**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Morfogênese e estrutura do dossel de pastos de capim-marandu submetidos à
lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes**

Lilian Elgalise Techio Pereira

**Dissertação apresentada para obtenção do Título de Mestre
em Agronomia. Área de concentração: Ciência Animal e
Pastagens**

**Piracicaba
2009**

Lilian Elgalise Techio Pereira
Zootecnista

**Morfogênese e estrutura do dossel de pastos de capim-marandu submetidos à lotação
contínua e ritmos morfogênicos contrastantes**

Orientador:
Prof. Dr. **SILA CARNEIRO DA SILVA**

Dissertação apresentada para obtenção do Título de
Mestre em Agronomia. Área de concentração:
Ciência Animal e Pastagens

**Piracicaba
2009**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Pereira, Lilian Elgalise Techio

Morfogênese e estrutura do dossel de pastos de capim-marandu submetidos à lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes / Lilian Elgalise Techio Pereira. - - Piracicaba, 2009.

111 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2009.
Bibliografia.

1. Capim marandu 2. Morfogênese vegetal 3. Nitrogênio 4. Pastagens 5. Pastejo - Manejo
I. Título

CDD 633.2
P455m

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

DEDICO

Aos meus pais *Lucia Helena Techio Pereira* e *Valderi Medeiros Pereira*
e ao meu irmão *Patrick Valdierri Techio Pereira*,
que sempre estiveram comigo em todas as conquistas,
que me apoiaram nos momentos difíceis,
que me ajudaram a perseverar em meus anseios
e a vencer a distância e a saudade...

OFEREÇO

A todos os amigos que passaram pela minha vida, seja por um momento sequer, ofereço as palavras de Vinícius de Moraes:

*“ Tenho amigos que não sabem o quanto são meus amigos.
Não percebem o amor que lhes devoto e a absoluta necessidade que tenho deles.
A amizade é um sentimento mais nobre do que o amor, eis que permite que o objeto dela se divida em outros afetos, enquanto o amor tem intrínseco o ciúme, que não admite a rivalidade.
E eu poderia suportar, embora não sem dor, que tivessem morrido todos os meus amores, mas enlouqueceria se morressem todos os meus amigos!*

*Até mesmo aqueles que não percebem o quanto são meus amigos e o quanto minha vida depende de suas existências A alguns deles não procuro, basta-me saber que eles existem.
Esta mera condição me encoraja a seguir em frente pela vida.*

*Mas, porque não os procuro com assiduidade, não posso lhes dizer o quanto gosto deles.
Eles não iriam acreditar. Muitos deles estão lendo esta crônica e não sabem que estão incluídos na sagrada relação de meus amigos.*

*Mas é delicioso que eu saiba e sinta que os adoro, embora não declare e não os procure.
E às vezes, quando os procuro, noto que eles não tem noção de como me são necessários, de como são indispensáveis ao meu equilíbrio vital, porque eles fazem parte do mundo que eu, tremulamente, construí e se tornaram alicerces do meu encanto pela vida.*

*Se um deles morrer, eu ficarei torto para um lado. Se todos eles morrerem, eu desabo!
Por isso é que, sem que eles saibam, eu rezo pela vida deles. E me envergonho, porque essa minha prece é, em síntese, dirigida ao meu bem estar. Ela é, talvez, fruto do meu egoísmo.*

Por vezes, mergulho em pensamentos sobre alguns deles. Quando viajo e fico diante de lugares maravilhosos, cai-me alguma lágrima por não estarem junto de mim, compartilhando daquele prazer ... Se alguma coisa me consome e me envelhece é que a roda furiosa da vida não me permite ter sempre ao meu lado, morando comigo, andando comigo, falando comigo, vivendo comigo, todos os meus amigos, e, principalmente os que só desconfiam ou talvez nunca vão saber que são meus amigos!

A gente não faz amigos, reconhece-os.”

AGRADECIMENTOS

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP) e a coordenação do Programa de Pós Graduação em Ciência Animal e Pastagens pela oportunidade de realização do curso.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa.

Ao Prof. Dr. Sila Carneiro da Silva, pela orientação, ensinamentos, pela imensa paciência e dedicação, meu sincero reconhecimento e admiração.

Aos professores do Departamento de Zootecnia pela amizade, conselhos, contribuições no desenvolvimento das disciplinas e pelos ensinamentos transmitidos.

Aos colegas e estagiários do Laboratório de Plantas Forrageiras pelas conversas, momentos de descontração, troca de experiências, enfim, pelo convívio e grande amizade.

Ao grupo de trabalho, carinhosamente apelidado de “*Serial Tillers*”: Priscila, Vitor, Fabio e Adenilson, pelas brincadeiras, conversas, discussões e parceria inigualável durante a condução do experimento e aos estagiários: Igor, Rogério, Daiane e Ricardo, pela valiosa ajuda durante o período experimental.

As amigas, moradoras e ex-moradoras da “Toca da Coruja”: Andes (Tamires), Bandida (Michele), K-putino (Vanessa), Super-Pop (Liliane) e Cervicin (Ana Luiza) e a agregada Simone, pela compreensão após os dias de trabalho, pela companhia aos finais de semana, pelas valiosas “discussões de relação” e pelo aprendizado durante nossa convivência.

Finalmente à pessoas muito especiais, as quais não posso deixar de agradecer e ressaltar a imensa alegria que sinto por terem feito parte da minha vida: Priscila de Mesquita, pela sua paciência e imenso coração minha grande admiração e carinho; Jakeline Romero, Carolina Guimarães, Felipe Tonato, Carolina dos Santos, Jorge Portela, Márcio Lara, Diego Pequeno, Leandro Barbero, Veridiana Limão, aos amigos da “República Viola Quebrada”, Renata La Guardia Nave, Júlio Trindade, Karine Pena, Márcia Silveira. Em especial a dois grandes amigos: Salim Jacaúna de Souza Junior e Adenilson José Paiva, pelo grande apoio em todos os momentos, meu sincero agradecimento.

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.”

José de Alencar

“Construí amigos, enfrentei derrotas, venci obstáculos, bati na porta da vida e disse-lhe: Não tenho medo de vivê-la.”

Augusto Cury

SUMÁRIO

RESUMO.....	13
ABSTRACT	15
1 INTRODUÇÃO	17
1.1 Fluxo de energia no ecossistema pastoril	18
1.2 Crescimento como resultado da dinâmica da população.....	20
1.3 Crescimento em nível de planta: morfogênese.....	23
1.4 Desenvolvimento do perfilho como resultado do fluxo celular	27
1.5 Hipótese.....	34
1.6 Objetivos.....	35
Referências	35
2 ESTRUTURA DO DOSSEL FORRAGEIRO DE PASTOS DE CAPIM-MARANDU SUBMETIDOS A LOTAÇÃO CONTÍNUA E RITMOS MORFOGÊNICOS CONTRASTANTES.....	41
Resumo	41
Abstract.....	41
2.1 Introdução.....	42
2.2 Material e métodos	44
2.3 Resultados.....	51
2.3.1 Massa de forragem e índice de área foliar	51
2.3.2 Densidade volumétrica total e dos componentes morfológicos do pasto (kg/ha.cm de MS).....	53
2.3.3 Distribuição espacial da densidade volumétrica (kg/ha.cm de MS).....	56
2.3.4 Estrutura do dossel	58
2.4 Discussão	60
2.5 Conclusão	64
Referências	64
3 RESPOSTAS MORFOGÊNICAS E ESTRUTURAIS DE PASTOS DE CAPIM- MARANDU MANEJADOS SOB LOTAÇÃO CONTÍNUA E RITMOS MORFOGÊNICOS CONTRASTANTES.....	69
Resumo	69
Abstract.....	69
3.1 Introdução.....	70
3.2 Material e métodos	72
3.3 Resultados.....	80
3.3.1 Características Morfogênicas:	80
3.3.1.1 Taxa de aparecimento de folhas (folha/perfilho.dia).....	80
3.3.1.2 Filocrono (dias/folha)	81
3.3.1.3 Taxa de alongamento de folhas (cm/perfilho.dia).....	82
3.3.1.4 Taxa de alongamento de colmos (cm/perfilho.dia)	82
3.3.1.5 Duração de vida das folhas (dias/folha)	83
3.3.1.6 Taxa de senescência (cm/perfilho.dia)	84

3.3.2 Características Estruturais	85
3.3.2.1 Número de folhas por perfilho	85
3.3.2.2 Comprimento final das folhas expandidas (cm)	87
3.3.2.3 Comprimento de colmo (cm)	88
3.3.2.4 Densidade populacional de perfilhos (perfilhos/m ²)	89
3.3.2.5 Relação comprimento de folha desfolhada/comprimento de folha intacta (%)	90
3.3.2.6 Relação Senescência/Crescimento (%)	92
3.4 Discussão	93
3.5 Conclusão	102
Referências	103
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	107
Referências	109
5 CONCLUSÕES	111

RESUMO

Morfogênese e estrutura do dossel de pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes

A produtividade passível de ser obtida em sistemas de produção baseados em pastagens depende de estratégias de manejo do pastejo compatíveis com o ritmo de desenvolvimento das plantas. Para tanto, é necessário o conhecimento das respostas de plantas individuais às práticas agronômicas adotadas e seus reflexos sobre a estrutura do dossel. O objetivo deste experimento foi avaliar a morfogênese e a estrutura do dossel, assim como seus padrões de variação ao longo do ano, em pastos de capim-marandu mantidos a 30 cm de altura por meio de lotação contínua e submetidos a ritmos morfogênicos contrastantes criados por meio do uso de adubação nitrogenada. Os tratamentos corresponderam ritmos morfogênicos contrastantes criados por meio da aplicação de três doses de nitrogênio (150, 300 e 450 kg/ha de N) mais o controle (sem adubação), e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 1200 m²) segundo um delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições. Foram avaliadas as seguintes variáveis-resposta de janeiro de 2007 a abril de 2008: densidade volumétrica total (DVT) e dos componentes morfológicos do pasto, distribuição espacial da densidade volumétrica e estrutura do dossel, taxa de aparecimento (TApF) e alongamento de folhas (TAIF), taxa de alongamento de colmos (TAIC), duração de vida das folhas (DVF), comprimento final das folhas expandidas (CFF) e dos colmos (CC), densidade populacional de perfilhos basais (DPPb) e aéreos (DPPa). A aceleração do ritmo morfogênico dos pastos resultou em aumentos de DVT, particularmente na densidade volumétrica de folhas e de colmos. Essas respostas foram mediadas pela aceleração da renovação de tecidos em perfilhos individuais, representadas por aumentos em TApF e TAIF, e pela aceleração na dinâmica de renovação de perfilhos no pasto, resultando em maiores valores de DPPa e DPPb. Essas respostas se refletiram de forma marcante sobre o fluxo de crescimento relativamente ao fluxo de senescência. Isso indica a possibilidade de aumentar a eficiência de utilização dos pastos por meio do uso racional de práticas agronômicas que acelerem o ritmo morfogênico das plantas, já que as respostas demonstraram uma natureza compensatória como forma de manter as características estruturais dos perfilhos e do dossel relativamente estáveis, sendo as diferenças função apenas das variações estacionais em condições climáticas.

Palavras-chave: *Brachiaria brizantha*; Fluxo de tecidos; Manejo do pastejo; Nitrogênio

ABSTRACT

Morphogenesis and sward structure of continuously stocked marandu palisadegrass subjected to contrasting morphogenetic rhythms

Productivity of pastoral systems of animal production depends on the use of grazing management strategies that are compatible with the growth rhythm of plants. In that context, knowledge regarding the response of individual plants to management practices used and their consequences to sward structure is necessary. The objective of this experiment was to evaluate the morphogenetic responses and sward structure, as well as their patterns of change throughout the year, of continuously stocked marandu palisadegrass swards maintained at 30 cm and subjected to contrasting morphogenetic rhythms created by nitrogen fertilisation use. Treatments corresponded to three nitrogen application rates (150, 300 e 450 kg/ha de N) plus the control (no fertilisation) and were assigned to experimental units (1200 m² paddocks) according to a complete randomised block design, with four replications. The following response variables were measured from January 2007 to April 2008: total herbage (HBD), leaf (LBD), stem (SBD) and dead material (DBD) bulk density, vertical distribution of herbage components and sward structure, leaf appearance (LAR) and elongation (LER) rates, stem elongation rate (SER), leaf life span (LLS), final leaf length of fully expanded leaves (FLL), stem length (SL), population density of basal (TPD_b) and aerial (TPD_a) tillers. Faster morphogenetic rhythms (swards fertilised with 300 and 450 kg/ha of N) resulted in increased HBD, particularly related to leaf and stem components. Such changes were caused by increases in tissue turnover on individual tillers characterised by higher LAR and LER, and in the turnover of tillers in tiller population, which resulted in larger TPD_b and TPD_a than those recorded under slower morphogenetic rhythms (no fertilised swards and/or fertilised with 150 kg/ha of N). These responses were more pronounced on sward growth relative to senescence fluxes. This indicates the possibility of increasing herbage utilisation efficiency with wise use of management practices that accelerate the morphogenetic rhythm of plants, since responses showed a compensatory behaviour as a means of maintaining tiller structural characteristics and sward structure relatively stable, with differences being mainly a function of seasonal variations in climatic conditions.

Keywords: *Brachiaria brizantha*; Tissue flows; Grazing management; Nitrogen

1 INTRODUÇÃO

Há alguns anos tem sido reconhecida a necessidade de inserir a pesquisa com plantas forrageiras em um contexto sistêmico e dinâmico, buscando integrar as respostas obtidas em cada universo envolvido no ecossistema pastagem (solo:planta:animal:meio ambiente) e as interações entre eles (SBRISSIA, 2004). Durante muito tempo a pesquisa baseou-se na consideração desses universos de maneira isolada, sem levar em conta aspectos relacionados com a ecofisiologia das plantas forrageiras, variações climáticas, de solo e de micro-região que afetam os padrões estacionais e anuais de produção de forragem dos pastos (DA SILVA, 2004), gerando variáveis que eram utilizadas de maneira generalista. O resultado foi uma massa significativa de informações que, apesar de importantes, contribuiriam pouco para melhoria dos tradicionais baixos índices de produção e produtividade animal, processos de degradação de pastagens e melhoria da lucratividade e competitividade da atividade pecuária (FAGUNDES et al., 2006).

