices fisiológicos. WATANABE et al. (1985) encontraram aumentos nos índices de TAL e TCR de *Lolium multiflorum* em respostas aos mais altos níveis de nitrogênio aplicado enquanto pouca variação foi encontrada na estrutura do relvado. Já BELANGER et al. (1992) apontam dois efeitos principais do nitrogênio: estímulo ao desenvolvimento de área foliar e aumento da eficiência de uso da radiação. Estes mesmos autores encontraram menores valores de AFE associados às menores aplicações de nitrogênio.

A partição de biomassa reflete o balanço de assimilados entre os diferentes órgãos das plantas do relvado. Esta dinâmica, caracterizando a relação fonte / dreno entre elas, apresenta variações em função das prioridades momentâneas ditadas pela fase de crescimento, além das condições de meio, e, ou, manejo. Assim, maior investimento em material radicular pode ser observado sob condições de estresse hídrico ou deficiência nutricional (POORTER, 1989). Em contrapartida, maior partição de carbono para a parte aérea ocorre em resposta à adubação nitrogenada e, ou, após uma desfolha (BELANGER et al., 1992). Neste momento, é de se esperar valores crescentes para índices como área foliar específica (AFE), razão de peso foliar (RPF) e conseqüentemente RAF ($RAF = AFE \times RPF$). O consumo de reservas orgânicas, radiculares e caulinares, pelo processo respiratório durante a rebrota (RICHARDS, 1993) torna este efeito ainda mais evidente, uma vez que RAF é expressa como a razão entre a área foliar da planta e seu peso seco total (HARPER, 1977; BENNICASA, 1988; BEADLE, 1993).

Embora a respiração represente uma considerável perda do carbono assimilado via fotossíntese, podendo variar de 35% (ROBSON 1973; PARSONS et al., 1983b) a até 60% (KRAUSS et al., 1989), a partição de carbono ou biomassa para partes não colhíveis e a perda de material por senescência e morte são outros importantes aspectos a determinar a porção de forragem colhível. De acordo com ROBSON (1981), apenas 25% do carbono assimilado é colhido, sendo o restante perdido por meio de: locação nas raízes, respiração ou morte e queda de folhas. Neste sentido, KRAUSS et al., (1989) enfatizaram a importância de toda a parte aérea das gramíneas forrageiras como determinante do índice de colheita desse tipo de cultura.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLARD, G.; NELSON, C.J. Photosynthate partitioning in basal zones of tall fescue leaf blades. **Plant Physiology**, 95: 663-668. 1991.
- AVICE, J.C., OURRY, A., LEMAIRE, G., et al. Root protein and vegetative storage protein are key organic nutrients for alfafa shoot regrowth. **Crop Sci.**, 37: 1187-1193. 1997.
- AVICE, J.C.; OURRY, A., VOLENEC, J.J., et al. Defoliation induced changes in abundance and immunolocalization of vegetative storage proteins in taproots of *Medicago sativa* L. **Plant Physiol. Biochem.** 34: 561-570. 1996.
- BEADLE, C.L. Growth analysis. In: HALL, D.O.; BOLHARNORDENKAMPF, H.R.; LEEGOOD, R.C.; LONG, S.P., eds. **Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual**. London, 1993.

p. 36- 46.

- BELANGER, G.; GASTAL, F.; LEMAIRE, G. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. **Crop Sci.** 32: 1371-1376. 1992.
- BENNINCASA, M.M.P. **Análise de crescimento de plantas; noções básicas.** Jaboticabal, FUNEP, 1988. 41p.
- BERETTA, L.G.R., KANNO, T., MACEDO, M.C. et al. Morfogênese foliar e taxas de crescimento de pastagem de *Panicum maximum* cv. Tanzânia-1 em solo dos cerrados. **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 36, 1999. Porto Alegre. Anais..., SBZ, 1999 - cd rom.
- BINNIE, R.C., CHESTNUTT, D.M.B. Effect of continuous stocking by sheep at four sward heights on herbage mass, herbage quality and tissue turnover on grass/clover and N- fertilized grass swards. **Grass and forage Sci.**, 49(2): 192-202. 1994.
- BIRCHAM, J.S., HODGSON, J. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed sward under continuous stocking management. **Grass and Forage Sci.** 38(4): 323-331. 1983.
- BREGARD, A., ALLARD, G. Sink to source transition in developing leaf blades of tall fescue. **New Phytologist**, 141: 45-50. 1999.
- BROUGHAM, R. W. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. **Aust. J. Agr. Research**, 7 (5): 377 – 387. 1956.
- BROWN, R.H. and BLASER, R.E. Leaf area index in pasture growth. **Herbage abstract**, 38(1): 1-9. 1968.

- CALBO, A.G., SILVA, W.L.C., TORRES, A.C. Comparação de modelos e estratégias para análise de crescimento. **Rev. Bras. Fisiol. Vegetal**, 1(1): 1-7. 1989.
- CALVIERE, I.; DURU, M. Leaf appearance and senescence patterns of some pasture species. **Grass and Forage Sci.**, 50: 447-451. 1995
- CARNEVALLI, R.A., SILVA, S.C. Avaliação de características agronômicas e ecológicas de *Cynodon dactylon* para validação de técnicas para ensaios de pastejo. In: **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 35, Anais..., 1998, Botucatu-SP, p.418-420. 1998.
- CARRERE, P., LUUAULT, F., SOUSSANA, J.F. Tissue turnover within grass-clover mixed sward grazed by sheep. Methodology for calculating growth, senescence and intake fluxes. **J. Appl. Ecology**, 34: 333-346. 1997.
- CARVALHO, C.A.B., SILVA, S.C. PEDREIRA, C.G.S., et al. Tiller dynamics in grazed swards of *Cynodon* spp. In: MORAES et al. (eds.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**, Curitiba-PR, 1999, p.344-348.
- CECATO, U., BARBOSA, M.A.A.F., SAKAGUTI, E.S. et al., Avaliação de cultivares de *Panicum maximum* Jacq. In: **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 33, 1996, Fortaleza. Anais..., Fortaleza: SBZ, 1996, p.109-111.
- CECATO, U., MACHADO, A.O., MARTINS, E.N. et al. Avaliação da produção e de algumas características da rebrota de cultivares e acessos de *Panicum maximum* Jacq. Sob duas alturas de corte. **Rev. Bras. Zootec.**, 29(3): 660-668. 2000.
- CHAPMAN, D.F., LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: **International grassland Congress**, 17, Austrália, 1993, Proceedings..., s. ed., 1993, p.95-104.
- COLLINS, R.P., JONES, M.B. The effects of temperature on leaf growth in *Cyperus longus*, a temperate C₄ species. **Annals of Botany.**, 61(3): 355-362. 1988.
- CORRE, N.; BOUCHART, V.; OURRY, A. et al. Mobilization of nitrogen reserves during regrowth of defoliated *Trifolium repens* L. and identification of potential vegetative storage proteins. **J. Exp. Bot.**, 47: 1111-1117. 1996.
- CORSI, M., BALSALOBRE, M.A., SANTOS, P.M.; et al. Bases para o estabelecimento do manejo de pastagens de braquiária. In: FARIA, V.P., PEIXOTO, A.M.; MOURA, J.C. **Simpósio sobre manejo da pastagem**, Piracicaba, 1994. Anais... Piracicaba. FEALQ. p. 249-266. 1994.

- CORSI, M., MARTHA JR, G.B., NASCIMENTO JR, D. BALSALOBRE, M.A.A. Impact of grazing management on productivity of tropical grasslands. In: **XIX Int. Grassld Congress**. São Pedro-SP, 2001. Proceedings... Piracicaba: FEALQ. 2001, p.801-806. -
- COSTA, L.C.; MORISON, J., DENNETT, M. Effects of the weather on growth and radiation intercepted by Faba bean. **Pesq. Agrop. Bras.**, 32(3): 277-281. 1997.
- DALE, J.E. **The growth of leaves**. London, Edward Arnold, 1982. 60p. (Studies in Biology, 137).
- DAVIDSON, J.L., MILTHORPE, F.L. The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. **Annals of Botany**, 30(118): 185-198. 1966.
- DAVIES, A. Tissue turnover in the sward. In: DAVIES, R.D. et al. eds. **Sward measurement Handbook**, 2nd ed., Reading, UK, 1993, p.183-216.
- DAVIES, A. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. **J. Agric. Sci.**, 82: 165 – 172. 1974.
- DAVIES, A. Changes in growth rate and morphology of perennial ryegrass swards at high and low nitrogen levels. **J. Agric. Sci.**, 77: 123-134. 1971.
- DAVIES, A. Carbohydrate levels and regrowth in perennial rye-grass. **J. Agric. Sci.**, 65: 213-220. 1965
- DAVIES, A., THOMAS, H. Rates of leaf and tillering production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. **Annals of Botany**, 57: 591-597. 1983.
- de VISSER, R., VIANDEN H., SCHNYDER, H. Kinetics and relative significance of remobilized and current C and N incorporation in leaf and root growth zones of *Lolium perenne* after defoliation: assessment by ¹³C and ¹⁵N steady-state labelling. **Plant, Cell and Environment**, 20: 37-46. 1997.
- DIAS FILHO, M.B., CHAGAS JR., A.F., CARVALHO, C.J.R. Respostas morfológicas de *Panicum maximum* a diferentes condições de luminosidade. In: **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 33, 1996. Fortaleza. Anais... Fortaleza: SBZ, 1996, p.62-64.
- DONAGHY, D. J., FULKERSON, W. J. The importance of watersoluble carbohydrate reserves on regrowth and root growth of *Lolium perenne*. **Grass and Forage Sci** 52 (4) : 401 – 407. 1997.
- EDWARDS, K.J.R. Developmental genetics of leaf formation in Lolium. I. Basic patterns of leaf development in *L. multiflorum* and *L. perenne*. **Genet. Res.** 9: 233-245. 1967.

- EUCLIDES, V.P.B., CARDOSO, E.G., MACEDO, M.C.M., OLIVEIRA, M.P. Consumo voluntário de *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk e *Brachiaria brizantha* cv. Marandu sob pastejo. **Rev. Bras. Zootec.**, 29(6): 2200-2208. 2000.
- EUCLIDES, V.P.B., MACEDO, M.C.M., OLIVEIRA, M.P. Avaliação de ecotipos de *Panicum maximum* Jacq. sob pastejo em pequenas parcelas. In: **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA** 32, 1995, Brasília, Anais..., Brasília: SBZ, 1995, p.97-99.
- EUCLIDES, V.P.B., MACEDO, M.C.M., VIEIRA, A., OLIVEIRA, M.P. Evaluation of *Panicum maximum* cultivars under grazing. In: **Proceedings of the 17th International Grassland Congress**, Rockhampton, Austrália, p.1999-2000, 1993a.
- EUCLIDES, V.P.B., MACEDO, M.C.M., VIEIRA, A., OLIVEIRA, M.P. Evaluation of *Brachiaria decumbens* and *Brachiaria brizantha* under grazing. In: **Proceedings of the 17th International Grassland Congress**, Rockhampton, Austrália, p.1997-1998, 1993b.
- EUCLIDES, V.P.B., THIAGO, L.R.L., MACEDO, M.C.M. et al. Consumo voluntário de forragem de três cultivares de *Panicum maximum* sob pastejo. **Rev. Bras. Zootec.**, 28(6): 1177-1185. 1999.
- FAGUNDES, J.L., SILVA, S.C. PEDREIRA, C.G.S., et al. Light interception and herbage accumulation in tifton-85 swards grazed by sheep under continuous stocking. In: MORAES, A. et al. (ed.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**, Curitiba-PR, 1999, p.339-43.
- FISHER, G.E.J.; DOWDESWELL, A.M. The effects of regrowth and maintenance height on a grass sward with a high density of tillers. **Grass and Forage Sci.**, 51: 464-468. 1995.
- FULKERSON, W.J., SLACK, K. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 1. Effect of water-soluble carbohydrates and senescence. **Grass and Forage Sci.**, 49: 373-377. 1994.
- FULKERSON, W.J., SLACK, K. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 2- Effect of defoliation frequency and height. **Grass and Forage Sci.**, 50(1): 16-20. 1995.
- GASTAL, F., NELSON, C.J. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. **Plant Physiol.** 105: 191-197. 1994.
- GOMIDE, C.A.M., GOMIDE, J.A. Análise de crescimento de cultivares de *Panicum maximum* Jacq. . **Rev. Bras. Zootec.**, 28(4): 675-680. 1999.
- GOMIDE, C.A.M., GOMIDE, J.A. Morfogênese de cultivares de *Panicum maximum* Jacq. **Rev. Bras. Zootec.**, 29(2): 341-348. 2000.

- GOMIDE, C.A., GOMIDE, J.A., QUEIROZ, D.S., et al. Fluxo de tecidos em *Brachiaria decumbens*. In: **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 34. Juiz de Fora, MG Anais... Juiz de Fora: SBZ, 1997. p.113-114.
- GOMIDE, C.A.M., PACCIULO, D.S., GRASSELLI, L., et al. Efeito da adubação sobre a morfogênese de gramíneas forrageiras. In: **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 35. Botucatu-SP, Anais... Botucatu: SBZ, 1998. p.478-480.
- GOMIDE, J.A. Fisiologia das plantas forrageiras e manejo das pastagens. *Inf. Agropec.*, 13(153/154): 11-18. 1988.
- GOMIDE, J.A. O fator tempo e o número de piquetes do pastejo rotacionado, In: FARIA, V.P., PEIXOTO, A.M.; MOURA, J.C. **Simpósio sobre manejo da pastagem**. 14, Anais... 1997, Piracicaba. FEALQ. p.253-272, 1997
- GOMIDE, J. A ., ZAGO, C. P. Crescimento e recuperação do capim-colônião após corte. **R. Soc. Bras. Zootec**, 9 (2): 293 – 305. 1980.
- GRANT, S.A., BARTHAM, G.T., KING, L.T.J. et al. Comparison of herbage production under continuous stocking and intermittent grazing. **Grass and Forage Sci.**, 43(1): 29-39. 1988.
- GRANT, S.A., BARTHAM, G.T., TORVELL, L. Components of regrowth in grazed and cut *Lolium perenne*swards. **Grass and Forage Sci.**, 36(3): 155-168. 1981.
- GRANT, S.A., MARRIOTT, C.A. Detailed studies of grazed swards – techniques and conclusions. **J. Agric. Sci.**, 122(1): 1-6. 1994.
- GRASSELLI, L.C.P., GOMIDE, C.A.M., PACIULLO, D.S.C., et al. Características morfológicas e estruturais de um relvado de *B. decumbens* sob lotação contínua. In: **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 37, 2000. Viçosa. Anais... Viçosa, SBZ, 2000 – cd rom.
- HARPER, J.L. **Population Biology of plants**. Academic Press Inc., San Diego, CA, 1977.
- HAY, R.K.M., WALKER, A.J. **An introduction to the physiology of crop yield**. Longman Group Ltd, Inglaterra, 1989, 292p.
- HODGKINSON, K. C. The utilization of root organic compound during regrowth of lucerne. **Austr. J. Biol. Sci.**, 22 (5): 1113– 1123. 1969.
- HODGSON, H., BIRCHAM, J.S., GRANT, S.A., et al. The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. In: WRIGHT, C.E. (Ed.) **Plant physiology and herbage production**. Occasional symposium nº 13. Proceedings. *British Grassld Society*, p.51-62, 1981.

- HODGSON, J. The influence of grazing pressure and stocking rate on herbage intake and animal performance. In: HODGSON, J., JACKSON, R.K. (eds) **Pasture utilization by the grazing animal**. Occasional Symposium, 8: 93-103, 1981.
- HODGSON, J. **Grazing Management: Science to Practice**. England: Longman Group Ltd. 1990. 203p.
- HODGSON, J. The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pastures. In: **International Grassland Congress, 15**, Kyoto, 1985, Proceedings... Kyoto, s. ed., 1985, p.63-67.
- HODGSON, J., BIRCHAM, J.S., GRANT, S.A., et al. The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. In: **WRIGHT, C.E. ed. Plant physiology and herbage production**. Occasional symposium n°13, Proceedings... British Grassland Society, 1981, p.51-62.
- HORST, G.L.; NELSON, C.J. and ASAY, K.H. Relationship of leaf elongation to forage yield of tall fescue genotypes. **Crop Sci.**, 18(5): 715-719. 1978.
- JEWISS, O.R., ROBSON, M.J. An analysis of the winter growth in Britain of indigenous and North African tall fescue. In: **International Grassland Congress, 9**, São Paulo, 1965, Proceedings... São Paulo, s. ed., 1965, p.485-489.
- JOHANSSON, G. Carbon distribution in grass (*Festuca arundinacea*) during regrowth after cutting – Utilization of stored and newly assimilated carbon. **Plant and Soil.**, 151 (1): 11 – 20. 1993.
- JONES, R.J.; NELSON, C.J. and SLEPER, D.A. Seedling selection for morphological characters associated with yield of tall fescue. **Crop Sci.**, 19(5): 631-634. 1979.
- KRAUSS, E., WILSON, D., ROBSON, M.J. et al. Respiration: correlation with growth rate and its quantitative significance for net assimilation rate and biomass production. In: LAMBERS, H. et al. **Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants**. Hague: Netherlands, 1989. p.187-198.
- LAMBERS, H. Does variation in photosynthetic rate explain variation in growth rate? Netherlands. **J. Agric. Sci.**, 35: 505-519. 1987.
- LAMBERS, H., FREIDJEN, N., POORTER, H. et al. Analysis of growth based on net assimilation rate and nitrogen productivity. Their physiological background. In: LAMBERS, H. et al. eds. **Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants**. Netherlands, 1989, p.187-198.
- LANGER R.H.M. **How grasses grow**. London, Edward Arnold, 1972. 60p. (Studies in Biology, 34).
- LAWLOR, D.W. Photosynthesis, productivity and environment. **J. Exp. Botany**,

46 (especial issue): 1449-1461. 1995.

LEMAIRE, G., AGNUSDEI, M., Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilisation. In: MORAES, A. et al. (ed.) **Grassland ecophysiology and grazing ecology**. Curitiba-PR, Universidade Federal do Paraná, 1999, p.165-186.

LEMAIRE, G., CHAPMAN, D., Tissue flows in plant communities. In: HODGSON, J., ILLIUS, A.W. eds. **The Ecology and Management of Grazing Systems**. United Kingdom, 1996, p.3-36.

LEMAIRE, G., MILLARD, P. An ecophysiological approach to modeling resource fluxes in competing plants. **J. Exp. Botany**, 50: 15-28. 1999.

LUDLOW, M.M., Ng, T.T. Leaf elongation rate in *Panicum maximum* var. *trichoglume* following removal of water stress. **Aust. J. Plant Physiology**, 42(2): 263-272. 1977.

MADAKADZE, I.C. COULMAN, B.E., PETERSON, P. et al. Leaf area development, light interception and yield among switchgrass populations in a short-season area. **Crop Sci.**, 38: 827-834. 1998.

MARSAHLL, C., SAGAR, G. R. The interdependence of tillers in *Lolium multiflorum* : A quantitative assessment . **J. Exp. Botany** 19 (61): 785– 794. 1968.

MARSAHLL, C., SAGAR, G. R. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum*. **Annals of Botany** , 29 (115): 365– 372. 1965.

MATCHES, A . G. Influence of intact tillers and height of stuble on growth responses of tall fescue. (*Festuca amundinacea*) . **Crop Sci.**, 6 (5): 484 – 487. 1966.

MAZZANTTI, A., LEMAIER, G. The effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue sward continuously grazed with sheep. I. Herbage growth dynamics. **Grass and forage Sci.** 49(2): 111-120. 1994.

MAZZANTTI, A., LEMAIER, G., GASTAL, F. Effect of nitrogen fertilization on herbage production of tall fescue continuously grazed by sheep. II. Consumption and herbage efficiency utilization. **Grass and Forage Sci.** 49(3): 352-359. 1994.

Mc ADAM, J.W., VOLENEC J.J., NELSON C.J. Effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. **Plant Physiol.** 89: 549-556. 1989.