Assim, o cenário da produção animal em pasto tem revelado índices produtivos muito aquém do que poderia ser obtido com as gramíneas tropicais considerando-se o fato de serem espécies extremamente produtivas e adaptadas ao pastejo. Aparentemente, o mesmo fator positivo que possibilita a essas plantas a alta produção de forragem (altas taxas de acúmulo) é o que faz com que práticas e recomendações generalistas de manejo do pastejo (e.g. períodos de descanso, taxas de lotação e ofertas de forragem fixas) sejam inconsistentes, causando prejuízos de ordem quantitativa e qualitativa para a produção animal (DA SILVA, 2004).

A pesquisa sobre manejo do pastejo tem por objetivo encontrar o ponto ótimo entre a necessidade da planta forrageira de conservar sua área foliar e a prerrogativa fundamental de que esse tecido seja removido por meio do corte ou pastejo para manutenção da produção animal (PARSONS, 1988). Para tanto, segundo Nabinger e Pontes (2001), tornaram-se relevantes os estudos de dinâmica da produção primária das gramíneas forrageiras, realizados por meio de avaliações das características morfogênicas e estruturais das mesmas.

A produtividade animal em pastagem compreende desde os processos de crescimento da planta forrageira, utilização da forragem produzida até a conversão da forragem consumida em produto animal (HODGSON, 1990). Em alguns países de clima temperado essa abordagem com base nas características da planta e nas condições ambientais tem resultado em grande desenvolvimento do setor pecuário. Nascimento Júnior e Adese (2004) comentaram que a

morfogênese é estudada desde a década de 50 em países como a Inglaterra, Austrália e Nova Zelândia, basicamente com espécies forrageiras de clima temperado. Entretanto, no Brasil, foi somente no final da década de 1990 que esses estudos foram introduzidos e avanços significativos tem sido obtidos. Dentre eles, merece destaque o fato de que foram detectadas mais similaridades do que diferenças entre as respostas funcionais de gramíneas de clima tropical e temperado a estratégias de manejo do pastejo, se distinguindo apenas pelo valor absoluto das taxas dos processos envolvidos, fato condizente e coerente com as diferenças morfológicas e fisiológicas das espécies estudadas (HODGSON; DA SILVA, 2002). Isso apontou para a necessidade de se conhecer a amplitude das respostas das plantas forrageiras tropicais e seus graus de tolerância a níveis variados de estresse gerados por meio das práticas de manejo do pastejo passíveis de serem utilizadas.

Os resultados disponíveis para as condições brasileiras, obtidos tanto sob condições de lotação contínua quanto de lotação rotativa em experimentos caracterizados por controle cuidadoso da estrutura do dossel forrageiro, indicam elevado potencial de produção de forragem e desempenho animal, desmistificando o paradigma de que “pastagens tropicais são de baixo valor nutritivo” (DA SILVA; CARVALHO, 2005).

Dentro desse panorama, fica clara a importância do conhecimento sobre a ecofisiologia e a ecologia das plantas forrageiras como forma de permitir o planejamento e idealização de práticas de manejo eficientes e que assegurem a sustentabilidade e a produtividade de sistemas de produção animal em pastagens (SBRISSIA; DA SILVA, 2001; HODGSON; DA SILVA, 2002; DA SILVA, 2004).

1.1 Fluxo de energia no ecossistema pastoril

Um sistema ecológico é definido como um conjunto de organismos vivendo em associação com seu ambiente químico e físico. Implica, portanto, em inter-relação ou interdependência entre os vários componentes bióticos e abióticos que o compõe, e sua sustentabilidade depende do equilíbrio entre esses componentes (NABINGER, 1997; BRISKE; HEITSCHMIDT, 1991).

A pastagem é um sistema ecológico onde as plantas, animais e outros organismos representam os componentes bióticos, o solo, os nutrientes e a atmosfera completam o

ecossistema, representando os componentes abióticos (HOLECHEK et al., 1989). Dentro desse ambiente, uma série de interações ocorre tornando-o um ecossistema particular e adaptado a diversos tipos de perturbações. Contudo, a presença do animal é, sem dúvida, um dos principais aspectos que singularizam o ecossistema pastagem (SBRISSIA; DA SILVA, 2001). Para Nabinger (1997), é fundamental que se considere que alguns fatores desse meio são passíveis de controle (e.g. intensidade de desfolhação, disponibilidade de água e nutrientes etc.) enquanto outros, até o momento, são incontroláveis, ou seja, não podem ser modificados pela ação do homem (e.g. radiação solar, temperatura e precipitação). Assim, a capacidade produtiva do ambiente pastoril é limitada pelas restrições ecológicas impostas pela disponibilidade dos fatores “não controláveis”, sendo que o conhecimento dos efeitos desses fatores sobre as respostas de plantas e animais é requisito essencial para o desenvolvimento de qualquer estratégia de produção animal baseada em pastagens (NABINGER, 1997).

A captura da radiação solar pela vegetação, a eficiência de utilização da vegetação pelos herbívoros e a eficiência com a qual a energia ingerida é convertida em produto animal compreendem o principal eixo de transferência de energia no ecossistema pastoril (BRISKE; HEITSCHMIDT, 1991). Hodgson (1990) demonstrou a interdependência desses níveis tróficos por meio do fluxo de energia entre os estágios de crescimento (acúmulo de forragem), utilização (colheita de forragem pelo animal) e conversão (transformação da energia consumida em produto animal). Cada um desses estágios apresenta eficiências parciais que, em conjunto, resultam em uma eficiência global e, portanto, determinam a produtividade do sistema.

Para Nabinger (1997), seria possível atingir uma produtividade potencial quando todos os fatores modificáveis do meio fossem levados a um nível ótimo. Uma grande dificuldade para alcançar esse nível ótimo é que o ponto de equilíbrio pode variar dependendo da espécie forrageira e de fatores de manejo e de ambiente como fertilidade do solo, temperatura, luminosidade e disponibilidade de água (NASCIMENTO JÚNIOR; ADESE, 2004). Além disso, é impossível maximizar a eficiência de todos os processos de maneira concomitante em função do conflito entre a demanda de plantas e animais por um componente comum, as folhas.

Contudo, segundo Carvalho (2005), o processo produtivo nos ecossistemas pastoris, apesar de pouco eficiente em termos globais, possui grandes possibilidades de manipulação e melhoria. Para tanto, o manejo do pastejo tem por finalidade gerenciar ineficiências parciais entre os estágios de produção e não buscar maximizar a eficiência em compartimentos individuais da

cadeia produtiva como forma de otimizar a produtividade do sistema (DA SILVA; CORSI, 2003). Isso é ressaltado pela consideração feita por Carvalho (2005) de que a proposição de uma técnica que atua em pontos isolados da cadeia limita seu impacto potencial no sistema, pois não atua concomitantemente sobre as fontes de perda em outras etapas de transferência de energia.

1.2 Crescimento como resultado da dinâmica da população

Os processos morfofisiológicos que ocorrem dentro do ecossistema pastagem estão estreitamente interligados. Segundo Da Silva e Sbrissia (2000), as interações entre seus componentes e os distintos caminhos nos quais podem interagir tornam o ecossistema complexo e altamente heterogêneo. Contudo, tal complexidade se manifesta em níveis dentro do ambiente em que as observações e descrições são dependentes da escala de observação, e cuja abordagem depende de objetivos particulares. A Figura 1 descreve as inter-relações entre distintas escalas de observação, considerando desde o fluxo celular, as interações planta-planta e seus efeitos sobre o crescimento do pasto.

Em uma população estabilizada e em crescimento livre a combinação dos atributos genéticos de uma dada espécie e os efeitos do ambiente sobre os processos fisiológicos e características morfológicas são os fatores que “ditam” o ritmo de crescimento do pasto (DA SILVA; PEDREIRA, 1997). Nessa população, os indivíduos interagem entre si e com o ambiente (estágio 4). Assim, o crescimento da planta forrageira no pasto, é o resultado da captação de energia luminosa pela população de plantas e transformação em biomassa vegetal.

Contudo, a estabilidade de uma população de plantas é resultado das constantes interações entre elas, mediadas por modificações do micro-ambiente onde se encontram. Os indivíduos são afetados e reagem a condições e mudanças no ambiente e, em sua resposta como população de plantas, podem modificar seu próprio ambiente (LEMAIRE, 2001).

Figura 1 – Inter-relações entre componentes do crescimento do pasto e fatores que os influenciam

O pastejo, como agente de perturbação do sistema (SBRISSIA; DA SILVA, 2001) e carreador do efeito da seletividade exercida pelo animal, estabelece certa heterogeneidade no ambiente (estágio 3). Do ponto de vista espacial, a heterogeneidade do ambiente de pastejo significa que a forragem, em sua dimensão quanti-qualitativa, é dispersa de forma variável ao longo da pastagem. Do ponto de vista temporal, a variação quanti-qualitativa da forragem disponível ocorre em função, por exemplo, das estações do ano. Essa heterogeneidade, medida em determinado ponto no tempo é, portanto, a combinação do efeito dos animais criando heterogeneidade por meio da variação espacial da desfolhação e do efeito desses mesmos animais respondendo a essa heterogeneidade (CARVALHO et al., 2001). Assim, em uma comunidade de plantas pastejadas, as interações planta-planta são afetadas pelos eventos de desfolhação espacialmente explícitos, possuindo efeito direto sobre a fisiologia e a morfologia das plantas desfolhadas e indireto, por meio da modificação do micro-ambiente das plantas vizinhas (LEMAIRE, 2001). Para Lemaire e Chapman (1996), as respostas das plantas aos distúrbios promovidos pela desfolhação podem ser encaradas como forma de restabelecer e manter padrões

homeostáticos de crescimento em que todos os recursos são utilizados de forma a buscar um caminho ótimo para o crescimento da planta.

Considerando, portanto, o crescimento como resultado da integração entre os efeitos do pastejo e as respostas das plantas, os ajustes em nível de população ocorrem em função da plasticidade fenotípica (estágio 2). Esse mecanismo desenvolve uma flexibilidade substancial na morfologia das plantas, padrões demográficos de perfilhamento e fluxo de tecidos que, muitas vezes, pode compensar contrastes relativamente grandes em manejo do pastejo empregado, mantendo a estabilidade de produção de forragem dentro de uma amplitude significativa de condições de dossel forrageiro (HODGSON; DA SILVA, 2002). Tais respostas adaptativas determinam também a evolução e modificação do arranjo e distribuição dos componentes morfológicos no perfil do dossel, assim como da própria composição morfológica (as proporções de cada componente na massa de forragem), o que gera alterações de estrutura do dossel.

Laca e Lemaire (2000) definiram a estrutura do dossel como sendo o arranjo e a distribuição espacial das partes da planta sobre o solo dentro de sua comunidade. Segundo esses autores, tanto características verticais como horizontais da estrutura do dossel são relevantes devido ao espaço limitado à extensão das interações planta-planta e à seleção de dietas no sentido vertical e horizontal pelos herbívoros. A estrutura é o resultado de respostas morfofisiológicas das plantas desencadeadas em nível de perfilho para adaptarem-se ao ambiente como população, assim como em resposta ao manejo do pastejo (LEMAIRE, 2001). Assim, a plasticidade fenotípica, expressa por meio do fluxo de tecidos, ângulo da folhagem, densidade volumétrica da forragem no pasto e de seus componentes e relações luminosas determinadas pelo arranjo dos componentes morfológicos são fatores determinantes da estrutura do dossel. Sendo a estrutura resultado de adaptações das plantas ao ambiente e ao pastejo, esta se modifica também ao longo do ano em função de variações na disponibilidade de fatores de crescimento e do estágio fisiológico das plantas (LEMAIRE; CHAPMAN, 1996).

Em menores escalas de observação, o fluxo de tecidos é o resultado dos processos fisiológicos fundamentais que determinam o crescimento de folhas, como divisão, alongamento e maturação celular, e de perfilhos, como ativação e desenvolvimento de gemas (estágio 1). Assim, considerando os aspectos dinâmicos de populações de plantas, os fluxos de energia, juntamente com os efeitos da heterogeneidade estabelecida pelo pastejo, possuem efeito significativo sobre a estrutura do dossel. Em nível de planta, possuem efeito sobre a habilidade competitiva das

mesmas, incluindo reprodução clonal e habilidade de sobrevivência assim como adaptações morfológicas em resposta à desfolhação (BRISKE, 1996). Tais respostas adaptativas determinam a evolução e modificação do arranjo e distribuição dos componentes morfológicos no perfil do dossel, assim como da própria composição morfológica da massa de forragem, o que gera o ambiente com o qual o animal interage durante o processo de pastejo (DA SILVA; PEDREIRA, 1997; LACA; LEMAIRE, 2000; CARVALHO et al., 2001).

1.3 Crescimento em nível de planta: morfogênese

O desenvolvimento do perfilho, unidade vegetativa básica das gramíneas (HODGSON, 1990), segue uma série de processos onde são diferenciados folhas, colmo verdadeiro, gema axilar e sistema radicular em cada um dos fitômeros da planta, formados a partir da diferenciação do meristema apical. Esse fato caracteriza o perfilho como sendo uma série coordenada de fitômeros em distintos estádios de desenvolvimento, ou seja, cada um em estágio mais avançado de desenvolvimento que o anterior (MATTHEW et al., 2000). As primeiras e mais importantes estruturas a serem formadas em um fitômero são os primórdios foliares. O acúmulo de fitômeros e o grau de desenvolvimento individual (expansão foliar, alongamento e espessamento dos nós e entrenós) resultam no acúmulo de biomassa do perfilho (SKINNER; NELSON, 1995). Essa organização dinâmica permite às gramíneas manter sua persistência por longo tempo, assim como promove um mecanismo plástico (dentro de certos limites) que proporciona adaptações ao pastejo e mudanças estacionais na estrutura do dossel (CHAPMAN; LEMAIRE, 1993; MATTHEW et al., 2000).