- MORVAN-BERTRAND, A., AVICE, J.C., PRUD'HOMME, M.P. Fructans from elongating leaf bases are a source of carbon for regrowth after defoliation in *Lolium perenne*. **XIX Int. Grassld Congress**. São Pedro-SP, 2001. Proceedings... Piracicaba: FEALQ. 2001, p.49-50.
- MORVAN-BERTRAND, A., PAVIS, N., BOUCAUD, J., PRUD'HOMME, M.P. Partitioning of reserve and newly assimilated carbon in roots and leaf tissues of *Lolium perenne* during regrowth after defoliation: assessment by ^{13}C steady-state labelling and carbohydrate analysis. **Plant, Cell and Environment**, 22: 1097-1108. 1999.
- NABINGER, C. Eficiência de uso da pastagem: Disponibilidade e perdas de forragem. In: **Simpósio sobre manejo da pastagem 14, Anais...** 1997, Piracicaba. Faria, V.P., Peixoto, A.M.; MOURA, J.C. (eds.) FEALQ. p.213-251, 1997.
- NELSON, C.J., SLEPER, D.A. Using leaf area expansion rate to improve yield of tall fescue. **XIV Int. Grassld. Congress**. Proceedings... Lexington, Kentucky, USA, June, 15-24, p.413-416. 1981.
- NELSON, C.J.; ASSAY, K.H., SLEPER, D.A. Mechanism of canopy development of tall fescue genotypes. **Crop Sci.**, 17(3): 444-452. 1977.
- NELSON, C.J., ZARROUGH, K.M. Tiller density and tiller weight as yield determinants of vegetative swards. In: WRIGTH, C.E., ed. **Plant physiology and herbage production**. Hurley, British Grassland Society, 1981. p.25-29.
- OLIVEIRA, M.A.; PEREIRA, O.G.; GARCIA, R.; et al. Morfogênese de folhas de Tifton 85 (*Cynodon* spp.) em diferentes idades de rebrota. In: **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 35. Botucatu, SP Anais... Botucatu: SBZ, 1998. p.302-303.
- PARSONS, A.J.; COLLETT, B., LEWIS, J. Changes in the structure and physiology of a perennial ryegrass sward when released from a continuous stocking management: implications for use of exclusion cage in continuously stocked swards. **Grass and forage Sci.**, 39(1): 1-9. 1984.
- PARSONS, A.J., JOHNSON, I.R., HARVEY. 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 Sci.**, 43(1): 49-59. 1988b.
- PARSONS, A.J., JOHNSON, I.R., WILLIAMS, J.H.H. Leaf age structure and canopy photosynthesis in rotationally and continuously grazed swards. **Grass and Forage Sci.**, 43(1): 1-14. 1988a.

- PARSONS, A.J., LEAFE, E.F., COLLETT, B., et al. The physiology of grass production under grazing. I. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously grazed swards. **J. Applied Ecology**, 20(1): 117-126. 1983a.
- PARSONS, A.J., LEAFE, E.F., COLLETT, B., et al. The physiology of grass production under grazing. II. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously grazed swards. **J. Applied Ecology**, 20(1): 127- 139. 1983b.
- PARSONS, A.J., PENNING, P.D. The effect of duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average growth rate in a rotationally grazed sward. **Grass and Forage Sci.**, 43(1): 15-27. 1988.
- PEARSE, P.J., WILMAN, D. Effects of applied nitrogen on grass leaf initiation, development and death in field swards. **J. Agric. Sci.**, 103(2): 405-413. 1984.
- PILBEAM, C.J. Effect of nitrogen supply on the growth and senescence of leaves of *Lolium perenne* with contrasting rates of leaf respiration. **Annals of Botany**, 70(4): 365-378. 1992.
- PINTO, J.C. **Crescimento e desenvolvimento de *Andropogon gayanus* Kunth, *Panicum maximum* Jack. e *Setaria anceps* Stapf ex Massey cultivadas em vasos, sob diferentes doses de nitrogênio.** Viçosa, M.G.: UFV, 1993 149p. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Universidade Federal de Viçosa, 1993.
- PINTO, J.C., GOMIDE, J.A., MAESTRI, M., LOPES, N.F. Crescimento de folhas de gramíneas forrageiras tropicais cultivadas em vasos sob duas doses de nitrogênio. **R. Soc. Bras. Zootec.**, 23(3): 327-332. 1994.
- POORTER, H. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: LAMBERS, H. et al. eds. **Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.** Netherlands, 1989, p.187-198.
- PREMAZZI, L.M., MONTEIRO, F.A., SCHIA VUZZO, P.F., et al. Doses de nitrogênio e momento de aplicação após o corte em características fisiológicas do tifton 85. In: MORAES, A. et al. (ed.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**, Curitiba-PR, 1999, p.336-39.
- RICHARDS, J.H. Physiology of plants recovering from defoliation. In: Baker, M.J. (ed.) **Grasslands for Our World.** SIR Publishing, Wellington, p.46-54, 1993
- ROBSON, M.J. Potential production - What it is and can we increase it ? In: WRIGHT, C.E. (ed.) **Plant physiology and herbage production** . Occasional symposium n° 13 . Proceeding British grassld society. P.5-17. 1981.

- ROBSON, M.J. The growth and development of simulated sward of perennial ryegrass. I. Leaf growth and dry weight change as related to the ceiling yield of a seedling sward. **Annals of Botany**, 37(4): 487-500. 1973.
- ROBSON, M.J., RYLE, G.J.A., WODLEDGE, J. The grass plant - its form and function. In: JONES, M.B. & LAZENBY, A. **The grass crop: the physiological basis of production**. Nova York, p.25-84. 1988.
- RYLE, G. J. A . Distribution pattern of assimilated ^{14}C in vegetative and reproductive shoots of *Lolium perenne* and *L. tumulentum*. **Annals Appl. Biol.** 66: 155 – 167. 1970.
- RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: The role of current assimilate. **Annals of Botany**, 39: 297-310. 1975
- SANTOS, P.M., BALSALOBRE, M.A.A., CORSI, M. Uso do número de folhas por perfilho no manejo de *Panicum maximum* cvs. Mombaça e Tanzânia. **REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA**, 36, 1999. Porto Alegre. Anais..., SBZ, 1999 - cd rom.
- SBRISSIA, A.F., SILVA, S.C. MATTHEW, C. et al. Tiller size/density compensation in grazed swards of *Cynodon* spp.. In: MORAES, A. et al. (ed.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**, Curitiba-PR, 1999, p.348-52.
- SCHNYDER, H., De VISSER, R. Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. **Plant Physiology**, 119: 1423-1435. 1999.
- SCHNYDER, H., SCHAUFLE, R. De VISSER, R., et al. An integrated view of C and N uses in leaf growth zones of defoliated grasses. In: MORAES, A. et al. (ed.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. Universidade Federal do Paraná, Curitiba-PR, 1999, p.75-94.
- SHEEHY, J.E., COOPER, J.P. Light interception, photosynthetic activity, and crop growth rate in canopies of six temperate forage grasses . **J. Appl. Ecology**, 10(1): 239-250. 1973.
- SILSBURY, J.H. Leaf growth in pasture grasses. **Trop. Grassld.**, 4(1): 17-36. 1970.
- SILVA, D.S., GOMIDE, J.A., QUEIROZ, A.C. Pressão de pastejo em pastagem de capim-elefante 'anão'. 1 – Estrutura e disponibilidade de pasto. **R. Soc. Bras. Zootec.**, 23(2): 249-257. 1994a.
- SILVA, D.S., GOMIDE, J.A., QUEIROZ, A.C. Pressão de pastejo em pastagem de capim-elefante 'anão'. 2 – Valor nutritivo, consumo de pasto e produção de leite. **R. Soc. Bras. Zootec.**, 23(3): 453-464. 1994b.

- SILVA, S.C., PASSANEZI, M.M., CARNEVALLI, R.A. et al. Bases para o estabelecimento do manejo de *Cynodon* sp. para pastejo e conservação. In: PEIXOTO, A.M. et al. (eds.). **Simpósio sobre Manejo da Pastagem**, 15, Anais..., Piracicaba, p.129-150, 1998.
- SIMON, J.C.; LEMAIRE, G. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. **Grass and Forage Sci.**, 42: 373-380. 1987.
- SKINNER, R.H., NELSON, C.J. Estimation of potential tiller production and site usage during tall fescue canopy development. **Annals of Botany**, 70(6): 493-499. 1992.
- SKINNER, R.H., NELSON, C.J. Role of leaf appearance rate and coleoptile tiller in regulating tiller production. **Crop Sci.** 34(1): 71-75. 1994.
- SKINNER, R.H., NELSON, C.J. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phylochron. **Crop Sci.** 34(1): 4-10. 1995.
- SOLLENBERGER, L.E., BURNS, J.C. Canopy characteristics, ingestive behaviour and herbage intake in cultivated tropical grasslands. In: **XIX International Grassland Congress**, Anais..., São Pedro-SP, p.321-327, 2001.
- SPAIN, G.L., SANTIAGO, J.V. Napier grass harvest readiness. **Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico**, Rio Piedras, 57(4): 300-306. 1973,
- THOMAS, H. Analysis of the nitrogen response of leaf extension in *Lolium temulentum* seedlings. **Annals of Botany**, 51(3): 363-371. 1983.
- THORNTON, B.; MILLARD, P. Increased defoliation frequency depletes remobilization of nitrogen for leaf growth in grasses. **Annals of Botany**, 80: 89-95. 1997.
- THORNTON, B., MILLARD, P., BAUSENWEIN, U. Reserve formation and recycling of carbon and nitrogen during regrowth of defoliated plants. In: MORAES, A. et al. (ed.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 95- 108. 1999.
- VAN ESBROECK, G.A., HUSSY, M.A., SANDERSON, M.A. Leaf appearance rate and final leaf number of Switchgrass cultivars. **Crop Sci.**, 37: 864-870. 1997
- VAN ESBROECK, G.A., KING, J.R., BARON, V.S. Effects of temperature and photoperiod on the extension growth of six temperate grasses. In: **Int. Grassland Congress**, 16, Nice, 1989. **Proceedings...** Nice, s.ed., 1989. p.459-460.

- VAN LOO, E.N. Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. **Annals of Botany**, 70(6): 511-518. 1992.
- VINE, D.A. Sward structure change within a perennial ryegrass sward. Leaf appearance and death. **Grass and forage Sci.**, 38(4): 231-242. 1983.
- VOLENEC, J.J.; OURRY, A.; JOERN, B.C.A. Role of nitrogen reserves in forage regrowth and stress tolerance. **Physiologia plantarum**, 97: 185-193. 1996.
- WARDLAW, I.F. The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. II. Effect during leaf development in *Lolium temulentum* L. **Aust. J. Biol. Sci.**, 22(1): 1-16. 1969.
- WATANABE, K., SATO, Y., SHIRAKAWA, H.; et al. Growth analysis in the regrowth of italian ryegrass as affected by fertilization level. . In: **International grassland Congress, 15, Kyoto, 1985**. Proceedings... Kyoto, s. ed., 1985, p. 439-441.
- WILHELM, W.W., McMASTER, G.S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. **Crop Sci.**, 35(1): 1-3. 1995.
- WILMAN, D., SHERESTHA, S.K. Some effects of canopy height on perennial ryegrass and white clover in a field sward. **J. Agric. Sci.**, 105(1): 79-84. 1985.
- WILMAN, D., PEARSE, P.J. Effect of applied nitrogen on grass yield, nitrogen content, tillers and leaves in field swards. **J. Agric. Sci.**, 103(1): 201-209. 1984.
- WILSON, R.E., LAIDLAW, A.S. The role of sheath-tube in the development of expanding leaves in perennial ryegrass. **Annals of Applied Biology**, 106(2): 385-391. 1985.
- ZARROUGH, K.M., NELSON, C.J. Regrowth of genotypes of tall fescue differing in yield per tiller. **Crop Sci.**, 20(4): 540-544. 1980.
- ZARROUGH, K.M.; WILSON, C.J., SLEPER, D.A. Interrelationships between rates of leaf appearance and tillering in selected tall fescue population. **Crop Sci.**, 24(3): 565-568. 1984.

CAPÍTULO 1

FOTOSSÍNTESE E REBROTA DO CAPIM-MOMBAÇA (*Panicum maximum* Jacq.) SOB DIFERENTES INTENSIDADES DE DESFOLHA

1. Introdução

A remoção da parte aérea, pelo corte ou pastejo, representa um estresse para as plantas, cuja magnitude depende da intensidade da desfolha. A desfolha reduz a interceptação de luz, e, assim a fotossíntese líquida do dossel bem como a quantidade de compostos orgânicos de reserva e o crescimento de raízes (WHITE, 1973, DAVIDSON e MILTHORPE, 1966).

O papel dos carboidratos de reserva durante a rebrota das plantas forrageiras tem sido muito discutido. Para muitos, a queda no teor destas substâncias nos primeiros dias de rebrota após desfolha seria um indício de sua participação no novo crescimento. Em capim-colonião, GOMIDE e ZAGO (1980), observaram redução nos teores de carboidratos não estruturais na base do colmo já no segundo dia após o corte e seu restabelecimento após 21 dias. Resultado semelhante foi relatado por NASCIMENTO et al., (1980) em capim-colonião e capim-jaraguá e por VOLENEC (1986) em *Festuca pratense*, uma gramínea de clima temperado.

Para alguns autores, a participação dos carboidratos de reserva se restringe principalmente à respiração de manutenção (MARSHALL e SAGAR, 1965; DAVIDSON e MILTHORPE, 1966). SCHNYDER e DE VISSER (1999) observaram que o carbono presente nos aminoácidos representou 60% do fluxo líquido das reservas durante os dois primeiros dias da rebrota de azevém perene. Para estes autores, as reservas de carboidratos solúveis foram uma fonte insignificante de carbono para o crescimento de perfilhos após o corte, embora relatem que a rápida recuperação das plantas foi associada a uma redução no conteúdo desses compostos.

Estudos com carbono marcado (C^{14}) têm revelado a presença de radioatividade em tecidos formados após o corte, evidenciando o papel das

reservas orgânicas. Resultados com *Festuca pratensis*, exposta ao C¹⁴ e C¹³, mostram translocação não só da base do colmo, mas também das raízes em favor dos novos tecidos, uma vez que a quantidade encontrada na parte aérea foi maior que o potencial da base do colmo (JOHANSSON, 1993). HODGKINSON (1969) demonstrou, pela técnica da auto-radiografia, a presença de compostos radioativos, previamente acumulados nas raízes de alfafa, nas primeiras brotações após corte da parte aérea. Já SMITH e MARTEN (1970), se utilizaram da técnica de cintilação líquida para demonstrar a translocação de compostos dos órgãos de reserva para parte aérea de alfafa.

A importância dos carboidratos de reserva, como fator de rebrota das plantas, se limita aos primeiros dias de recuperação, enquanto não se expandem as primeiras folhas (WARD e BLASER, 1961; DAVIDSON e MILTHORPE, 1966; FULKERSON e SLACK, 1995; SCHNYDER e DE VISSER, 1999). Entretanto, DONAGHY e FULKERSON (1998) observaram que o tempo necessário para a iniciação do perfilho e o número de perfilhos por perfilho se relacionou inversamente com o teor de carboidratos solúveis de reserva em plantas de azevém perene, assim como a produção de matéria seca de folhas.

À fotossíntese atual se atribui o papel mais importante na promoção de um novo crescimento. Entretanto, sua participação está condicionada à presença de área foliar que escapa ao corte ou a uma rápida emissão de novas folhas. O trabalho clássico de BROUGHAM (1956) ilustra a estreita relação entre a área foliar e a velocidade de rebrota.

DONAGHY e FULKERSON (1997), comparando o crescimento de *Lolium perene* na luz e no escuro sob diferentes freqüências de desfolha, concluíram que a participação dos assimilados na rebrota foi de 66%, contra 33% computado às reservas. Para WARD e BLASER (1961), a taxa de rebrota de *Dactylis glomerata* foi creditada tanto aos carboidratos de reserva quanto a área foliar remanescente.

As folhas de um perfilho que escapam à desfolha são, na maioria das vezes, as mais velhas, com pequena capacidade de assimilação (WOLEDGE, 1976), entretanto, alguns autores observaram aumento na eficiência fotossintética destas folhas após o corte (DELTING et al., 1979; PAINTER e DELTING, 1981, DAVIES, 1974): a chamada fotossíntese compensatória (RICHARDS, 1993). Tal efeito, porém, não foi observado em plantas de cevada

submetidas a desfolha leve (RYLE e POWELL, 1975). Para esses autores a alteração no padrão de alocação em favor das folhas em expansão foi a principal razão de uma rápida recuperação, fazendo com que a taxa de crescimento relativo não apresentasse diferença entre as plantas cortadas e aquelas mantidas intactas.

A alocação de assimilados, oriundos da fotossíntese ou previamente armazenados, entre as diferentes partes da planta é função das prioridades ditadas pela relação fonte/dreno e depende, entre outras coisas, das condições de manejo (DAVIES, 1974; RYLE e POWELL, 1975; JOHANSSON, 1993), do estágio de desenvolvimento (RYLE, 1970; WILLIAMS, 1964) e da época do corte (FRANKOW-LINDBERG, 1997). Em plantas intactas de *Lolium multiflorum*, MARSHALL e SAGAR (1965) observaram alocação preferencial dos assimilados no sistema radicular, enquanto um perfilho intacto em uma planta desfolhada translocava para os demais perfilhos desfolhados às custas do suprimento para as raízes. De fato, a assistência de perfilhos intactos àqueles desfolhados foi demonstrada em plantas de *Festuca arundinacea* (MATCHES, 1966), assim como em *L. multiflorum* (MARSHALL e SAGAR, 1968).

Segundo DAVIES (1974), para quem a taxa de aparecimento de novas folhas é uma boa característica para a avaliação da capacidade de rebrota, a remoção da lâmina da folha recém-expandida causou maiores prejuízos à taxa de aparecimento e de crescimento relativo de novas folhas e ao perfilhamento de plantas de azevém perene.

A avaliação mais criteriosa da rebrota de gramíneas, provê condições para o conhecimento mais seguro dos mecanismos envolvidos na recuperação após o corte ou pastejo, auxiliando assim, o entendimento dos efeitos de práticas de manejo. Este tipo de estudo é bastante escasso, sobretudo em se tratando de espécies tropicais. Objetivou-se com este trabalho avaliar a rebrota do capim-mombaça submetido a diferentes intensidades de desfolha com base nos índices de crescimento e morfogênicos, produção de matéria seca, níveis de reserva e potencial fotossintético.

2. Material e Métodos

O experimento foi desenvolvido em Casa de Vegetação da Unidade de Crescimento de Plantas do Departamento de Biologia Vegetal da UFV, no período de 08/03 a 14/05/99 . Sementes de capim-mombaça foram distribuídas em caixas de areia para germinação e, vinte dias após a emergência foram selecionadas plântulas vigorosas e uniformes, as quais foram transplantadas para vasos plásticos com capacidade para um quilo de solo, colocando-se uma planta por vaso. O solo utilizado foi um Latossolo Vermelho Escuro, textura argilosa, sendo suas características apresentadas no Quadro 1.

Quadro 1 – Características físicas e químicas do solo utilizado no ensaio.

Características	Valores
Químicas	
pH em água	5,9
Fósforo – mg.dm ⁻³	7,4
Potássio – mg.dm ⁻³	107,0
Alumínio – cmolc.dm ⁻³	0,0
Cálcio – cmolc.dm ⁻³	3,0
Magnésio – cmolc.dm ⁻³	1,1
H + Al – cmolc.dm ⁻³	3,3
CTC Efetiva – cmolc.dm ⁻³	4,37
CTC a pH 7 - cmolc.dm ⁻³	7,67
Soma de Bases - cmolc.dm ⁻³	4,37
Saturação de Bases - %	57,0
Saturação de Alumínio - %	0,0
Físicas	
Areia Grossa (%)	21,0
Areia Fina (%)	11,0
Argila (%)	45,0
Silte (%)	23,0

* Análise realizada no laboratório do Departamento de Solos da UFV

Antes do enchimento dos vasos, o solo foi enriquecido com 200 mg.dm⁻³ de fósforo usando-se superfosfato simples. Após o transplântio, fez-se a

fertilização nitrogenada e potássica, via solução nutritiva, correspondendo a 30 mg.dm⁻³ de N e K. Tal procedimento foi repetido semanalmente durante a condução do ensaio, sempre associado à irrigação diária dos vasos.