Os mecanismos envolvidos no crescimento e desenvolvimento de folhas e perfilhos são descritos pela morfogênese. Lemaire e Chapman (1996) descreveram a morfogênese como sendo o processo responsável pela formação e modificação da estrutura do dossel, pois consiste na dinâmica de geração e expansão da forma da planta no tempo e no espaço, ou seja, formação e desenvolvimento de fitômeros sucessivos. As características morfogênicas e estruturais, definidas pela morfogênese, descrevem a dinâmica do fluxo de tecidos nas plantas forrageiras (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000), caracterizada pelos processos de crescimento, senescência e decomposição de tecidos (CHAPMAN; LEMAIRE, 1993). Tais processos foram amplamente descritos em diversos trabalhos para plantas de clima temperado (e.g. BIRCHAM; HODGSON, 1983;

LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000; LEMAIRE, 2001), sendo os trabalhos desenvolvidos para espécies tropicais relativamente recentes. No entanto, têm sido reveladas mais similaridades que diferenças em padrões gerais de comportamento e respostas entre gramíneas de clima tropical e de clima temperado (HODGSON; DA SILVA, 2002), fato que favorece a integração de resultados e o estudo da ecofisiologia comparativa entre essas plantas.

Durante o desenvolvimento do perfilho, na medida em que a planta cresce, a taxa de aparecimento de folhas diminui, a duração do crescimento da lâmina foliar e o tamanho da lâmina foliar aumentam, sendo essas mudanças concomitantes com um aumento no tamanho da bainha foliar (DURU; DUCROCQ, 2000). A produção desses tecidos foliares no perfilho é regulada por fatores ambientais e influenciada pelas características do pasto (densidade populacional de perfilhos) e do próprio perfilho (Figura 1), sendo que a interação entre esses fatores determina o ritmo morfogênico das plantas. Assim, em nível de planta individual, o ritmo morfogênico refere-se às taxas de aparecimento, alongamento de folhas e do colmo, especialmente no caso de gramíneas tropicais, assim como suas taxas de senescência e duração de vida das folhas. A interação entre a expressão fenotípica de tais características, definidas por Chapman e Lemaire (1993) como características morfogênicas, é responsável pelas características estruturais do dossel. Em relação ao dossel, o ritmo morfogênico determina a velocidade de recuperação da área foliar após desfolhação ou sua capacidade de manter-se em equilíbrio no caso de pastos manejados sob lotação rotativa e contínua, respectivamente.

A principal adaptação fisiológica das plantas após desfolhação é a alocação preferencial de carbono para os meristemas com a finalidade de maximizar a expansão de nova área foliar. Tais processos, todavia, têm-se mostrado bastante dependentes de uma adequada nutrição nitrogenada (GASTAL; BELANGER; LEMAIRE, 1992). A nutrição nitrogenada afeta a expressão das variáveis morfogênicas básicas em nível de perfilho em diversos processos (CRUZ; BOVAL, 2000). Gastal e Nelson (1994) comentaram que o nitrogênio incrementa em cerca de até três a quatro vezes a taxa de alongamento de folhas (TAIF) e, em menor extensão, estimula a taxa fotossintética por unidade de área foliar, sugerindo que a TAIF seja a resposta primária à adubação nitrogenada. Fricke, McDonald e Mattson-Djos (1997) e Gastal e Nelson (1994) deram suporte a essa hipótese a partir dos resultados de experimentos em que demonstraram o efeito positivo do N sobre a divisão das células do mesófilo, tamanho da zona de alongamento celular e aparecimento de novas células a partir da zona de divisão celular

(MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989). Segundo Suplick et al. (2002), a TApF e o tamanho final das folhas são positivamente relacionados com o acúmulo de forragem.

Por outro lado, a taxa de aparecimento de folhas (TApF) parece ser pouco influenciada pela nutrição nitrogenada (CRUZ; BOVAL, 2000). Para Fournier et al. (2005), a regularidade da TApF e de seu inverso, o filocrono (FIL), está relacionada com a regularidade no tempo de alongamento foliar definido geneticamente, quando expresso em tempo térmico. O filocrono é definido como o intervalo entre o aparecimento de folhas sucessivas acima do pseudocolmo (KEPPLER; RICKMAN; PETERSON, 1982). Sua variação depende de processos simultâneos de iniciação e alongamento foliar, assim como a formação do pseudocolmo. Essas interações entre características morfogênicas obedecem a um sistema dinâmico de auto-regulação, pois o desenvolvimento de todas as folhas é controlado pelo mesmo tempo fisiológico: a taxa de iniciação do primórdio foliar no ápice do meristema apical. Assim, o aparecimento de uma folha controla o alongamento e, dessa maneira, o aparecimento de folhas mais jovens. No contexto de um modelo de arquitetura, o aparecimento foliar estaria relacionado mais como um ponto de construção do que como um descritor da forma da planta (FOURNIER et al., 2005).

Experimentos têm demonstrado (e.g. MARTUSCELLO et al., 2006; ANDRADE et al., 2005) que plantas adubadas com N atingem um número máximo de folhas por perfilho mais precocemente, resultado de um ritmo morfogênico mais acelerado, o que, em princípio, possibilitaria o uso de práticas de manejo caracterizadas por maiores frequências de desfolhação. Para um dado tempo de vida das folhas, essa maior frequência de desfolhação representaria um maior número de eventos de desfolhação por folha, o que resultaria em uma maior eficiência de colheita dos tecidos produzidos (MAZZANTI; LEMAIRE, 1994), uma vez que uma maior proporção do tecido foliar seria colhida antes de entrar em processo de senescência. Contudo, tal consideração não deve ser generalizada. Embora o nitrogênio seja importante para a manutenção da estabilidade produtiva do pasto, nem sempre aumentos no suprimento externo desse nutriente resultam em maior acúmulo de forragem. Dependendo da espécie forrageira, a aceleração no ritmo morfogênico das plantas poderia resultar em uma aceleração da senescência, o que poderia compensar total ou parcialmente a maior frequência de desfolhação, resultando em decréscimos na eficiência de utilização e produtividade do sistema. Entretanto, resultados de pesquisas que descrevem o efeito do N sobre a duração de vida das folhas em espécies forrageiras são escassos. A DVF está relacionada, primeiramente, com as características genéticas da planta e com a

necessidade de absorção e remobilização de nutrientes para suportar o crescimento das folhas jovens (AERTS, 1996).

Thornton, Millard e Duff (1994), avaliando o efeito do suprimento de N sobre a utilização de reservas orgânicas durante a rebrotação de quatro gramíneas forrageiras, demonstraram que a contribuição da remobilização de reservas nitrogenadas para o crescimento foliar aumentou nas plantas com baixo suprimento de N. Bausenwein, Millard e Raven (2001) comentaram que plantas não desfolhadas independem da absorção de N do solo, pois a remobilização a partir das folhas mais velhas supriria as necessidades para o crescimento. Para esses autores somente quando o suprimento de N a partir de órgãos aéreos (órgãos acima do solo) fosse insuficiente, ocorreria remobilização de reservas orgânicas das raízes. Tais resultados sugerem que em pastos submetidos a maiores frequências de desfolhação o suprimento externo de N assume importância relativa maior para o crescimento do que a remobilização (THORNTON; MILLARD; DUFF, 1994; BAUSENWEIN; MILLARD; RAVEN, 2001).

Assim, para uma dada condição de ambiente caracterizada por um regime pluviométrico e térmico em que não há limitação na disponibilidade de outros nutrientes, o nitrogênio é o fator que dita o ritmo morfogênico das plantas, aumentando a velocidade dos ciclos de renovação de tecidos - folhas e perfilhos (FRICKE; McDONALD; MATTSON-DJOS, 1997). Duru e Ducrocq (2000a) demonstraram aumento na densidade populacional de perfilhos e no acúmulo de forragem com o suprimento de N em pastos de *Dactylis glomerata* (L.) cv. Lude. Embora a senescência foliar tenha aumentado, o acúmulo líquido foi maior em pastos adubados comparativamente àqueles que não receberam nitrogênio, independentemente do regime de desfolhação utilizado – severo ou leniente. Contudo, os resultados demonstraram que o regime de desfolhação possuiu maior impacto sobre as alterações na expressão das características morfogênicas, como taxa de aparecimento e duração de vida das folhas, do que o suprimento de N.

A importância da compreensão dos mecanismos envolvidos na aceleração do ritmo morfogênico de plantas com o suprimento de nitrogênio reside no fato de que as variações nas características morfogênicas básicas (TApF, TAlF e DVF), aliadas à necessidade de emprego de maiores taxas de lotação ou diminuição do período de descanso relativamente a ritmos morfogênicos mais lentos como forma de assegurar a manutenção de uma mesma meta de manejo (e.g. altura), podem ter efeitos significativos sobre a estrutura do dossel e sobre os

padrões de acúmulo de forragem (DURU; DUCROCQ, 2000b). Essas alterações são mediadas por modificações nas características morfogênicas e estruturais do perfilho durante o crescimento e na densidade populacional de perfilhos da comunidade de plantas (DURU; DUCROCQ, 2000ab).

Cabe ressaltar que as respostas morfogênicas e estruturais em determinado ritmo morfogênico são singulares para cada espécie forrageira. Cruz e Boval (2000) alertaram que a grande variação nos mecanismos morfofisiológicos das plantas gera distintas capacidades de expressão do crescimento em função das estratégias de manejo adotadas. Esses autores descreveram as principais respostas de plantas forrageiras de diferentes metabolismos fotossintéticos (C3 e C4) à adubação nitrogenada. No entanto, existe grande variabilidade morfológica em plantas dentro de uma mesma espécie (cultivares). Isso é ilustrado no trabalho de Silveira (2006), onde foram estudadas as características morfogênicas de oito cultivares de *Brachiaria* e dois cultivares de *Panicum*. Nesse estudo concluiu-se que a TApF, a TAlF e a taxa de renovação de perfilhos foram capazes de explicar 85% de toda a variação encontrada nas respostas das espécies estudadas. Os resultados sugeriram ainda que, baseado no agrupamento de cultivares quanto à semelhança em suas respostas morfogênicas e estruturais, indiferente da espécie à qual pertenciam, foi possível identificar padrões semelhantes de “funcionamento”, apontando para a possibilidade de planejar práticas de manejo para cada grupo funcional identificado e não mais para espécies ou cultivares de forma individual (SILVEIRA, 2006).

Assim, os avanços na pesquisa com plantas forrageiras tem ressaltado a necessidade do estudo da morfogênese para compreensão e adoção de estratégias de manejo eficientes e construção de sistemas produtivos e sustentáveis.

1.4 Desenvolvimento do perfilho como resultado do fluxo celular

No início do desenvolvimento de um perfilho os recursos são utilizados de forma a desenvolver área foliar para o crescimento da planta. A produção de tecidos foliares é um processo contínuo, regulado por variáveis ambientais e características do dossel (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000; DURU; DUCROCQ, 2000b; CHAPMAN; LEMIRE, 1993). Esses tecidos estão sujeitos a eventos discretos de desfolhação, cuja frequência e intensidade afetam a

fisiologia das plantas e, assim, a taxa na qual os novos tecidos foliares são produzidos (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000).

Considerando que a premissa básica da produção animal em pastagens é a remoção contínua de área foliar pelos animais em pastejo (PARSONS, 1988), a habilidade da planta em manter a produção de novas folhas frente a desfolhações periódicas é essencial para sustentar tanto a produtividade quanto a sobrevivência das plantas pastejadas (SCHNYDER et al., 2000). Durante a maior parte da estação de crescimento a maioria dos assimilados produzidos pelas plantas forrageiras é utilizada para a produção de folhas. A conversão de assimilados em tecidos foliares ocorre, principalmente, nas zonas de crescimento e diferenciação foliar (Figura 2), onde o tecido heterotrófico está completamente protegido no interior do cartucho formado pelas bainhas das folhas mais velhas (SCHNYDER et al., 2000).

Figura 2 – Diagrama representativo das zonas de formação e crescimento de novas folhas. A zona de crescimento e diferenciação celular em gramíneas localiza-se na região basal da folha em expansão, dentro da bainha das folhas mais velhas
Adaptado de Schnyder et al. (2000)

A identificação dos fatores que controlam a expansão das folhas e as adaptações fisiológicas e morfológicas das plantas a regimes de desfolhação requer o conhecimento dos processos fundamentais envolvidos diretamente no crescimento e a compreensão de como o crescimento foliar é controlado pela disponibilidade de reservas da planta, assim como por fatores genéticos, de manejo e climáticos (SCHNYDER et al., 2000). Em pastos estabelecidos, além desses fatores, a intensidade e a frequência de desfolhação também afetam a velocidade de recuperação da área foliar. Após desfolhação, uma série de respostas de natureza fisiológica e

morfológica é desencadeada com o objetivo de promover a recuperação da área foliar removida e assegurar crescimento. Tais adaptações incluem a mobilização de reservas orgânicas acumuladas nas raízes e base dos colmos, fotossíntese compensatória nas folhas mais velhas (apesar de sua menor eficiência fotossintética relativamente a folhas jovens), realocação de assimilados para as folhas em crescimento, produção de hormônios que promovem e controlam o desenvolvimento de meristemas e redução do crescimento de raízes (SCHNYDER et al., 2000).

Os mecanismos desencadeados no curto prazo, as chamadas adaptações fisiológicas, e no longo prazo, as chamadas adaptações morfológicas, têm por objetivo restaurar o equilíbrio entre os processos de crescimento e a manutenção da persistência da planta na comunidade vegetal. Assim, a resistência e a plasticidade das plantas a regimes de desfolhação desempenham papel central tanto para a taxa de produção de novos tecidos foliares como na acessibilidade das folhas aos animais em pastejo (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000).