Aos 35 dias após a emergência, quando a maioria das plantas apresentavam três folhas verdes completamente expandidas, procedeu-se à imposição dos tratamentos. Nesta ocasião as plantas apresentavam de 8 a 9 perfilhos primários

Quatro intensidades de desfolha foram aplicadas ao perfilho principal das plantas: o controle, em que o perfilho principal foi mantido intacto; a desfolha superior, eliminando a lâmina foliar da folha adulta mais jovem; a desfolha inferior, que eliminou as lâminas foliares das duas folhas adultas mais velhas e a desfolha total, que eliminou toda a área foliar do perfilho principal. Em todos os tratamentos, inclusive no controle, a folha emergente do perfilho principal foi eliminada, e os demais perfilhos cortados a 10 cm do solo. A figura 1 ilustra o esquema de desfolhas.

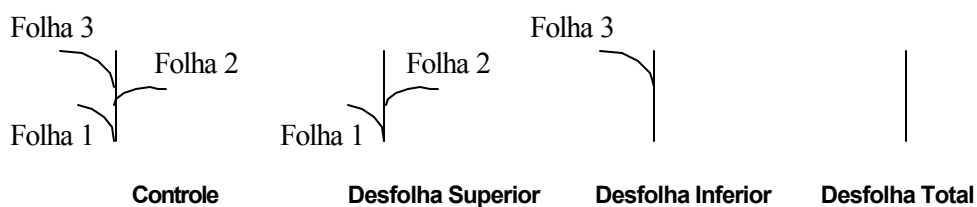


Figura 1 – Esquema de desfolhas impostas ao perfilho principal do capim-mombaça

Durante os 16 dias seguintes à aplicação dos tratamentos, foram avaliados, às idades de 2, 5, 9 e 16 dias, o peso do sistema radicular, o peso e a área de cada folha remanescente, a taxa de alongamento das novas folhas, bem como os índices instantâneos de crescimento: taxa de crescimento relativo (TCR), taxa assimilatória líquida (TAL) segundo RADFORD (1967), e a razão de área foliar (RAF = TCR/TAL).

Todo material colhido foi levado ao laboratório, separado e secado a 65°C em estufa de ventilação forçada por 72 horas. As lâminas foliares tiveram

sua área medida separadamente por nível de inserção em sistema de análise de imagem – DIAS (Digital Image Analysis Systems, Delta – T, Cambridge, Inglaterra), sendo em seguida colocada em estufa para secagem e obtenção dos respectivos pesos.

Foram observadas cinco repetições por tratamento, sendo utilizados, portanto, 80 vasos (4 desfolhas X 4 idades X 5 repetições) num delineamento inteiramente casualizado. Cinco outros vasos foram acrescentados para colheita ao tempo da imposição dos tratamentos, o dia zero.

No dia anterior à imposição dos tratamentos, mediu-se a taxa fotossintética de cada uma das quatro folhas do perfilho principal (as três completamente expandidas e a emergente) sob diferentes intensidades luminosas para se ajustar a curva de resposta a luz. As intensidades luminosas estabelecidas foram: 0, 250, 400, 500, 1300, 1700 e 2700 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; conseguidas mediante a colocação de grades metálicas, de malhas decrescentes, entre a fonte de luz e a câmara de troca gasosa, sendo a intensidade zero conseguida com o envolvimento da câmara em papel alumínio.

Às idades de 2, 6 e 13 dias após a desfolha, mediu-se a taxa fotossintética de cada folha sob a intensidade luminosa de 2700 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. As medições foram feitas entre 9 e 11:00 horas da manhã utilizando um analisador infravermelho de gases, CIRAS – 1 (PP Systems), com fonte de luz própria. Os dados obtidos foram ajustados à equação para estimativa das constantes: FS máxima, Respiração e Eficiência fotossintética:

$$Y = a * (1,0 - \exp(-b * (RFA/a))) - R$$

em que:

$$Y = \text{Taxa fotossintética } (\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1})$$

$$a = \text{Fotossíntese máxima } (\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1})$$

b = Eficiência fotossintética

$$RFA = \text{Radiação Fotossinteticamente Ativa } (\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1})$$

$$R = \text{Respiração } (\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1})$$

Também se dosou o teor de carboidratos não estruturais da base do colmo e das raízes, segundo SMITH (1969).

Os dados experimentais foram submetidos à análise estatística segundo o modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + D_i + I_j + DI_{ij} + E_{ijk}$$

em que:

Y_{ijk} = observação relativa ao k^o vaso da i^a desfolha na j^a idade;

μ = média geral;

D_i = efeito da i^a intensidade desfolha, $i = 1, 2, 3, 4$;

I_j = efeito da j^a idade, $j = 1, 2, 3, 4$;

DI_{ij} = interação da i^a intensidade de desfolha com a j^a idade;

E_{ijk} = erro experimental.

As comparações das médias de tratamentos foram feitas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

3. Resultados e Discussão

As condições do perfilho principal imediatamente após a desfolha são apresentadas no Quadro 2. Embora na desfolha inferior se tenha deixado apenas a folha adulta mais jovem (folha 3), sua área foliar foi praticamente a mesma das duas folhas mais velhas deixadas na desfolha superior. Este fato se explica pelo aumento do tamanho das folhas à medida que se eleva o nível de inserção durante a fase inicial de desenvolvimento (GOMIDE e GOMIDE, 2000).

Quadro 2 – Folhas e área foliar deixadas no perfilho principal após a desfolha.

Tratamentos	Folhas Deixadas*	Área Foliar	
		cm ²	%
Controle	1, 2, e 3	239	100
Desfolha Total	-----	0	0
Desfolha Inferior	3	110	46
Desfolha Superior	1 e 2	129	54

* sendo a folha 3 recém-expandida e a folha 1 a adulta mais velha.

Não foram observadas diferenças entre as folhas do perfilho principal quanto à taxa respiratória, ponto de compensação de luz, eficiência e fotossíntese máxima, apresentando a mesma curva de resposta à luz (Figura 2).

A fotossíntese máxima das folhas do perfilho principal (Figura 3) apresentou comportamento semelhante ao descrito na literatura, em que folhas mais jovens apresentam maior potencial de fixação relativamente às mais velhas (RYLE e POWELL, 1975; LUDLOW e WILSON, 1971; JEWISS e WOLEDGE, 1967). Assim, observaram-se taxas fotossintéticas máximas de 19,5; 22; 21 e 19,8 $\mu\text{mol de CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente, para a folha emergente e folhas 3, 2 e 1 (Figura 3), sem diferenças estatísticas ($P>0,05$). Em plantas de *Agropyron smithii*, PAINTER e DELTING (1981), constataram uma redução de 10% na taxa fotossintética líquida da folha recém-expandida de perfilhos intactos num intervalo de dez dias, evidenciando o efeito da idade da folha sobre seu potencial fotossintético.

Multiplicando-se a fotossíntese máxima (a 2700 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) das folhas por suas respectivas áreas, estimou-se o potencial de fixação de CO_2 por planta após o corte em: 1826; 957; 869 e 0 $\mu\text{mol de CO}_2\cdot\text{h}^{-1}$, respectivamente, para os tratamentos controle, desfolha superior, desfolha inferior e desfolha total.

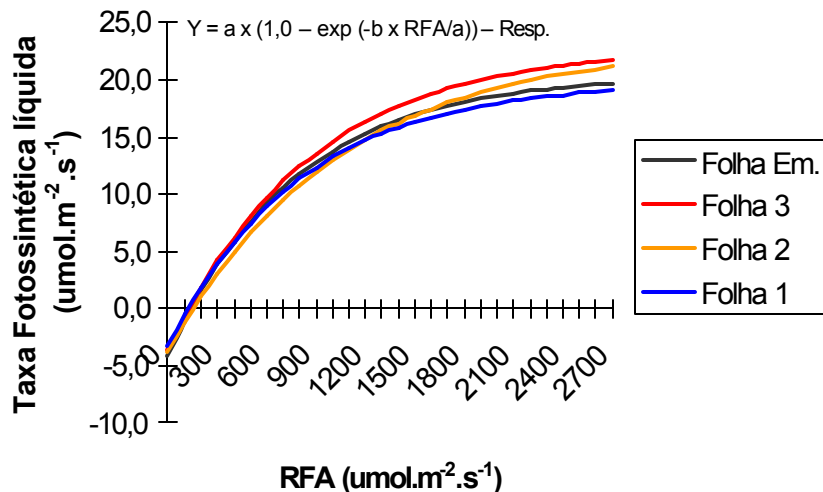


Figura 2 – Curva de resposta da fotossíntese à luz de folhas individuais do perfilho principal ao tempo do corte

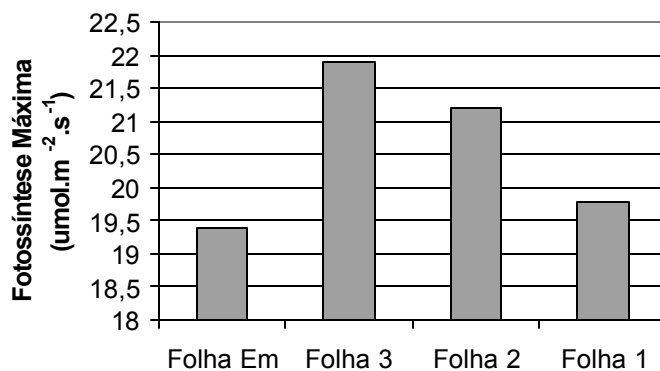


Figura 3 – Fotossíntese máxima das folhas do perfilho principal antes do corte

Nos dias seguintes à desfolha, observou-se aumento na taxa fotossintética máxima das folhas que escaparam ao corte (Figura 4). Este efeito foi também observado nas folhas das plantas controle. Já no segundo dia, a máxima taxa fotossintética havia aumentado 14, 20 e 38%, respectivamente, para as folhas 3, 2 e 1. Visto que a intensidade de desfolha não influenciou a magnitude do aumento, os dados representam a média dos valores para cada tipo de folha independentemente do tratamento. O

incremento prosseguiu até o sexto dia quando o percentual de aumento atingiu, respectivamente, 36, 31 e 37%. Estudos de desfolhas em azevém (*Lolium sp*) sugerem que o aumento na taxa fotossintética resulta de queda na resistência mesofílica à difusão do CO₂ (DEINUM, 1976; GIFFORD e MARSHALL, 1973). MARSHALL e SAGAR (1965) inferiram sobre a possibilidade do aumento na força dos novos drenos gerados pela desfolha em estimular um aumento da assimilação das folhas remanescentes. Realmente, existem fortes evidências de que a taxa fotossintética da folha é influenciada pela demanda de assimilados, e que se a demanda for baixa, o resultante acúmulo de açúcares ou amido na folha suprime a fotossíntese de maneira análoga à inibição de produtos finais nas reações bioquímicas.

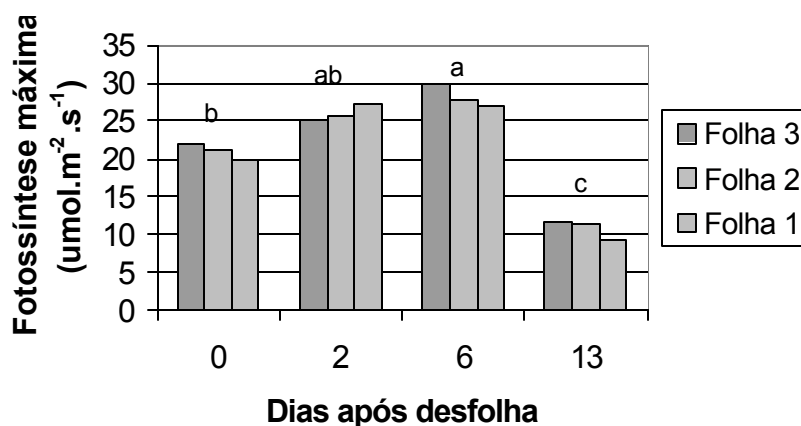


Figura 4 – Taxa fotossintética máxima das três folhas do perfilho principal, ao tempo da desfolha e nos dias seguintes durante a rebrotação - Letras distintas expressam variação significativa pelo teste Tukey (P<0,05)

Uma queda brusca ocorreu do sexto para o décimo terceiro dia, quando o índice caiu, em média, para apenas 51% do potencial observado antes do corte. Isto poderia ser atribuído ao aumento na idade das folhas como discutido anteriormente, bem como a uma maior competição por nutrientes, água e hormônios com as novas folhas (WAREING et al., 1968), uma vez que aos 16 dias de rebrota já se observava a presença de novas folhas tanto no perfilho principal como nos primários.

PAINTER e DELTING (1981) observaram aumento médio na taxa fotossintética líquida da folha mais jovem de *Agropyron smithii* de 106 e 114%, respectivamente, para as desfolhas moderada e severa nos dez dias posteriores à desfolha. DAVIES (1974), também sugere uma capacidade de aumento na atividade das folhas remanescentes de azevém perene que compensaria a perda de tecido foliar. Já RYLE e POWELL (1975) observaram redução de 5 a 10% na taxa fotossintética das duas folhas baixas de cevada, remanescentes ao corte, quando comparada com plantas controle.

O crescimento de novas folhas foi avaliado tanto de forma absoluta como em forma de taxas de crescimento relativo e de expansão da área foliar.

O peso de novas folhas (Quadro 3) aumentou ($P < 0,05$) com o avanço da rebrota. Diferença entre os tratamentos foi observada apenas para a desfolha total que foi inferior às demais. Entretanto, esta diferença não se refletiu em menor TCR de novas folhas (Quadro 4), nem em prejuízo para a taxa de aparecimento de folhas (dados não apresentados). Até certo ponto, este resultado contrasta com os dados de DAVIES (1974) que observou redução na taxa de aparecimento foliar com a remoção de todas as folhas e também das folhas superiores do perfilho de azevém perene, sendo a retirada das folhas superiores do perfilho a que mais afetou o aparecimento das folhas seguintes. Tal observação está de acordo com os relatos de WILLIAMS (1964) sobre a assimilação e translocação em gramíneas perenes, segundo os quais a preferência de translocação das folhas superiores é para o meristema e folhas em expansão, enquanto as folhas baixas translocam para as raízes. Porém, RYLE (1970) relata que no crescimento vegetativo de azevém perene, o meristema, os perfilhos e as raízes estão próximos da folha exportadora e podem ter igual acesso aos assimilados.

A não observância de comportamento semelhante no presente estudo pode ser devido a metodologia utilizada, em que as diferentes desfolhas foram aplicadas apenas ao perfilho principal, sendo todos os demais perfilhos cortados a 10 cm. Assim, o efeito das desfolhas pode ter sido diluído entre os demais perfilhos conforme demonstrado nos trabalhos de MATCHES (1966) e MARSHALL e SAGAR (1968).

Quadro 3 – Peso médio de novas folhas por planta em função dos tratamentos e das idades.

Tratamentos	Peso (g)	Idade (dias)	Peso (g)
Controle	2,40 A	2	0,35 D
Desf. Inferior	2,25 A	5	1,15 C
Desf. Superior	2,19 A	9	2,30 B
Desf. Total	1,86 B	16	4,88 A

Médias seguidas de letras distintas diferem pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

Os mais altos valores da TCR de novas folhas (Quadro 4) relativamente a TCR de toda a planta realçam a primazia da parte aérea por assimilados após o corte.

As plantas submetidas à desfolha total conseguiram, de certa forma, compensar o prejuízo para o crescimento em peso de novas folhas, revelando altas taxas de expansão da área foliar (Quadro 5) . Ao que tudo indica, este efeito foi devido ao aumento na RAF, uma vez que não foram observadas diferenças na taxa de alongamento foliar após o corte (dados não mostrados). Realmente, maiores valores da RAF às idades de 9 e 16 dias foram observados em plantas sob desfolha total, como será visto adiante. Este mecanismo garantiu às plantas sob desfolha total área foliar semelhante aos demais tratamentos aos 16 dias de rebrota: 1319, 1259, 1145 e 1187 cm² , respectivamente, para o controle, desfolha total, desfolha superior e desfolha inferior. Em plantas de capim-colonião, DIAS FILHO et al. (1996) observaram aumento da RAF em resposta ao sombreamento, como forma de minimizar o prejuízo para a TCR.

Quadro 4 - Taxa de Crescimento Relativo ($g \cdot g^{-1} \cdot dia^{-1}$) de novas folhas do perfilho principal e dos perfilhos primários.

Tratamentos	Perfilho Principal	Perfilhos Primários
Desf. Total	0,185	0,208
Controle	0,159	0,206
Desf. Superior	0,158	0,187

Quadro 5 – Taxa de expansão da área foliar ($\text{cm}^2.\text{dia}^{-1}$) do perfilho principal e de toda a planta durante os 16 dias de rebrota.

Tratamentos	Perf. Principal	Planta toda
Desf. Total	16,6 A	80,6 A
Desf. Inferior	16,2 AB	67,6 AB
Controle	14,0 AB	66,0 AB
Desf. Superior	12,2 B	62,0 B

Médias seguidas de letras distintas diferem pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

Verificou-se a interação intensidade de desfolha e idade de rebrota sobre a evolução do sistema radicular da gramínea (Figura 5). O sistema radicular cresceu linearmente durante os primeiros 16 dias de rebrota, segundo coeficientes lineares de 0,056 e 0,136 g/dia em plantas submetidas à desfolha total e qualquer um dos demais tratamentos, respectivamente. A mais baixa taxa de crescimento do sistema radicular das plantas sob desfolha total é consistente com seus teores de carboidratos totais não estruturais (CTNE) mais baixos.

A inexistência de diferenças de resposta de crescimento do sistema radicular às desfolhas superior e inferior do perfilho principal relativamente ao controle, permite concluir que a manutenção de 50% da área foliar do perfilho principal foi suficiente para garantir, ou pelo menos não comprometer o crescimento do sistema radicular. Tal observação é consistente com relatos de alocação de fotoassimilados para o sistema radicular (MARSHALL e SAGAR, 1965; RYLE e POWELL, 1975; FRANKOW-LINDBERG, 1997; DE VISSER et al., 1997).

O menor incremento observado sob a desfolha total reflete o comprometimento do sistema radicular das plantas sob este regime de desfolha ao final dos 16 dias de rebrotação (Figura 5). Assim, embora o corte, tenha eliminado a maior parte da área foliar da planta, mesmo no tratamento controle, a pouca área foliar remanescente foi efetiva em dar suporte ao crescimento radicular.

Após o corte há uma diminuição na translocação de assimilados para as raízes (MARSHALL e SAGAR, 1965; RYLE e POWELL, 1975; FRANKOW-LINDBERG, 1997; DE VISSER et al., 1997) em prol da pronta recuperação da área foliar. Para DONAGHY e FULKERSON (1998) é importante que, após o

corde, as raízes tenham menor prioridade em relação ao crescimento foliar a fim de restabelecer a capacidade fotossintética da planta e evitar o esgotamento das reservas.

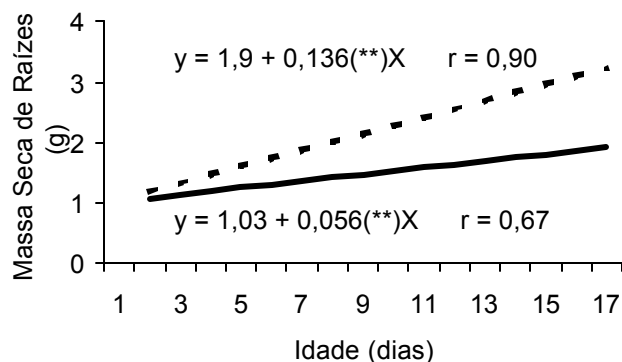


Figura 5 – Massa seca de raízes nos tratamentos controle, desfolha superior e inferior (-----) e desfolha total (—) durante o período de rebrota

Os resultados obtidos no presente estudo evidenciam que, a falta inicial de assimilados da fotossíntese após a desfolha total, comprometeu o crescimento radicular. Nos demais tratamentos a pronta disponibilidade de assimilados fotossintéticos teria permitido translocação mais precoce para as raízes, ou possibilitado a elas uma menor concorrência pelas reservas. Em plantas de trevo branco submetidas a duas intensidades de desfolha, FRANKOW-LINDBERG (1997) observou maior exportação para o ápice às custas do estolão principal, quando se deixou apenas uma folha expandida. DE VISSER et al., (1997) encontraram que após uma semana de rebrota, os fotoassimilados responderam por 90% da matéria seca presente na zona de alongamento foliar de azevém perene.