O crescimento é definido como um acréscimo irreversível na massa seca das folhas que crescem antes que estas iniciem o processo de senescência, pois a massa seca pode aumentar depois de a folha ter completado sua expansão basicamente como resultado de processos bioquímicos complexos. A folha é um órgão que possui crescimento e tempo de vida limitado. Contudo, o desenvolvimento de folhas sucessivas nem sempre segue o mesmo curso quantitativo ou qualitativo, sendo que diferentes partes da mesma folha em expansão podem estar em distintos estádios de desenvolvimento (DALE, 1988). Silsbury (1970) apresentou cinco estádios distintos de crescimento e desenvolvimento de uma folha de gramínea, a saber: iniciação, pré-aparecimento, aparecimento, maturidade e senescência. O crescimento e a morfogênese do primórdio foliar e das folhas em crescimento estão intimamente associados com os processos de alongamento e divisão celular (DALE, 1988). A formação de folhas ocorre no meristema apical por meio do desenvolvimento dos primórdios foliares, os quais surgem alternadamente de cada lado do ápice do colmo. Na fase inicial de desenvolvimento da gramínea, observa-se a presença de um "tufo" de folhas em cuja base (o ápice do colmo) encontra-se o meristema apical, formado por tecido meristemático que origina as folhas assim como os futuros perfilhos (VALENTINE; MATTHEW, 1999).

A produção de tecidos foliares pode ser analisada como resultado da interação entre dois processos: (a) produção de assimilados em uma planta individual resultante da interceptação de luz e fotossíntese das folhas; e (b) uso desses assimilados pelos meristemas foliares para a

produção de novas células e, finalmente, expansão foliar. Assim, a disponibilidade de assimilados pode ser considerada fator limitante para a taxa de expansão de novos tecidos foliares (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000).

O uso de assimilados pelos meristemas foliares é diretamente influenciado pela temperatura, fator determinante das taxas de divisão e alongamento celulares (FRICKE; McDONALD; MATTSON-DJOS, 1997; LAWLOR, 2002), e cria uma demanda de assimilados de C e N para prover energia e substrato para a expansão de tecidos foliares (LAWLOR, 2002). Quando a produção de assimilados é suficiente para suprir a demanda dos meristemas, os assimilados excedentes podem ser estocados na forma de reservas orgânicas (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000).

A ontogenia da zona de crescimento foliar e sua relação com as fases de alongamento das folhas (Figura 3) têm sido discutidas por diversos autores (e.g. FOURNIER et al., 2005; SCHNYDER et al., 2000; LEMAIRES; AGNUSDEI, 2000). O crescimento foliar em gramíneas é predominantemente unidirecional (MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989), resultado dos processos de desenvolvimento celular que ocorrem nas distintas zonas que compõe o crescimento foliar: zona de divisão, zona de alongamento e zona de maturação celular (FOURNIER et al., 2005). Essa organização cria um gradiente de desenvolvimento em que as células, dispostas em feixes paralelos, passam sucessivamente pelas fases de divisão, alongamento celular e deposição de tecidos estruturais da folha (GASTAL; NELSON, 1994; FRICKE; McDONALD; MATTSON-DJOS, 1997). Essas zonas, responsáveis pelo crescimento foliar, estão localizadas na região basal da folha (Figura 2), estando completamente protegidas pelas bainhas das folhas mais velhas (SCHNYDER et al., 2000).

Durante o crescimento foliar, num primeiro estágio, a divisão e o alongamento celular são coordenados, permanecendo constante o tamanho das células. Nessa fase a folha é considerada um único compartimento, correspondente à zona de divisão (DZ) (Figura 3). Durante esse estágio, o primórdio é uma zona de divisão homogênea, e pode estar relacionado com a primeira fase do desenvolvimento foliar, a fase exponencial do desenvolvimento. No segundo estágio as células cessam o processo de divisão e passam a alongar-se. A zona de alongamento (EOZ) é criada pelo fluxo celular a partir da zona de divisão. O alongamento celular nesta fase é mais rápido, o que promove uma abrupta aceleração na taxa de crescimento relativo.

Figura 3 – Representação esquemática do desenvolvimento foliar a partir do estágio de primórdio até o estágio de maturação (A) e a ontogenia da zona de crescimento foliar (B). Os números indicam as diferentes fases do alongamento foliar. As linhas verticais marcam as mudanças nas fases de alongamento e as correspondentes mudanças ontogênicas na zona de crescimento
Adaptado de Fournier et al.(2005)

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

Como os tecidos da zona de desenvolvimento foliar são heterotróficos e essa zona localiza-se dentro da bainha de outras folhas, os substratos de C e N para o crescimento precisam ser mobilizados de outras partes da planta. Durante os estádios iniciais de crescimento das folhas ou quando a planta é desfolhada severamente os assimilados de C e N podem ser mobilizados da região basal da folha, onde a divisão celular é ativa (Figura 4). Além disso, quando a ponta da

folha está exposta, a produção de assimilados nessa zona fotossinteticamente ativa da folha em expansão pode contribuir substancialmente para o suprimento de assimilados para seu crescimento (SCHNYDER et al., 2000). O fluxo de substratos de C destinados ao crescimento foliar pode ser proveniente de duas direções simultaneamente; das folhas expandidas e da porção exposta da folha em expansão; e ocorre na direção oposta ao fluxo de tecidos (Figura 4).

Figura 4 – Fluxo de tecidos e de substratos em folhas em expansão e folhas expandidas
Adaptado de Schnyder et al. (2000)

A folha completamente expandida de uma gramínea consiste de lâmina foliar e bainha. Essas partes são separadas por uma “junção” (colar ou interface lâmina foliar-bainha), a lígula. Durante os estádios iniciais de alongamento de uma folha somente a lâmina cresce ativamente, embora as células meristemáticas responsáveis pelo crescimento da bainha estejam presentes desde o início do crescimento foliar. A bainha inicia sua expansão somente quando a lâmina foliar está próxima de atingir seu tamanho final e persiste até a exteriorização da lígula (LANGER, 1972; DALE, 1982). A transição do alongamento da lâmina foliar para o alongamento da bainha ocorre sem um efeito pronunciado sobre a taxa de alongamento de folhas, porém é facilmente reconhecida pelo deslocamento da lígula através da zona de crescimento se distanciando da base da folha (SCHNYDER et al., 2000). Em geral, o alongamento da lâmina persiste até a diferenciação da lígula, sendo que as células da porção exposta da lâmina perdem sua capacidade de alongamento, continuando a se alongar apenas as células da porção da lâmina ainda contidas no interior do cartucho formado pelas bainhas das folhas mais velhas (LANGER, 1972; DALE, 1982; SCHNYDER et al., 2000).

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

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

Estudos avaliando a divisão celular em gramíneas demonstraram que a temperatura e o suprimento de N determinam grandes variações na produção de novas células foliares (MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989). Em condições adequadas de temperatura, o suprimento de N promove incrementos no número de células em divisão e em alongamento, embora o tamanho final das células não seja alterado. Gastal e Nelson (1994) comentaram que o nitrogênio incrementa a taxa de alongamento foliar (TAIF) e, em menor extensão, estimula a taxa fotossintética por unidade de área foliar. Segundo MacAdam, Volenec e Nelson (1989), referindo-se a lâminas foliares de festuca (*Festuca arundinacea*), as células do mesófilo compreendem aproximadamente 42% da área da folha, enquanto os tecidos epidérmicos representam menos de 19%. As células do mesófilo possuem significativa importância sobre as

taxas fotossintéticas, mas representam o maior dreno de assimilados entre os meristemas foliares. O trabalho de MacAdam, Volenec e Nelson (1989) demonstrou que o N aumenta as taxas de alongamento de células epidérmicas e o número de células do mesófilo em divisão (Figura 5), gerando aumentos na relação células do mesófilo/células epidérmicas, o que explica a relativa melhora nas taxas fotossintéticas (GASTAL; NELSON, 1994), proporcionando incrementos de até 89% na taxa de alongamento de folhas.

Figura 5 – Porcentagem de células do mesófilo em mitose em lâminas foliares de genótipos de Festuca alta (*Festuca arundinacea*) (A- Elevada taxa de alongamento de folhas (TAlF) e B- Baixa taxa de alongamento de folhas) sob dois níveis de N

Fonte: MacAdam, Volenec e Nelson (1989)

1.5 Hipótese

A hipótese do trabalho é de que o nitrogênio atua acelerando o ritmo morfogênico de pastos de capim-marandu manejados em uma mesma altura, sob lotação contínua. As interações entre as características morfogênicas e estruturais, sob essa condição, atuariam, conjuntamente com aumentos na frequência de desfolhação, para manter a estrutura do dossel estável e favorável à produção de forragem.

1.6 Objetivos

Os objetivos deste trabalho foram avaliar as características morfogênicas e estruturais, suas interações em função do ritmo morfogênico e seus efeitos sobre a estrutura do dossel de pastos de capim-marandu manejados sob lotação contínua.

Referências

- AERTS, R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? **Journal of Ecology**, London, v. 84, n. 4, p. 597-608, 1996.
- ANDRADE, A. C.; FONSECA, D. M.; LOPES, R. S.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; CECON, P. R.; QUEIROZ, D. S.; PEREIRA, D. H.; REIS, S. T. Características morfogênicas e estruturais do capim-elefante ‘napier’ adubado e irrigado. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 29, n. 1, p. 150-159, 2005.
- BAUSENWEIN, U.; MILLARD, P.; RAVEN, J. A. Remobilized old-leaf nitrogen predominates for spring growth in two temperate grasses. **New Phytologist**, Lancaster, v. 152, p.283–290, 2001.
- BIRCHAM, J.S.; HODGSON, J. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 38, p. 323-331, 1983.
- BRISKE, D.D. Strategies of plant survival in grazed systems: A functional interpretation. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems**. London: CAB International, 1996. p. 37- 67.
- BRISKE, D.D.; HEITSHMIDT, R.K. An ecological perspective. In: HEITSHMIDT, R.K., STUTH, J.W. (Ed.). **Grazing management: an ecological perspective**. Portland: Timber Press, 1991. p. 11-26.
- CARVALHO, P.C.F. O manejo da pastagem como gerador de ambientes pastoris adequados à produção animal. In: PEDREIRA, C.G.S.; MOURA, J.C.; DA SILVA, S.C.; FARIA, V.P. (Ed.). **Teoria e Prática da Produção Animal em Pastagens**. Piracicaba: FEALQ, 2005, p. 7-32.
- CARVALHO, P. C. F.; RIBEIRO FILHO, H.M.N.; POLI, C.H.E.C.; MORAES, A.; DELAGARDE, R. Importância da estrutura da pastagem na ingestão e seleção de dietas pelo animal em pastejo. In: MATTOS, W.R.S. (Ed). Importância da estrutura da pastagem na ingestão e seleção de dietas pelo animal em pastejo. In: MATTOS, W.R.S. (Ed). **A produção animal na visão dos brasileiros**. Piracicaba: FEALQ, 2001. p. 853-871.

CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: BAKER, M. J. (Ed.) **Grasslands for our world**. Wellington: SIR Publ., 1993. p. 55-64.

CRUZ, P.; BOVAL, M. Effect of nitrogen on some morphogenetical traits of temperate and tropical perennial forage grasses. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 1., 1999, Curitiba. **Anais...** Curitiba:UFPR, 1999. p. 134-150.

DALE, J.E. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat, *Triticum aestivum*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 50, p. 851-858, 1982.

DA SILVA, S.C. Understanding the dynamics of herbage accumulation in tropical grass species: the basis for planning efficient grazing management practices. In: SYMPOSIUM ON GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 2., 2004, Curitiba. **Anais...** Curitiba: UFPR, 2004. 1 CD-ROM.

DA SILVA, S.C.; CARVALHO, P.C.F. Foraging behavior and herbage intake in the favorable tropics/sub-tropics. In: MCGILLOWAY, D.A. (Org.). **Grassland: a global resource**. Wageningen: Wageningen Academic Publ., 2005. p. 81-95.

DA SILVA, S.C.; CORSI, M. Manejo do pastejo. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGEM – PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTAGENS, 20., 2003, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 2003. p. 155-186.

DA SILVA, S.C.; PEDREIRA, C.G.S. Princípios de ecologia aplicados ao manejo da pastagem. In: SIMPÓSIO SOBRE ECOSSISTEMA DE PASTAGENS, 3., 1997, Jaboticabal. **Anais...** Jaboticabal: FUNEP, 1997. p. 1-62.

DA SILVA, S.C.; SBRISSIA, A.F. A planta forrageira no sistema de produção. In: SIMPÓSIO SOBRE O MANEJO DA PASTAGEM, 17., 2000, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 2000. v. 1, p. 03-20.

DURU, M.; DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. **Annals of Botany**, Oxford, v. 85, p. 645-653, 2000a.

_____. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. **Annals of Botany**, Oxford, v.85, p.635-643, 2000b.

FAGUNDES, J. L.; FONSECA, D. M.; MORAIS, R. V.; MISTURA, C.; VITOR, C. M. T.; GOMIDE, J. A., NASCIMENTO JÚNIOR, D. ; SANTOS, M. E. R.; LAMBERTUCCI, D. M. Avaliação das características estruturais do capim-braquiária em pastagens adubadas com nitrogênio nas quatro estações do ano. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 35, n. 1, p. 30-37, 2006.

FRICKE, W.; McDONALD, A.J.S.; MATTSOON-DJOS, L. Why do leaves and cells leaf of N-limited barley elongate at reduced rates? **Planta**, Heidelberg, v. 202, p. 522-530, 1997.

FOURNIER, C.; DURAND, J. L.; LJUTOVAC, S.; SCHÄUFELE, R.; GASTAL, F.; ANDRIEU, B. A functional–structural model of elongation of the grass leaf and its relationships with the phyllochron. **New Phytologist**, Lancaster, v. 166, p. 881–894, 2005.

GASTAL, F.; BELANGER, G.; LEMAIRE, G. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. **Annals of Botany**, Oxford, v. 70, p. 437–442, 1992.

GASTAL, F.; NELSON, C.J. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 105, p. 191–197, 1994.

HODGSON, J. **Grazing management–science into practice**. Essex: Longman Scientific & Technical, 1990. 203 p.

HODGSON, J.; DA SILVA, S.C. Options in tropical pasture management. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 39., 2002, Recife. **Anais...** Recife: SBZ, 2002. p. 180–202.