A taxa de crescimento relativo do sistema radicular das plantas totalmente desfolhadas foi apenas 50% daquela observada para os demais tratamentos ($0,06 \times 0,03 \text{ g.g}^{-1}.\text{dia}^{-1}$).

Como neste estudo foram dadas boas condições de crescimento às plantas (água e nutrientes), o prejuízo para a rebrotação, embora perceptível, como será visto a partir de outras variáveis, poderia ser ainda mais acentuado.

Isto realça a importância da adoção de manejos que atendam as exigências das plantas forrageiras para uma boa recuperação.

Os valores para os índices TCR, TAL e RAF, apresentados no Quadro 6, resultam da média dos cinco vasos de cada tratamento, pois dada a presença de apenas uma planta por vaso, este procedimento possibilitou melhor ajuste das equações de peso e área foliar em relação às idades.

A taxa de crescimento relativo aumentou nas idades intermediárias, devido ao aumento na área foliar, que pode ser creditado ao aumento na RAF (Quadro 6). Entretanto, devido ao aumento substancial do peso de toda a planta aos 16 dias a RAF tendeu a cair, provocando redução na TCR. Na desfolha total, a RAF se manteve alta até os 16 dias. Tal fato pode ser explicado pelo menor peso total das plantas deste tratamento, relativamente aos demais tratamentos, bem como pelo maior investimento na expansão da área foliar (Quadro 5).

O comportamento da TCR foi mais afetado pela variação em RAF do que pela TAL, concordando com POORTER et al. (1989) e diferindo de GOMIDE e GOMIDE (1999) que estudando o crescimento ininterrupto de cultivares de *Panicum maximum*, atribuíram igual importância a TAL e a RAF na determinação da TCR. Por outro lado, COSTA et al., (1997) observaram que a TCR de feijão-fava esteve mais relacionada à TAL.

O mais baixo valor da TAL, observado no início da rebrota (2 dias) das plantas totalmente desfolhadas se explica pela quase ausência de área foliar nestas plantas, fato que também levou a um baixo valor de RAF e, conseqüentemente, a um comprometimento da TCR. RYLE e POWELL (1975) não observaram diferença na TCR de plantas de cevada parcialmente desfolhadas e aquelas mantidas intactas. Por sua vez, DAVIES (1974), avaliando a remoção de diferentes folhas dos perfilhos de avezelem perene, observou comprometimento da TCR apenas quando da remoção de todas as folhas do perfilho.

Quadro 6 – Valores instantâneos para Taxa de Crescimento Relativo (TCR), Taxa Assimilatória Líquida (TAL) e Razão de Área Foliar (RAF) dos tratamentos durante a rebrota.

Tratamentos	Idade (dias)			
	2	5	9	16
	TCR (g.g ⁻¹ .dia ⁻¹)			
Controle	0,079	0,087	0,087	0,073
Desf. Total	0,017	0,065	0,095	0,091
Desf. Superior	0,066	0,085	0,091	0,079
Desf. Inferior	0,055	0,082	0,092	0,082

	TAL (g.m ⁻² .dia ⁻¹)			
Controle	9,5	7,8	7,7	9,1
Desf. Total	5,0	7,3	7,8	8,0
Desf. Superior	9,8	8,4	8,4	10,0
Desf. Inferior	9,3	8,3	8,5	10,0
	RAF (m ² .Kg ⁻¹)			
Controle	8,3	11,0	11,0	8,0
Desf. Total	3,4	9,0	12,0	11,0
Desf. Superior	6,7	10,0	10,0	8,0
Desf. Inferior	5,9	10,0	10,0	8,0

Neste estudo também não se observou diferença ($P>0,05$) na TCR de plantas submetidas às desfolhas superior e inferior e as plantas controle.

O aumento da TAL nas idades seguintes, após a desfolha total, decorreu do aumento progressivo da área foliar até os 16 dias. Nos demais tratamentos, os valores de TAL ficaram praticamente estáveis ao longo do período de rebrota estudado, demonstrando que o crescimento da nova área foliar, de alta eficiência assimilatória (WOLEDGE e LEAFE, 1976; PARSONS et al., 1983) compensou o aumento total de peso da planta, já que este índice é o resultado do balanço entre fotossíntese e respiração (LAMBERS et al., 1989).

O teor de carboidratos totais não estruturais na base do colmo foi influenciado pelos tratamentos ($P<0,05$) e pela idade de rebrota ($P<0,05$) (Quadro 7), não sendo observada interação destes fatores. Nota-se queda acentuada no teor desta substância logo no segundo dia de rebrota, com recuperação a partir do quinto dia, sem contudo restabelecer os teores iniciais após 16 dias, principalmente sob a desfolha total (Figura 6). FULKERSON e SLACK (1994) relatam ação dos carboidratos de reserva na rebrota de azevém perene até o sexto dia, momento em que se completou a expansão da primeira folha. Em capim-jaraguá BOTREL e GOMIDE (1981) também observaram ocorrência dos mais baixos teores dos carboidratos totais não estruturais entre o 2º e o 7º dia após a desfolha. Da mesma forma, VOLENEC (1986) observou uma queda dos carboidratos totais não estruturais da base do colmo de *Festuca arundinacea* durante os primeiros quatro dias de rebrota. Redução nos teores de carboidratos solúveis logo após o corte, é relatada também por SCHNYDER e DE VISSER (1999) em plantas de azevém perene. Porém, segundo esses autores, a participação desses compostos no crescimento dos perfilhos foi mínima após o primeiro dia de rebrota.

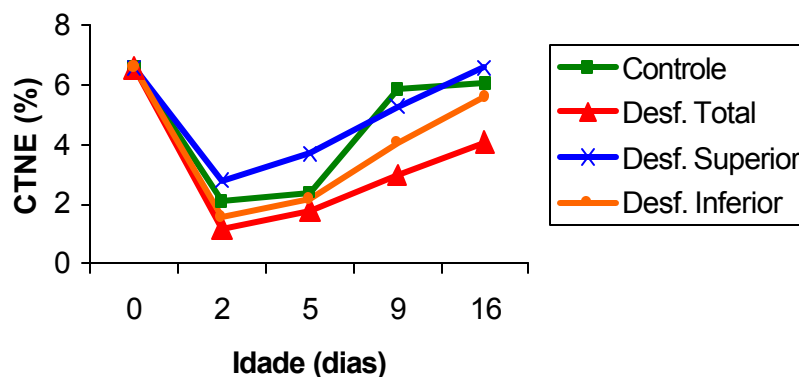
A redução do teor de CTNE ocorreu independentemente dos tratamentos de desfolha, mas foi mais intensa sob desfolha total relativamente à desfolha superior e ao controle. O fato da redução ter ocorrido em todos os tratamentos indica que os assimilados gerados não foram suficientes para suprir o crescimento de novas folhas e a respiração da planta. Embora não se tenha avaliado a efetiva participação dos carboidratos na formação de novas estruturas, a redução observada após o corte, é sem dúvida, um indício de sua contribuição para a manutenção da planta após o corte.

Figura 6 – Teores médios de carboidratos totais não estruturais (CTNE) da base do colmo ao longo do período de rebrota em função das desfolhas

Quadro 7 – Teores de carboidratos totais não estruturais (CTNE) na base do colmo, em função das desfolhas e da idade de rebrota.

Idade (dias)	CTNE (%)	Tratamento	CTNE (%)
0	6,6*	Desf. Superior	4,6 A
2	1,9 C	Controle	4,1 AB
5	2,5 C	Desf. Inferior	3,4 B
9	4,6 B	Desf. Total	2,5 C
16	5,7 A		

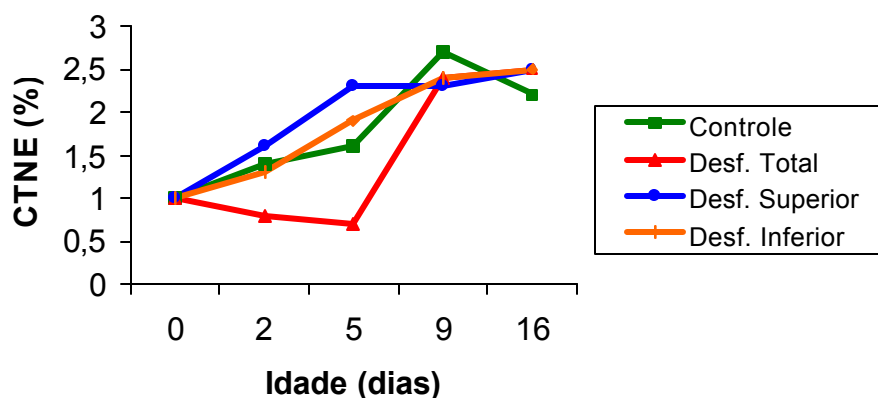
Médias seguidas de letras distintas diferem pelo teste Tukey (P<0,05).



* Valor médio no momento do corte

Em capim-colonião, a recuperação das reservas de carboidratos não estruturais após o corte tem sido observada por volta do 21º dia de rebrota (GOMIDE e ZAGO, 1980; NASCIMENTO et al., 1980) atingindo teores ligeiramente mais elevados do que os desse estudo. Além da espécie, esta diferença poderia estar relacionada à metodologia, uma vez que no presente estudo, a desfolha se deu no início do desenvolvimento das plantas, por volta do 35º dia após a emergência das plantas.

As raízes apresentaram baixos teores de carboidratos de reserva (Figura 7). Esta observação é consistente com o relato da literatura, de que em gramíneas o principal órgão de reserva é a base do colmo (DAVIES, 1974; WHITE, 1973; NASCIMENTO et al., 1980). Observa-se o efeito da idade sobre



o teor de CTNE das raízes como observado para a base do colmo. Porém, apenas na desfolha total ocorreu redução no teor de CTNE das raízes às idades de 2 e 5 dias após o corte, sendo que, ao contrário do observado para a base do colmo, aos 16 dias já havia igualdade entre os tratamentos (Figura 7). Esta observação poderia indicar uma contribuição das reservas das raízes sob condições de desfolha mais drástica. Entretanto, como o valor médio no momento do corte era de apenas 1,0%, parece mais plausível considerar estes baixos valores como um maior prejuízo ao desenvolvimento das raízes sob a desfolha mais intensa, conforme se observa na Figura 5.