HOLECHEK, J.L.; PIEPER, R.D.; HERBEL, C.H. **Range management: principles and practices**. Englewood Cliffs: Prentice Hall, 1989. 501 p.

KEPPLER, B.; RICKMAN, R.W.; PETERSON, C.M. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. **Agronomy Journal**, Stanford, v. 74, p. 798–792, 1982.

LACA, E. A.; LEMAIRE, G. Measuring sward structure. In: T'MANNETJE, L.; JONES, R.M. (Ed.). **Field and laboratory methods for grassland and animal production research**. New York: CABI, 2000. p. 103–122.

LANGER, R.H.M. **How grass grow**. London: The Institute of Biology's Studies, 1972. 60 p. (Studies in Biology)

LAWLOR, D.W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 370, p. 773–787, 2002.

LEMAIRE, G. Ecophysiology of grasslands: dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19., 2001, São Pedro. **Proceedings...** Piracicaba: FEALQ, 2001. p. 29–37.

LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P. C. F. (Eds.) **Grassland ecophysiology and grazing ecology**. Wallingford: CAB International, 2000. p. 265–288.

LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue fluxes in grazing plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p. 3–36.

MacADAM, J.W.; VOLENEC, J.J.; NELSON, C.J. effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 89, p. 549-556, 1989.

MARTUSCELLO, J. A.; FONSECA, D. M.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; SANTOS, P. M.; CUNHA, D. N. F. V.; MOREIRA, L. M. Características morfogênicas e estruturais de capim-massai submetido a adubação nitrogenada e desfolhação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 35, n. 3, p. 665-671, 2006.

MATTHEW, C.; ASSUERO, S. G.; BLACK, C. K.; SACKVILLE HAMILTON, N. R. Tiller dynamics of grazed swards. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 1, 1999, Curitiba. **Anais...** Curitiba:UFPR, 1999. p. 109-133.

MAZZANTI, A.; LEMAIRE, G. Effect of nitrogen fertilization on the herbage production of tall fescue swards grazed continuously with sheep. 2. Consumption and efficiency of herbage utilization. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 49, p. 352-359, 1994.

NABINGER, C. Eficiência do uso de pastagens: disponibilidade e perdas de forragem. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 14., 1997, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 1997. p. 213-251.

NABINGER, C.; PONTES, L. S. Morfogênese de plantas forrageiras e estrutura do pasto. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., 2001, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: SBZ, 2001. p. 755-771.

NASCIMENTO JUNIOR, D.; ADESE, B. Acúmulo de biomassa na pastagem. In: II SIMPÓSIO SOBRE MANEJO ESTRATÉGICO DA PASTAGEM, 2004, Viçosa. **Anais...** Viçosa: UFV, 2004. p. 289-346.

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

SBRISSIA, A.F. **Morfogênese, dinâmica do perfilhamento e do acúmulo de forragem em pastos de capim-Marandu sob lotação contínua**. 2004. 171 p. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, 2004.

SBRISSIA, A.F.; DA SILVA, S.C. O ecossistema de pastagens e a produção animal In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., 2001, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: SBZ, 2001. p. 731-754.

SCHNYDER, R. H.; SCHÄUFELE, R.; VISSER, R.; NELSON, J. C. An integrated view of c and n uses in leaf growth zones of defoliated grasses. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.;

MORAES, A.; CARVALHO, P.C.F.; NABINGER, C. (Ed.) **Grassland ecophysiology and grazing ecology**. Wallingford: CAB International, 2000. p. 41-60.

SILSBURY, J.H. Leaf growth in pasture grass. **Tropical Grassland**, Peak Crossing, v. 4, n. 1, p. 17-36, 1970.

SILVEIRA, M.C. **Caracterização morfogênica de oito cultivares do gênero *Brachiaria* e dois do gênero *Panicum***. 2006. 111 p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2006.

SKINNER, R.H., NELSON, C.J. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. **Crop Science**, Standford, v.35, n.1, p.4-10, 1995.

SUPLICK, M. R.; READ, J. C.; MATUSON, M. A.; JOHNSON, J. P. Switchgrass leaf appearance and lamina extension rates in response to fertilizer nitrogen. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v. 25, n. 10, p. 2115-2127, 2002.

THORNTON, B.; MILLARD, P.; DUFF, E.I. Effects of nitrogen supply on the source of nitrogen used for regrowth of laminae after defoliation of four grass species. **New Phytologist**, Lancaster, v. 128, n. 4, p. 615-620, 1994.

VALENTINE, I.; MATTHEW, C. Plant growth, development and yield. In: WHITE, J.; HODGSON, J. (Ed.). **New Zealand Pasture and Crop Science**. Auckland: Oxford University Press, 1999. p. 11-27.

2 ESTRUTURA DO DOSSEL FORRAGEIRO DE PASTOS DE CAPIM-MARANDU SUBMETIDOS A LOTAÇÃO CONTÍNUA E RITMOS MORFOGÊNICOS CONTRASTANTES

Resumo

O ritmo morfogenético das plantas é determinado pela interação entre seu potencial de produção e disponibilidade de fatores de crescimento, como água, temperatura e nutrientes, principalmente nitrogênio. A aceleração do ritmo morfogenético das plantas altera a velocidade dos processos fisiológicos, como o crescimento e a senescência, refletindo-se em alterações importantes sobre a estrutura do dossel. O objetivo deste trabalho foi avaliar a estrutura do dossel forrageiro de pastos de capim-marandu mantidos a 30 cm de altura por meio de lotação contínua e submetidos a ritmos morfogenéticos contrastantes criados por meio do uso de adubação nitrogenada. Os tratamentos corresponderam à aplicação de três doses de nitrogênio (150, 300 e 450 kg/ha de N) mais o controle (sem adubação), e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 1.200 m²) segundo um delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições. Foram avaliadas as seguintes variáveis-resposta de janeiro de 2007 a abril de 2008: massa de forragem (MF) e índice de área foliar (IAF) do dossel, densidade volumétrica total (DVT) e dos componentes morfológicos do pasto – folhas, colmos e material morto –, distribuição espacial dos componentes morfológicos e estrutura do dossel. A aceleração do ritmo morfogenéticos dos pastos promoveu aumentos em densidade volumétrica de folhas (DVF) e de colmos (DVC), refletindo-se em maiores MF, IAF e DVT em pastos submetidos aos ritmos morfogenéticos mais acelerados (adubados com 300 e 450 kg/ha de N) comparativamente àqueles submetidos aos ritmos morfogenéticos mais lentos (pastos não adubados e/ou adubados com 150 kg/ha de N). Variações em densidade volumétrica do material morto estiveram associadas a flutuações estacionais na disponibilidade de fatores de crescimento, e não foram influenciadas pelo ritmo morfogenético. Na época da seca (outono/inverno e início de primavera), pastos submetidos aos ritmos morfogenéticos mais acelerados mantiveram maior proporção de folhas no horizonte superior do dossel. Por outro lado, a estrutura do dossel não variou entre os ritmos morfogenéticos nas épocas de maior disponibilidade de fatores de crescimento (final de primavera e verão), indicando ser esta mais afetada pela variação estacional em condições climáticas e estágio fenológico das plantas que pelo ritmo morfogenético imposto.

Palavras-chave: *Brachiaria brizantha*; Densidade volumétrica; Composição morfológica do pasto; Manejo do pastejo; Nitrogênio

Abstract

The morphogenetic rhythm of plants is determined by the interaction between their potential for herbage production and availability of growth conditions as water, temperature and

nutrients, particularly nitrogen. Acceleration of the morphogenetic rhythm of plants interfere with rates physiological processes like growth and senescence, causing important modifications in sward structure. The objective of this experiment was to evaluate the morphogenetic responses and the structural characteristics of continuously stocked marandu palisadegrass swards maintained at 30 cm and subjected to contrasting morphogenetic rhythms created by nitrogen fertilisation use. Treatments corresponded to three nitrogen application rates (150, 300 e 450 kg/ha de N) plus the control (no fertilisation) and were assigned to experimental units (1200 m² paddocks) according to a complete randomised block design, with four replications. The following response variables were measured from January 2007 to April 2008: sward herbage mass (HM) and leaf area index (LAI), total herbage (HBD), leaf (LBD), stem (SBD) and dead material (DBD) bulk density, vertical distribution of herbage components (10-cm strata) and sward structure. Acceleration of morphogenetic rhythms were associated with increased LBD and SBD, which resulted in larger values of HM, LAI and HBD relative to slow morphogenetic rhythms (non fertilised swards and/or fertilised with 150 kg/ha of N). Variations in DBD were more related to seasonal variations in climatic conditions, and were not affected by morphogenetic rhythm. During the dry season of the year (autumn/winter and early spring), swards subjected to fast morphogenetic rhythms showed larger proportions of leaf in the upper strata. On the other hand, during the rainy season (late spring and summer), sward structure was not affected by morphogenetic rhythm, indicating that this characteristic was more affected by seasonal variations in climatic conditions and developmental state of plants (vegetative vs reproductive) than the morphogenetic rhythm imposed.

Keywords: *Brachiaria brizantha*; Herbage bulk density; Morphological composition of herbage; Grazing management; Nitrogen

2.1 Introdução

O crescimento da planta forrageira na pastagem é caracterizado pelo dinamismo no desenvolvimento das plantas. Sob pastejo, estas sofrem alterações constates em sua forma e função de forma a assegurar a manutenção de uma área foliar que maximize sua produção e persistência. Esse mecanismo, conhecido como plasticidade fenotípica, permite uma flexibilidade grande na morfologia das plantas, nos padrões demográficos de perfilhamento e no fluxo de tecidos que pode compensar parcial ou totalmente alterações significativas em manejo do pastejo, mantendo o acúmulo de forragem relativamente estável dentro de uma amplitude considerável de condições de pasto (HODGSON; DA SILVA, 2002). Essa amplitude de manejo, variável em função da espécie forrageira, deve ser conhecida para que a prática de desfolhação assegure um equilíbrio ótimo entre os processos de crescimento, senescência e consumo possibilitando, assim, elevada produtividade de forragem de alto valor nutritivo (DA SILVA, 2004).

Considerando que a premissa básica da produção animal em pastagens é a remoção de área foliar pelos animais em pastejo (PARSONS, 1988), a frequência e severidade com que esta ocorre desencadeiam adaptações fisiológicas e morfológicas em plantas individuais, alterando a velocidade segundo a qual novos tecidos foliares são produzidos (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000), afetando a estrutura e a composição botânica e morfológica do dossel forrageiro (LEMAIRE; CHAPMAN, 1996; LEMAIRES; AGNUSDEI, 2000). A principal adaptação fisiológica das plantas logo após a desfolhação é a alocação preferencial de carbono e nitrogênio para os meristemas, com a finalidade de maximizar a expansão de nova área foliar (GASTAL; BELANGER; LEMAIRES, 1992). A produção de tecidos foliares é regulada por fatores ambientais e influenciada pelas características do pasto, sendo que a interação entre esses fatores determina o ritmo morfogênico das plantas. Em nível de planta individual o ritmo morfogênico refere-se às taxas de aparecimento e alongamento de folhas, assim como às taxas de senescência o que é determinante na recuperação da área foliar após desfolhação. A disponibilidade de fatores de crescimento como temperatura, água e nutrientes é condicionante do ritmo morfogênico e, portanto, do acúmulo de forragem. Dentre esses, o nitrogênio é reconhecidamente um dos fatores de crescimento que possui importantes efeitos sobre o fluxo de tecidos, acelerando (ou retardando) as taxas dos processos que determinam o acúmulo de forragem (DURU; DUCROCQ, 2000). Assim, os determinantes do acúmulo de forragem (crescimento e senescência) aliados aos padrões de desfolhação que, por sua vez, dependem do manejo do pastejo, determinam a estrutura do pasto. Esta, por sua vez, age como condicionadora das respostas de plantas e animais (HODGSON, 1985) na medida em que determina os padrões de interceptação luminosa assim como a facilidade de apreensão de forragem pelo animal (LACA; LEMAIRES, 2000).

Contudo, para que as estratégias que buscam a aceleração do ritmo morfogênico das plantas sejam efetivas em termos de produção de forragem e desempenho animal é necessário o entendimento das relações entre plantas individuais e em população e seus efeitos sobre a estrutura do dossel. Nesse contexto, o objetivo deste trabalho foi avaliar a estrutura do dossel forrageiro e seus padrões de variação ao longo das estações do ano em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes.

2.2 Material e métodos

O trabalho foi conduzido de janeiro de 2007 a abril de 2008, na Unidade Experimental de Plantas Forrageiras - UEPF - do Departamento de Zootecnia da E. S. A. “Luiz de Queiroz”, pertencente à Universidade de São Paulo. A área está localizada a 546 m de altitude, nas coordenadas geográficas aproximadas de 22°42’ de latitude sul e 47°37’ de longitude oeste (OMETTO, 1981), município de Piracicaba, estado de São Paulo. O relevo da área experimental é suave a moderadamente ondulado, e o solo classificado como Nitossolo Vermelho eutroférico, com horizonte A moderado e textura variando de argilosa a muito argilosa (EMBRAPA, 1999). Para fins de avaliação da fertilidade do solo foram realizadas amostragens na camada de 0–20 cm antes do início do período experimental, sendo os resultados apresentados na Tabela 1. A análise de solo revelou valores satisfatórios de pH e teores de nutrientes relativamente às exigências da espécie em estudo (WERNER; PAULINO; CANTARELLA, 1996), a *Brachiaria brizantha* (Hochst ex A. Rich) Stapf. cv Marandu, não havendo, portanto, necessidade de realização de adubações outras que não a nitrogenada.