Segundo DAVIDSON e MILTHORPE (1966), MARSHALL e SAGAR (1965) e RYLE e POWELL (1975), o carbono das raízes não é translocado, sendo utilizado para respiração e recuperação do estresse causado pelo corte. Da mesma forma, segundo DAVIES (1988), não há evidências da translocação de carbono das raízes para os pontos de crescimento após desfolha em gramíneas não rizomatosas. Entretanto, JOHANSSON (1993), estudando a distribuição de carbono durante a rebrota de *Festuca pratensis*, relata translocação tanto da base do colmo como das raízes.

Figura 7 - Teores médios de carboidratos totais não estruturais (CTNE) das raízes ao longo do período de rebrota em função das desfolhas

Estudando a importância das reservas de carboidratos solúveis na rebrota de azevém perene, DONAGHY e FULKERSON (1997) observaram maiores reduções destes compostos à medida que se aumentou a frequência das desfolhas. O mesmo comportamento foi observado por SLACK et al., (2000) estudando a rebrotação de *Bromus willdenowii* e *Lolium perenne*.

Uma desfolha mais intensa, em que se elimina grande quantidade de área foliar, levando a uma maior redução da capacidade fotossintética, torna a rebrota mais dependente das reservas. No presente estudo avaliou-se a variação da intensidade de desfolha do perfilho principal apenas, sendo os demais perfilhos cortados. Assim, o efeito da desfolha do perfilho principal não pôde ser observado com clareza. De qualquer forma, observou-se que as plantas submetidas à desfolha total apresentaram teor de CTNE inferior àquelas submetidas aos demais tratamentos.

4. Conclusões

As três folhas adultas do perfilho principal não diferiram quanto sua fotossíntese máxima, que experimentou aumento nos primeiros dias após a desfolha e queda acentuada já no 13º dia.

A desfolha total da planta comprometeu seu sistema radicular e sua concentração de CTNE.

A presença de um perfilho intacto, ou apenas parcialmente desfolhado, favoreceu a pronta recuperação da planta após desfolha.

5. Referências

- BOTREL, M.A., GOMIDE, J.A. Importância do teor de carboidratos de reserva e da sobrevivência dos meristemas apicais para a rebrota do capim-jaraguá (*Hyparrhenia rufa*). **R. Soc. Bras. Zoot.**, 10(3): 411-426. 1981.
- BROUGHAM, R. W. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. **Aust. J. Agr. Research**, 7 (5): 377 – 387. 1956.
- COSTA, L.C., MORRISON, J., DENNETT, M. Effects of the weather on growth and radiation intercepted by Faba bean. **Pesq. Agrop. Bras.**, 32 (3): 277-81. 1997.
- DAVIDSON, J. L., MILTHORPE, F. L. The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. **Annals of Botany**, 30 (118) 185 – 198. 1966.
- DAVIES, A. The regrowth of grass swards. In: JONES, .M.B., LAZENBY, A. **The grass crop**. p.85-127. 1988.
- DAVIES, A . Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. **J. Agric. Sci** 82: 165 – 172. 1974.
- DE VISSER, R., VIANDER, H., SCHNYDER, H. Kinetics and relative significance of remobilized and current C and N incorporation in leaf and root growth zones of *Lolium perenne* after defoliation: assessment by ¹³C and ¹⁵N steady-state labelling. **Plant, Cell and Environment**, 20: 37-46. 1997.
- DEINUM, B. Photosynthesis and sink size: An explanation for the low productivity of grass

- sward in autumn. **Neth. J. Agr. Sci.** 24: 238-246. 1976.
- DELTING, J.K., DYER, M.I., WINN, D.T. Net photosynthesis, root respiration and regrowth of *Bouteloua gracilis* following grazing. **Oecologia**, 41, 127-134. 1979.
- DIAS FILHO, M.B., CHAGAS JR, A.F., CARVALHO, C.J.R. Respostas morfológicas de *Panicum maximum* a diferentes condições de luminosidade. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 33, 1996, Fortaleza. Anais... Fortaleza: SBZ, 1996, p. 62-64.
- DONAGHY, D. J., FULKERSON, W. J. The importance of watersoluble carbohydrate reserves on regrowth and root growth of *Lolium perenne*. **Grass and Forage Sci.**, 52 (4) : 401 – 407. 1997.
- DONAGHY, D. J., FULKERSON, W. J. Priority for allocation of water-soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. **Grass and Forage Sci.**, 53(3): 211-218. 1998.

- FRANKOW-LINDBERG, B.E. Assimilate partitioning in three white clover cultivars in the autumn, and the effect of defoliation. **Annals of Botany**, 79: 83-87. 1997.
- FULKERSON, W. J., SLACK, K. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 2 – Effect of water soluble carbohydrate, and senescence. **Grass and Forage Sci.**, 50 (1): 16–20. 1995.
- GIFFORD, R.M., MARSHALL, C. Photosynthesis and assimilate distribution of *Lolium multiflorum* Lam. Following differential tiller defoliation. **Aust. J. Biol. Sci.** 26: 517-526. 1973.
- GOMIDE, C.A.M., GOMIDE, J.A. Análise de crescimento de cultivares de *Panicum maximum*. **Rev. Bras. Zootec.**, 28 (4): 675–680. 1999.
- GOMIDE, C. A., GOMIDE, J. A . Morfogênese de cultivares de *Panicum maximum*. **Rev. Bras. Zootec**, 29 (2): 341–348. 2000.
- GOMIDE, J. A ., ZAGO, C. P. Crescimento e recuperação do capim-colonião após corte. **R. Soc. Bras. Zootec.** 9 (2): 293 – 305. 1980.
- HODGKINSON, K. C. The utilization of root organic compound during regrowth of lucerne. **Austr. J. Biol. Sci.**, 22 (5): 1113 – 1123. 1969.
- JEWISS, O.R., WOLEDGE, J. The effect of age on the rate of apparent photosynthesis in leaves of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) **Annals of Botany**, 31(124): 661-671. 1967.
- JOHANSSON, G. Carbon distribution in grass (*Festuca arundinacea*) during regrowth after cutting – Utilization of stored and newly assimilated carbon. **Plant and Soil** 151 (1): 11 – 20. 1993.
- LAMBERS, H., FREIDJSEN, N., POORTER, H. Analysis of growth based on net assimilation rate and nitrogen productivity. Their physiological background. In: Lambers, H. et al. **Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants**. Hauge: Netherlands. p.1-17, 1989.
- LUDLOW, M.M., WILSON, G.L. Photosynthesis of tropical pasture plants. III Leaf age. **Aust. J. Biol. Sci.**, 24, 1077-1087. 1971.
- MARSAHLL, C., SAGAR, G. R. The interdependence of tillers in *Lolium multiflorum* : A quantitative assessment. **J. Exp. Botanny** 19 (61): 785–794. 1968.
- MARSAHLL, C., SAGAR, G. R. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in

Lolium multiflorum. **Annals of Botany**, 29 (115): 365–372. 1965.

- MATCHES, A . G. Influence of intact tillers and height of stuble on growth responses of tall fescue. (*Festuca arundinacea*) . **Crop Sci.**, 6 (5): 484 – 487. 1966.
- NASCIMENTO, M.P.S.C.B., NASCIMENTO, H.T.S., GOMIDE, J.A. Alguns aspectos morfológicos de três gramíneas de clima tropical. **R. Soc. Bras. Zootec.**, 9(1): 142-158. 1980.
- PARSONS, A . J., LEAFE, E. F., COLLET, B. et al. The physiology of grass production under grazing: 1 – Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously grazed sward. **J. Appl. Ecology** 20 (1): 117-26. 1983.
- PAINTER, E.L., DELTING, J.K. Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass. **Journal of Range Management**, 34(1): 68-71. 1981.
- POORTER, H. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: Lambers, H. et al. **Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants**. Hauge: Netherlands. p.45-67. 1989.
- RADFORD, P.J. Growth analysis formulae: their use and abuse. **Crop Sci**, 7(3): 171-175. 1967.
- RICHARDS, J.H. Physiology of plants recovering from defoliation. In: Baker, M.J. **Grassland for our world**. SIR Publishing, Wellington, 46-54. 1993.
- RYLE, G. J. A . Distribution pattern of assimilated ¹⁴C in vegetative and reproductive shoots of *Lolium perenne* and *L. tumulentum*. **Annals Appl. Biol.** 66 : 155 – 167. 1970.
- RYLE, G. J. A., POWELL, C. E. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant : The role of current assimilate. **Annals of Botany**, 39 (160): 297 – 310. 1975.
- SCHNYDER, H., DE VISSER, R. Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. **Plant Physiology**, 119: 1423-1435. 1999.
- SLACK, K., FULKERSON, W.J., SCOTT, J.M. Regrowth of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) in response to temperature and defoliation. **Aust. J. Agric. Res.**, 51, p.555-561. 2000.
- SMITH, D. **Removing and analyzing total non structural carbohydrates from plant tissue**. Research report n° 41. Wisconsin, 11 p. 1969.

- SMITH, L.H., MARTEN, G.C. Foliar regrowth of alfalfa utilizing ¹⁴C-labeled carbohydrates stored in roots. **Crop Sci.**, 10(2): 146-150. 1970.
- VOLENEC, J.J. Nonstructural carbohydrates in stem base components of tall fescue during regrowth. **Crop Sci.**, 26: 122-127. 1986.
- WAREING, P.F., KHALIFA, M.M., TREHARNE, K.M. Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. **Nature**, London. 220: 453-457. 1968.
- WARD, C.Y., BLASER, R.E. Carbohydrates food reserves and leaf area in regrowth of orchardgrass. **Crop Sci.**, 1(5): 366-370. 1961.
- WHITE, L. Carbohydrates reserves of grasses: a review. **Journal of range management**, 26(1): 13-18. 1973.
- WILLIAMS, R.D. Assimilation and translocation in perennial grasses. **Annals of Botany**, 28(11): 419-429. 1964.
- WOLEDGE, J., LEAFE, E.L. Single leaf and canopy photosynthesis in a ryegrass sward. **Annals of Botany**, 40(68): 773-783. 1976.