Tabela 1 – Resultado da análise química de solo da área experimental

Bloco	pH	MO	P	K	Ca	Mg	Al	H+Al	SB	T	V
				(g dm ⁻³)		(mg dm ⁻³)		(mmol c dm ⁻³)			(%)
I	5,2	43,7	50,7	8,3	57,5	19,2	0,0	37,0	85,0	122,0	69,7
II	5,2	44,2	57,8	8,3	58,8	17,8	0,0	38,0	84,8	122,7	69,0
III	5,0	39,8	64,5	5,5	56,5	14,3	0,0	48,3	76,3	124,5	61,0
IV	4,8	38,7	75,5	4,5	70	12,8	1,2	53,8	87,0	140,7	62,2

A área experimental foi subdividida em quatro blocos com 4 piquetes de 1200 m² cada, conforme ilustrado na Figura 1, totalizando 16 piquetes e uma área de, aproximadamente, 2,0 ha.

Figura 1 – Croqui da área experimental em imagem de satélite (Fonte: Software *Google Earth* – acesso *on line* em 01/08/2008); B I, B II, B III e B IV: blocos 1 a 4, com os respectivos tratamentos (Sem adubação (0), 150, 300 e 450 kg de N/ha) em cada parcela

O clima da região, de acordo com a classificação de Koppen, é o Cwa, mesotérmico úmido subtropical de inverno seco, com temperaturas médias inferiores a 18°C no mês mais frio e superiores a 22°C na época mais quente (BRASIL, 1960). Os dados climáticos referentes ao período experimental foram coletados na estação experimental meteorológica da ESALQ, distante cerca de 500 m da área experimental, e são apresentados na Figura 2. O extrato de balanço hídrico mensal foi calculado considerando-se uma capacidade de armazenamento de água no solo de 50 mm (Figura 3).

Figura 2 – Médias mensais históricas (□, --) e do período experimental (■, --), respectivamente, de precipitação (PPT, mm/mês) e temperatura (Temp, °C) - janeiro de 2007 a abril de 2008

Figura 3 – Extrato do balanço hídrico mensal de dezembro de 2006 a abril de 2008 (setas correspondem às épocas de aplicação de fertilizante nitrogenado)

Os piquetes de capim-marandu foram roçados em abril de 2006 a uma altura de 10 cm do solo. Após a roçada a altura dos pastos começou a ser monitorada semanalmente, e quando atingiu cerca de 20 cm passou a ser monitorada duas vezes por semana até o final do experimento. A cada procedimento de avaliação eram tomadas 100 leituras por piquete utilizando-se um bastão medidor (“*sward stick*”) (BARTHRAM, 1985) ao longo de quatro linhas transectas (25 pontos por transecta) em formato de zig-zag (Figura 4). Adotou-se como meta de manejo a altura média dos pastos de 30 cm, admitindo-se variação de 10% (27 a 33 cm).

Figura 4 – Sentido do caminhamento na avaliação da altura do dossel e aparelho *sward stick* (BARTHAM, 1985) utilizado para realização das medições

Essa meta de altura foi baseada nos trabalhos de Gonçalves (2002), Andrade (2003) e Sbrissia (2004) em sequência anterior de experimentos na mesma área experimental, que demonstraram estabilidade de produção de forragem na faixa de altura entre 20 e 40 cm e maior produtividade animal em pastos mantidos a 30 cm. Animais começaram a ser adicionados aos piquetes à medida que o limite inferior de variação da meta de manejo começou a ser alcançado, a partir de outubro de 2006. O início das avaliações e do período experimental, contudo, ocorreu somente a partir de janeiro de 2007, e se estendeu até abril de 2008. A Figura 5 mostra a variação das alturas em cada tratamento ao longo do período experimental.

Figura 5 – Altura média (cm) dos pastos de capim-marandu manejados sob lotação contínua de outubro de 2006 a abril de 2008

A altura média do dossel durante o período experimental foi de 29,7 cm, variando de 27,8 a 31,0 cm. O pastejo foi realizado por novilhas das raças Nelore e Canchim, com peso corporal médio inicial variando de 250 a 280 kg. O método de pastejo utilizado foi lotação contínua com taxa de lotação variável, sendo os animais adicionados ou retirados dos piquetes de acordo com a necessidade para manutenção da meta de altura (média de 30 cm com amplitude de 27 a 33 cm). Os animais foram pesados imediatamente antes do início e regularmente a cada quatro semanas durante todo o experimento após jejum de 12 horas de água e alimento.

Os tratamentos corresponderam a quatro ritmos morfogênicos gerados por meio da ausência (controle) e adubação dos pastos com 150, 300 e 450 kg/ha de N, utilizando o fertilizante nitrato de amônio em sua forma pura. Nos tratamentos de adubação as doses foram divididas em quatro parcelas iguais e aplicadas nas datas demonstradas na Tabela 2.

Tabela 2 - Datas e doses de aplicação de nitrogênio nas unidades experimentais

Datas de aplicação	Tratamento - Doses utilizadas (kg/ha de N por ano)			
	0	150	300	450
Ano I (2006/2007):				
19/12/2006	-	37,5	75,0	112,5
16/01/2007	-	37,5	75,0	112,5
23/02/2007	-	37,5	75,0	112,5
23/03/2007	-	37,5	75,0	112,5
Ano II (2007/2008):				
20/12/2007	-	37,5	75,0	112,5
17/01/2008	-	37,5	75,0	112,5
14/02/2008	-	37,5	75,0	112,5
13/03/2008	-	37,5	75,0	112,5

As avaliações foram iniciadas após todos os pastos terem atingido a meta de altura planejada e apresentarem animais em pastejo (início da lotação contínua). Dessa forma, o período experimental foi iniciado em janeiro de 2007 e encerrado em abril de 2008, permitindo o acompanhamento de duas estações de crescimento consecutivas (2006/2007 e 2007/2008). A massa de forragem e as proporções de cada componente (folha, colmo e material morto) foram determinadas em cinco épocas do ano, verão 1 (janeiro a março de 2007), outono/inverno (abril a agosto de 2007), início de primavera (setembro a meados de novembro de 2007), final de primavera (meados de novembro e dezembro de 2007) e verão 2 (janeiro a meados de abril de 2008).

Foram feitas amostragens em regiões dos piquetes que representassem a condição média dos pastos no momento da amostragem (avaliação visual de altura e massa de forragem) utilizando-se uma armação metálica de 0,90 x 0,37 m (0,333 m²). Foram colhidas três amostras por piquete, sendo que toda a forragem contida no interior da armação metálica foi cortada no nível do solo e acondicionada em sacos de papel. Após o corte, as amostras foram levadas ao laboratório, onde tiveram suas massas quantificadas. De cada amostra foram tomadas duas sub-amostras, uma para determinação do teor de matéria seca e outra para separação manual dos componentes morfológicos folha (lâminas foliares), colmo (bainhas foliares e colmo) e material morto. A densidade volumétrica total (kg/ha.cm de MS) foi obtida a partir da relação entre massa de forragem e a altura média dos pastos em cada estação. Da mesma forma, a densidade volumétrica dos componentes morfológicos foi obtida por meio da relação entre a massa seca (em kg/ha) de cada componente e a altura dos pastos (cm).

A estrutura do dossel forrageiro foi avaliada mensalmente, utilizando-se o “ponto inclinado” (*inclined point quadrat*, WARREN-WILSON, 1960). O equipamento foi posicionado em pontos que representassem a altura média da unidade experimental no momento das avaliações (avaliação visual da altura e massa de forragem dos pastos). As medidas consistiram na introdução da haste graduada (cm) do aparelho ao longo do perfil vertical do dossel (Figura 6) segundo uma inclinação de $32,5^\circ$ entre a base do aparelho e o plano de penetração da haste.

Figura 6 – Avaliação da estrutura do dossel com o aparelho “armação de ponto inclinado” (*inclined point quadrat* - WARREN-WILSON, 1960), na foto a esquerda, e demonstração do toque em uma folha (foto a direita)

Ao longo do trajeto, à medida que ocorria o toque em diferentes estruturas das plantas, cada ocorrência era registrada especificando-se o componente morfológico tocado e a altura correspondente na graduação da haste. Uma última leitura de altura na haste graduada do equipamento era feita quando sua ponta atingia o solo, a qual era utilizada como valor de referência para cálculo das alturas efetivas dos toques realizados anteriormente. Esse procedimento foi repetido até que um mínimo de 100 toques fosse obtido por piquete, totalizando no mínimo 400 toques por tratamento. Os componentes foram classificados como folha (tecido de lâmina foliar verde), colmo (colmos e bainhas das folhas ou inflorescência) e material morto (tecidos necrosados e material morto, aderidos ou não ao perfilho). Para a determinação da distribuição espacial da densidade volumétrica dos componentes morfológicos do dossel foram utilizados os resultados das avaliações de massa de forragem e de composição morfológica. A massa total de cada componente foi dividida pelo número total de toques ocorridos nos mesmos, gerando-se a relação kg/ha do componente por toque. Em seguida, esse valor foi multiplicado

pelo número de toques registrados para cada componente em estratos verticais espaçados de 1 cm. Os resultados foram expressos em kg/ha de cada componente em cada estrato de 1 cm a partir do nível do solo, e foram agrupados nas mesmas 5 épocas do ano mencionadas anteriormente para as determinações de massa de forragem e composição morfológica.

Os dados foram analisados utilizando-se o PROC MIXED (modelos mistos) e o PROC REG do pacote estatístico do SAS® (*Statistical Analysis System*), versão 9.1 para Windows®. Para escolha da matriz de covariância foi utilizado o Critério de Informação de Akaike (WOLFINGER, 1993). Assim, foi possível detectar os efeitos das causas de variação principais (dose de N e época do ano) bem como da interação entre elas. Os efeitos de dose de N e época do ano e suas interações foram considerados fixos e o efeito de blocos foi considerado aleatório (LITTELL et al., 1996). As médias entre tratamentos foram estimadas utilizando-se o “LSMEANS” e a comparação entre elas, quando necessária, foi realizada por meio da probabilidade da diferença (“PDIFF”), usando o teste “t” de “Student” e um nível de significância de 5%.

2.3 Resultados

2.3.1 Massa de forragem e índice de área foliar

A massa de forragem dos pastos foi afetada pela dose de N ($P=0,0010$) e pela época do ano ($P<0,0001$), não havendo interação entre dose de N x época do ano ($P=0,2611$). Pastos adubados com 300 e 450 kg/ha de N apresentaram valores semelhantes de massa de forragem, porém superiores àqueles não adubados ou adubados com 150 kg/ha de N, os quais não diferiram entre si (Figura 7). Os maiores valores de massa de forragem foram registrados no início da primavera (Figura 8). O verão I foi caracterizado pelos menores valores de massa de forragem comparativamente às demais épocas do ano.

Figura 7 – Massa de forragem (kg/ha de MS) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Figura 8 – Massa de forragem (kg/ha de MS) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

O índice de área foliar (IAF) dos pastos variou com a dose de N ($P<0,0001$), época do ano ($P<0,0001$) e com a interação dose de N x época do ano ($P=0,0111$). De maneira geral, a aceleração do ritmo morfogênico dos pastos promoveu aumentos em IAF. Em ritmos morfogênicos mais lentos, representados pelos pastos não adubados e aqueles que receberam 150 kg/ha de N, os valores de IAF foram semelhantes no verão I e II e no final de primavera. No outono/inverno e início de primavera os pastos que receberam 150 kg/ha de N apresentaram maiores valores de IAF comparativamente aos pastos não adubados. Entre os ritmos morfogênicos mais acelerados, à exceção do outono/inverno, não houve diferença entre as doses de 300 e 450 kg/ha de N (Tabela 3). Os valores mais baixos de IAF durante todo o período experimental foram registrados no início da primavera. Nos verões I e II e no outono/inverno foram registrados os maiores valores de IAF, os quais não diferiram entre si ($P>0,05$).

Tabela 3 – Índice de área foliar de pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos morfogênicos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início de Primavera	Final de Primavera	Verão II	Médias
Sem adubação	2,97 Ba (0,260) ¹	2,13 Dab (0,190)	1,07 Cc (0,289)	2,10 Bb (0,151)	2,13 Bab (0,289)	2,07 D (0,086)
150	3,10 Ba (0,260)	3,00 Cab (0,190)	1,89 BCb (0,289)	2,60 Bab (0,151)	2,77 Ba (0,289)	2,66 C (0,086)
300	4,25 Aab (0,260)	4,24 Ba (0,190)	2,45 Abc (0,289)	3,53 Ab (0,151)	4,21 Aab (0,289)	3,74 B (0,086)
450	4,03 Ab (0,260)	4,97 Aa (0,190)	3,29 Ab (0,289)	3,63 Ab (0,151)	4,95 Aa (0,289)	4,18 A (0,086)
Médias	3,58 a (0,130)	3,58 a (0,095)	2,18 c (0,145)	2,95 b (0,076)	3,52 a (0,144)	

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P<0,05$)

¹Números entre parênteses representam o erro-padrão da média

2.3.2 Densidade volumétrica total e dos componentes morfológicos do pasto (kg/ha.cm de MS)

A densidade volumétrica total (DVT) foi afetada pela dose de N ($P=0,0024$) e pela época do ano ($P<0,0001$). Os maiores valores de DVT foram registrados nos pastos adubados com 450 kg/ha de N, os quais diferiram dos pastos não adubados, com valores 21,2% superiores, ou adubados com 150 kg/ha, com superioridade de 12,2 % (Figura 9). Não foram verificadas diferenças significativas entre a DVT de pastos que receberam 300 ou 450 kg/ha de N. Ao longo das épocas do ano os menores valores de DVT foram registrados no verão I. No início da primavera foram verificados os maiores valores para essa variável. Não houve diferença entre os

valores de DVT observados para o outono/inverno, final de primavera e verão II, apresentando valores intermediários entre o verão I e início da primavera (Figura 10).

Figura 9 – Densidade volumétrica total (DVT, kg de MS/ha.cm) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Figura 10 – Densidade volumétrica total (DVT, kg/ha.cm de MS) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Na Tabela 4 são apresentados os valores de densidade volumétrica de folhas e de colmos. A densidade volumétrica de folhas (DVF) variou com a dose de N ($P<0,0001$), época do ano ($P<0,0001$) e com a interação dose de N x época do ano ($P=0,0189$). Com exceção do verão I, época em que os valores variaram pouco entre os ritmos morfogenéticos dos pastos, os maiores valores foram registrados nos pastos adubados com 450 kg/ha de N. Houve diferença entre os tratamentos de 300 e 450 kg/ha de N apenas nas estações de outono/inverno e início de primavera. Os valores verificados para os pastos não adubados e aqueles adubados com 150 kg/ha de N foram semelhantes no verão I, final de primavera e verão II, diferindo no outono/inverno e início de primavera ($P<0,05$). Entre as épocas do ano, os menores valores de DVF foram registrados no início de primavera.

Tabela 4 – Densidade volumétrica de folhas e de colmos (kg/ha.cm de MS) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogenéticos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogênicos (Kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início de Primavera	Final de Primavera	Verão II	Médias
Densidade volumétrica de folhas						
Sem adubação	80,3 ABa (6,65) ¹	54,8 Db (3,03)	30,4 Cc (6,26)	52,1 Bb (3,92)	59,1 Bb (6,78)	55,3 D (2,15)
150	70,1 Ba (6,65)	71,1 Ca (3,03)	49,4 Bb (6,26)	61,5 Bab (3,92)	60,6 Bab (6,78)	62,5 C (2,15)
300	90,5 Aab (6,65)	87,3 Ba (3,03)	55,8 Bc (6,26)	76,3 Ab (3,92)	82,6 Aab (6,78)	78,5 B (2,15)
450	85,5 ABbc (6,65)	102,8 Aa (3,03)	80,8 Abc (6,26)	76,5 Ac (3,92)	94,4 Aab (6,78)	88,0 A (2,15)
Médias	81,6 a (3,33)	79,0 a (1,51)	54,1 c (3,13)	66,6 b (1,96)	74,2 ab (3,39)	
Densidade volumétrica de colmos						
Sem adubação	104,2 Aa (9,44)	93,1 Bab (11,10)	41,5 Cd (14,84)	65,4 Bc (7,24)	80,1 Cbc (11,20)	76,9 C (8,99)
150	112,1 Aa (9,44)	93,0 Ba (11,10)	69,3 BCb (14,84)	69,1 Bb (7,24)	101,4 CBa (11,20)	89,0 BC (8,99)
300	119,2 Aab (9,44)	110,9 Bab (11,10)	126,9 Aa (14,84)	99,3 Ab (7,24)	117,2 ABab (11,20)	114,7 AB (8,99)
450	109,3 Abc (9,44)	128,3 Aab (11,10)	107,7 Abc (14,84)	107,8 Abc (7,24)	138,8 Aa (11,20)	118,3 A (8,99)
Médias	111,2 a (4,72)	106,3 a (5,53)	86,3 b (7,42)	85,4 b (3,62)	109,4 a (5,59)	

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P<0,05$)

¹Números entre parênteses representam o erro-padrão da média

A densidade volumétrica de colmos (DVC) variou com a dose de N ($P=0,0263$), época do ano ($P<0,0001$) e com a interação dose de N x época do ano ($P=0,0002$). De forma semelhante ao descrito para DVF, à exceção do verão I, os maiores valores de DVC foram registrados nos

pastos adubados com 300 e 450 kg/ha de N, havendo diferença entre estes ritmos morfogênicos apenas no outono/inverno. Não houve diferença em DVC entre pastos não adubados e aqueles adubados com 150 kg/ha de N ($P>0,05$) durante todas as épocas do ano. Os menores valores de DVC foram registrados no início e final de primavera. As demais estações apresentaram valores superiores de DVC não diferiram entre si ($P>0,05$).

A densidade volumétrica de material morto (DVMM) variou apenas com a época do ano ($P<0,0001$). Os maiores valores de DVMM foram registrados durante o início da primavera e os menores durante os verões I e II (Figura 11).

Figura 11 – Densidade volumétrica de material morto (DVMM, kg/ha.cm de MS) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

2.3.3 Distribuição espacial da densidade volumétrica (kg/ha.cm de MS)

A Figura 12 descreve a distribuição espacial da densidade volumétrica no perfil do dossel a cada intervalo de 10 cm. A análise da distribuição da densidade volumétrica no perfil do dossel permitiu a distinção de três horizontes caracterizados pelas distintas proporções entre os componentes morfológicos. O horizonte inferior, com a maior proporção de material morto e colmos e pequena proporção de folhas; o horizonte intermediário, com destaque para a proporção de folhas e diminuição da presença de material morto; e o horizonte superior, predominando

maior disponibilidade de folhas. Na medida em que se acelerou o ritmo morfogênico do dossel observou-se um aumento na densidade volumétrica de folhas no horizonte intermediário, representando 23,1; 24,4; 26,1 e 27% da massa de forragem total, para pastos sem adubação ou recebendo 150, 300 e 450 kg/ha de N, respectivamente; e na densidade volumétrica de colmos no horizonte inferior, totalizando 12,1; 13,3; 13,5 e 14,3% da massa de forragem total, respectivamente, para pastos sem adubação ou adubados com 150, 300 e 450 kg/ha de N.

Figura 12 – Distribuição espacial dos componentes morfológicos da densidade volumétrica em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

2.3.4 Estrutura do dossel

A Figura 13 descreve a estrutura do dossel dos pastos em duas épocas do ano: época das águas (A), contemplando as médias entre as estações de verão I, final de primavera e verão II; e época da seca (B), referente às médias das estações de outono/inverno e início de primavera. Observa-se na época das águas que, independentemente do ritmo morfogênico das plantas, em cerca de 50% da porção superior da altura dos pastos houve predominância de folhas. No estrato inferior predominaram as frações colmo e material morto, havendo variação discreta na proporção destes nos pastos submetidos a ritmos morfogênicos mais acelerados (300 e 450 kg/ha de N) comparativamente àqueles mais lentos (0 e 150 kg/ha de N). Na época da seca, verifica-se que pastos submetidos a ritmos morfogênicos acelerados mantiveram maior proporção de folhas no horizonte superior. Os componentes colmos e material morto chegaram a representar 35 e 45% dos componentes morfológicos presentes no horizonte superior do dossel em pastos não adubados e/ou adubados com 150 kg/ha de N, respectivamente.

Figura 13 - Distribuição espacial dos componentes morfológicos (%) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes. Valores correspondentes à média da época das águas (A): estações de verão I, final de primavera e verão II; e da época da seca (B): estações de outono/inverno e início de primavera

2.4 Discussão

A estrutura do dossel é o resultado de alterações morfofisiológicas que ocorrem em nível de perfilhos em resposta a distúrbios promovidos pelo manejo do pastejo, e em nível de população por meio de variações em padrões de aparecimento e morte de perfilhos e de mecanismos desencadeados em resposta à competição por luz e outros fatores de crescimento no interior do dossel. Hodgson e Da Silva (2002) comentaram que as estratégias de manejo do pastejo devem ser utilizadas de forma a gerar uma condição de estrutura do dossel que favoreça respostas positivas em relação ao acúmulo de forragem e desempenho animal. Para isso é necessário identificar alvos ou metas de manejo (*sward target*) (HODGSON, 1990) capazes de manter condições estáveis entre processos aparentemente conflitantes (DA SILVA; NASCIMENTO JÚNIOR, 2007). Experimentos conduzidos com espécies forrageiras tropicais, realizados de forma análoga àqueles com plantas de clima temperado, tem demonstrado que a altura do dossel pode ser um indicador consistente (HODGSON, 1985), além de ser facilmente mensurável em condições de campo (HODGSON; DA SILVA, 2002). A altura preconizada para este experimento foi baseada em resultados de experimentos prévios, que demonstraram melhor combinação entre acúmulo de forragem e desempenho animal em pastos manejados a 30 cm de altura (ANDRADE, 2003; SBRISIA, 2004; SARMENTO, 2003).

Contudo, para a mesma condição de altura do dossel, a aceleração no ritmo morfogênico dos pastos por meio do uso de fertilizante nitrogenado promoveu aumentos em massa de forragem e densidade volumétrica total. Essas alterações são atribuídas a maiores taxas de alongamento de folhas em pastos adubados com N (MAZZANTI; LEMAIRE; GASTAL, 1994). Gastal e Nelson (1994) comentaram que o nitrogênio incrementa cerca de três a quatro vezes a taxa de alongamento de folhas (TAIF), sugerindo que essa seja a principal resposta morfogênica à adubação nitrogenada. Embora a TAIF seja a principal característica responsável pela aceleração do ritmo morfogênico das plantas forrageiras, a densidade populacional de perfilhos (DPP) possui importante papel no aumento em densidade volumétrica e massa de forragem em pastos adubados, conforme verificado por Fagundes et al. (2006) e Mesquita (2008). Segundo Cruz e Boval (2000), o nitrogênio pode incrementar a proporção de perfilhos em crescimento e, conseqüentemente, aumentar as taxas de perfilhamento. Esse comportamento foi verificado por Duru e Ducroq (2000) em *Dactylis glomerata* L. e em *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk (FAGUNDES et al., 2006). Experimentos têm demonstrado que o suprimento adequado de N

promove maior peso médio e densidade populacional de perfilhos (ALEXANDRINO et al., 2004; MORAIS et al., 2006). Além disso, o efeito do N sobre a ativação de gemas e aceleração no fluxo de tecidos em perfilhos individuais promove maior dinâmica de renovação de perfilhos no pasto, permitindo a manutenção de um perfil mais jovial da população de plantas, o que favorece o acúmulo, uma vez que perfilhos jovens apresentam maiores taxas de aparecimento e alongamento de folhas que perfilhos mais velhos (CARVALHO, 2002; BARBOSA, 2004) e melhor valor nutritivo da forragem produzida (SANTOS et al., 2006).

Essas características explicam os aumentos em densidade volumétrica de folhas (DVF) e de colmos (DVC) com a aceleração do ritmo morfogênico das plantas (Tabela 4) e a ausência de efeito dos ritmos morfogênicos sobre a densidade volumétrica de material morto ($P > 0,05$). Embora DVF e DVC tenham aumentado com os ritmos morfogênicos, observa-se que a proporção entre esses componentes manteve-se estável, com valores de DVF:DVC nos pastos não adubados e adubados com 150, 300 e 450 kg de N/ha correspondentes a 0,72, 0,70, 0,68 e 0,74, respectivamente. Mesquita (2008) comentou que a aceleração do ritmo morfogênico das plantas desencadeia uma resposta plástica importante em termos de acúmulo de forragem caracterizada por um “comportamento tampão” da dinâmica de crescimento do dossel. Dessa forma, os aumentos proporcionais em DVF e DVC consistem em um dos mecanismos de compensação da comunidade de plantas, atuando de forma a manter uma estrutura do dossel favorável ao maior crescimento promovido pela aceleração do ritmo morfogênico das plantas.

Embora a proporção entre os componentes folha e colmo tenha sido mantida relativamente estável, a aceleração do ritmo morfogênico resultou em aumento de IAF nos pastos. O efeito da aceleração do ritmo morfogênico sobre o IAF envolve aspectos dinâmicos de perfilhos individuais e da população de plantas. Chapman e Lemaire (1993) sintetizaram essas interações em espécies forrageiras de clima temperado. Os padrões de variação em espécies de clima tropical são semelhantes aos observados em espécies de clima temperado quando as condições de manejo favorecem a expressão da plasticidade fenotípica das plantas. Tais condições englobam ajustes em frequência e intensidade de desfolhação compatíveis com o ritmo de crescimento das plantas. Matthew et al. (2000) demonstraram que a otimização do IAF é conseguida pela relação entre três componentes: densidade populacional de perfilhos, número de folhas por perfilho e tamanho das folhas (área foliar). Os resultados de Fricke, McDonald e Mattson-Djos (1997) e Matthew et al. (2000) sugerem que o suprimento de N atua aumentando a

produção de células a partir das zonas de crescimento foliar, proporcionando aumentos na taxa de alongamento e no tamanho final das folhas (área da folha). Esse fato, aliado ao ritmo morfogênico em perfilhos individuais e padrões de aparecimento e morte de perfilhos mais acelerado, favorece a manutenção de uma população mais jovem (DPP), permitindo a manutenção de maiores valores de IAF ao longo das épocas do ano.

O efeito dos ritmos morfogênicos sobre a distribuição espacial dos componentes morfológicos foi pouco pronunciado (Figura 12), sendo a diferença expressa na densidade dos componentes por estrato (kg/ha.cm de MS), fato confirmado pelos resultados de DVT. Não foram registradas diferenças na distribuição dos componentes morfológicos ao longo do perfil vertical do dossel. No entanto, os valores de ângulo da folhagem (AG) verificados por Mesquita (2008) em experimento concomitante na mesma área experimental indicaram que pastos submetidos a ritmos morfogênicos mais lentos, representados por pastos não adubados ou adubados com 150 kg/ha de N, apresentavam arquitetura mais ereta relativamente àqueles submetidos a ritmos morfogênicos mais acelerados, representados por pastos adubados com 300 e 450 kg/ha de N. A modificação do ângulo da folhagem permite alterações no arranjo dos componentes morfológicos no perfil vertical e horizontal do dossel, consistindo em uma importante resposta estrutural do pasto, principalmente em resposta a competição por luz. Os resultados sugerem que, na medida em que o ritmo morfogênico é acelerado, ocorrem aumentos em massa de forragem e densidade volumétrica total e redução no ângulo da folhagem (Mesquita, 2008) como forma de manter a estrutura do dossel relativamente estável (Figuras 12 e 13).

Alterações na estrutura do dossel ocorrem em função da variação estacional da população de perfilhos e das taxas com que os processos morfogênicos ocorrem em perfilhos individuais. Grant et al. (1983) afirmaram que a variação estacional da radiação solar e da massa de forragem são os principais determinantes da densidade populacional de perfilhos em ecossistemas de pastagens, indicando que ajustes na população de plantas na área ocorrem constantemente. Segundo Matthew et al. (2000), a persistência e a produtividade das gramíneas são determinadas diretamente pelos efeitos combinados do aparecimento e morte de perfilhos. Esses padrões são variáveis em função da espécie forrageira e do regime de desfolhação imposto. Nas condições deste experimento foi observada uma estrutura de dossel bem definida em função das variações sazonais na disponibilidade de fatores de crescimento (Figura 13A e B). De maneira geral, esse padrão pode ser caracterizado pelo aumento na massa de forragem e densidade volumétrica total

no outono/inverno e início de primavera, sendo esse aumento consequência do maior acúmulo de material morto no perfil do dossel (Figura 11), já que a densidade volumétrica de folhas e de colmos diminuiu nessas estações (Tabela 4). Esse comportamento foi resultado das baixas taxas de lotação utilizadas nessa época do ano, diminuição esta necessária para manutenção da meta de altura de manejo adotada. Considerando que as taxas de aparecimento de perfilhos são drasticamente diminuídas e os processos morfogênicos limitados pela baixa disponibilidade dos fatores de crescimento, principalmente luz e precipitação, as taxas de mortalidade de perfilhos são aceleradas principalmente no início de primavera (SBRISSIA, 2004), o que resultou em redução do IAF dos pastos nessa época do ano (Tabela 3). Nas estações onde a precipitação e a disponibilidade de luz são reduzidas, a aceleração do ritmo morfogênico dos pastos foi capaz de manter um horizonte superior com maior proporção de folhas (Figura 13B). Essa característica traz vantagens no sentido de antecipar a ocupação dos pastos, favorecendo a renovação de tecidos na estação de crescimento seguinte. Contudo, quando se considera a estrutura do dossel dos pastos durante as estações onde existe disponibilidade de fatores de crescimento (Figura 13A), observa-se que a proporção dos componentes morfológicos no perfil do dossel não variou, resultado do ajuste eficiente realizado em taxa de lotação como forma de controlar e manter a meta de altura de manejo estabelecida (Figura 5).

Os resultados deste experimento confirmam as afirmações feitas por Hodgson e Da Silva (2002) e Da Silva (2004) de que é possível aliar elevada produção de forragem e desempenho animal quando os limites ecofisiológicos da planta são respeitados. O que se observa é que existe uma amplitude de manejo para cada espécie forrageira em que é possível manter uma produção de forragem eficiente (20 a 40 cm para o capim-marandu). Nessa amplitude, distintos níveis de produção animal podem ser obtidos – melhor desempenho individual em pastos mantidos mais altos ou maior ganho por unidade de área em pastos mantidos mais baixos - onde a prioridade depende de objetivos particulares do sistema de produção. Nessa condição de equilíbrio dinâmico, a aceleração do ritmo morfogênico dos pastos não altera a estrutura vertical do dossel. Contudo, promove melhorias na composição morfológica da massa de forragem caracterizadas por maior densidade volumétrica de folhas e colmos e aumentos em IAF. Nessa condição, gerada pela aceleração no ritmo morfogênico, maiores índices de produtividade podem ser alavancados como consequência de maiores taxas de lotação e, possivelmente, melhoria no desempenho dos animais.

2.5 Conclusão

A aceleração do ritmo morfogenético de pastos de capim-marandu manejados sob lotação contínua promove aumentos em densidade volumétrica total da massa de forragem, particularmente na densidade volumétrica de folhas e de colmos. Contudo, a estrutura vertical do dossel permanece relativamente estável dentro de uma amplitude considerável de ritmos morfogenéticos, sendo as diferenças função apenas das variações estacionais na disponibilidade dos fatores de crescimento. A utilização da altura como meta de manejo demonstrou ser eficiente na manutenção da estrutura do dossel estável, independente do ritmo morfogenético do pasto.

Referências

- ALEXANDRINO, E.; NASCIMENTO JUNIOR, D.; REGAZZI, A. J.; MOSQUIM, P. R.; ROCHA, F. C.; SOUZA, D. P. Características morfogenéticas e estruturais na rebrotação da *Brachiaria brizantha* cv. Marandu submetida a três doses de nitrogênio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 33, n. 6, p. 1372-1379, 2004.
- ANDRADE, F.M.E. **Produção de forragem e valor alimentício do capim-Marandu submetido a regimes de lotação contínua por bovinos de corte**. 2003. 125 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.
- BARBOSA, R.A. **Características morfofisiológicas e acúmulo de forragem em capim-Tanzânia (*Panicum maximum* Jacq. Cv. Tanzânia) submetido a frequência e intensidade de pastejo**. 2004. 119 p. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2004.
- BARTHAM, G. T. Experimental techniques: the HFRO sward stick. In: HILL FARMING RESEARCH ORGANIZATION. **Biennial Report**, Midlothian, 1985. p. 29-30.
- BRASIL. Ministério da Agricultura. Serviço Nacional de Pesquisa Agronômica. Comissão de Solos. **Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado de São Paulo**. Rio de Janeiro, 1960. 634 p. (Boletim, 12).
- CARVALHO, D.D. **Leaf morphogenesis and tillering behavior in single plants and simulated swards of Guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) cultivars**. 2002. 155 p. Thesis (Ph.D) – Massey University, Palmerston North, 2002.
- CHAPMAN, D.F.; LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: BAKER, M.J. (Ed.) **Grasslands for our world**. Wellington: SIR Publ., 1993. p. 55-64.

CRUZ, P.; BOVAL, M. Effect of nitrogen on some morphogenetic traits of temperate and tropical perennial forage grasses. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A. (Ed.). **Grassland ecophysiology and grazing ecology**. Wallingford: CABI Publ., 2000. p. 151-168.

DA SILVA, S.C. Understanding the dynamics of herbage accumulation in tropical grass species: the basis for planning efficient grazing management practices. In: SYMPOSIUM ON GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 2., 2004, Curitiba. **Anais...** Curitiba: UFPR, 2004. 1 CD-ROM.

DA SILVA, S.C.; NASCIMENTO JÚNIOR, D. Ecofisiologia da produção animal em pastagens e suas implicações sobre o desempenho e a produtividade de sistemas pastoris. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO ESTRATÉGICO DA PASTAGEM, 4., 2007, Viçosa. **Anais ...** Viçosa: Editora Suprema, 2007. p. 1-48.

DURU, M., DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. **Annals of Botany**, Oxford, v. 85, p. 645-653, 2000.

EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília: EMBRAPA, Produção de Informação, 1999. 412 p.

FAGUNDES, J. L.; FONSECA, D. M.; MORAIS, R. V.; MISTURA, C.; VITOR, C. M. T.; GOMIDE, J. A., NASCIMENTO JÚNIOR, D. ; SANTOS, M. E. R.; LAMBERTUCCI, D. M. Avaliação das características estruturais do capim-braquiária em pastagens adubadas com nitrogênio nas quatro estações do ano. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 35, n. 1, p. 30-37, 2006.

FRICKE, W.; McDONALD, A.J.S.; MATTSON-DJOS, L. Why do leaves and cells leaf of N-limited barley elongate at reduced rates? **Planta**, Heidelberg, v. 202, p. 522-530, 1997.

GASTAL, F., NELSON, C.J. Nitrogen use within the growing leaf blade of tall fescue. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 105, p. 191-197, 1994.

GASTAL, F.; BELANGER, G.; LEMAIRE, G. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. **Annals of Botany**, Oxford, v. 70, p. 437-442, 1992.

GONÇALVES, A.C. **Características morfogênicas e padrões de desfolhação em pastos de capim-marandu submetidos a regimes de lotação contínua**. 2002. 124 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.

GRANT, S.A.; BARTHRAM, G. T.; TORVELL, L.; KING, J.; SMITH, H. K. Sward management, lamina turnover and tiller population density in continuously stocked Lolium perenne-dominated swards. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 38, n. 4, p. 333-344, 1983.

HODGSON, J. The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pastures. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 15., 1985, Kyoto. **Proceedings...** Kyoto, 1985. p.63-66.

_____. **Grazing management—science into practice.** Essex: Longman Scientific & Technical, 1990. 203 p.

HODGSON, J.; DA SILVA, S.C. Options in tropical pasture management. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 39., 2002, Recife. **Anais...** Recife: SBZ, 2002. p. 180-202.

LACA, E. A.; LEMAIRE, G. Measuring sward structure. In: T'MANNETJE, L.; JONES, R. M. (Ed.). **Field and laboratory methods for grassland and animal production research.** New York: CABI, 2000. p. 103-122.

LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P. C. F. (Ed.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology.** Wallingford: CAB International, 2000. p. 265-288.

LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue fluxes in grazing plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems.** Wallingford: CAB International, 1996. p. 3-36.

LITTELL, R. C.; MILLIKEN, G. A.; STROUP, W. W.; WOLFINGER, R. D. **SAS system for mixed models.** Cary: SAS Institute, 1996. 633 p.

MATTHEW, C.; ASSUERO, S. G.; BLACK, C. K.; SACKVILLE HAMILTON, N. R. Tiller dynamics of grazed swards. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P. C. F. (Ed.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology.** Wallingford: CAB International, 2000. p. 127-150.

MAZZANTI, A.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F. The effect of nitrogen fertilization upon the herbage production of tall fescue swards continuously grazed with sheep. 1. Herbage growth dynamics. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 49, n. 3, p. 352-359, 1994.

MESQUITA, P. **Dinâmica do acúmulo de forragem em pastos de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu submetidos à lotação contínua e ritmos de crescimento contrastantes.** 2008. 87 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

MORAIS, R. V.; FONSECA, D. M.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; RIBEIRO JÚNIOR, J. I.; FAGUNDES, J. L.; MOREIRA, L. M.; MISTURA, C. MARTUSCELLO, J. A. Demografia de perfilhos basais em pastagem de *Brachiaria decumbens* adubada com nitrogênio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 35, n. 2, p. 380-388, 2006.

OMETTO, J.C. **Bioclimatologia vegetal.** São Paulo: Agronômica Ceres, 1981. 425 p.

SANTOS, P. M.; CORSI, M.; PEDREIRA, C. G. S.; LIMA, C. G. Tiller cohort development and digestibility in Tanzania guinea grass (*Panicum maximum* cv. Tanzania) under three levels of grazing intensity. **Tropical Grassland**, Peak Crossing, v. 40, p. 84-93, 2006.

SARMENTO, D.O.L. **Comportamento ingestivo de pastos em capim-marandu submetidos a regimes de lotação contínua**. 2003. 76 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

SBRISSIA, A.F. **Morfogênese, dinâmica do perfilhamento e do acúmulo de forragem em pastos de capim-Marandu sob lotação contínua**. 2004. 171 p. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2004.

WARREN WILSON, J. Inclined point quadrat. **New Phytology**, Oxford, v. 58, p. 92-101, 1960.

WERNER, J. C.; PAULINO, V. T.; CANTARELLA, H. Forrageiras. In: RAIJ, B. van; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A.; FURLANI, A.M.C. (Ed.). **Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo**. Campinas: Instituto Agrônômico, 1996. p. 263–273 (IAC. Boletim Técnico, 100).

WOLFINGER, R.D. Covariance structure selection in general mixed models. **Communications in Statistics Simulation and Computation**, Philadelphia, v. 22, n. 4, p. 1079-1106, 1993.

3 RESPOSTAS MORFOGÊNICAS E ESTRUTURAIS DE PASTOS DE CAPIM-MARANDU MANEJADOS SOB LOTAÇÃO CONTÍNUA E RITMOS MORFOGÊNICOS CONTRASTANTES

Resumo

O conhecimento das respostas morfogênicas e estruturais em perfilhos individuais e suas inter-relações é essencial para melhoria da eficiência das práticas de manejo comumente utilizadas. A aceleração no ritmo morfogênico através da adubação nitrogenada interfere sobre a expressão das respostas da planta, com reflexos importantes sobre os fluxos de crescimento e senescência e, conseqüentemente sobre a produtividade passível de ser obtida. O objetivo deste trabalho foi estudar as respostas morfogênicas e estruturais de pastos de capim-marandu manejados a uma altura constante de 30 cm sob lotação contínua e submetidos a ritmos morfogênicos contrastantes criados por meio do uso de adubação nitrogenada. Os tratamentos corresponderam à aplicação de três doses de nitrogênio (150, 300 e 450 kg/ha de N) mais o controle (sem adubação), e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 1.200 m²) segundo um delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições. Foram avaliadas as seguintes variáveis-resposta de janeiro de 2007 a abril de 2008: taxa de aparecimento de folhas (TA_{pF}), taxa de alongamento de folhas (TA_{IF}) e colmos (TA_{IC}), duração de vida das folhas (DVF), número de folhas por perfilho (NFP), o comprimento final das folhas expandidas (CFF) e colmos (CC) e a densidade populacional de perfilhos basais (DPP_b) e aéreos (DPP_a). A aceleração do ritmo morfogênico de pastos de capim-marandu sob lotação contínua foi expressa por meio de aumentos nas taxas de aparecimento e alongamento de folhas, com diminuição do intervalo de aparecimento de folhas sucessivas, o filocrono, e duração de vida das folhas. As características estruturais mais responsivas aos gradientes promovidos pelos distintos ritmos morfogênicos foram o comprimento final de folhas intactas e a densidade populacional de perfilhos basais e aéreos. Os ritmos morfogênicos não afetaram o número de folhas em expansão e senescentes e, portanto, o número de folhas vivas por perfilho, estando suas variações mais ligadas a flutuações estacionais na disponibilidade de outros fatores de crescimento. O ritmo morfogênico exerceu maior impacto sobre o fluxo de crescimento comparativamente ao fluxo de senescência em perfilhos individuais, o que aponta para possíveis melhorias na eficiência de utilização da forragem produzida.

Palavras – chave: Crescimento; Senescência; Fluxo de tecidos; Morfogênese; Nitrogênio

Abstract

Knowledge regarding the morphogenetic and structural characteristics of individual tillers and their interactions is essential for improving the efficiency of commonly used management practices. Acceleration of morphogenetic rhythm using nitrogen fertiliser interfere with plant

responses, and have important implications over the growth and senescence fluxes, affecting herbage production and productivity. The objective of this experiment was to evaluate the morphogenetic responses and the structural characteristics of continuously stocked marandu palisadegrass swards maintained at 30 cm and subjected to contrasting morphogenetic rhythms created by nitrogen fertilisation use. Treatments corresponded to three nitrogen application rates (150, 300 e 450 kg/ha de N) plus the control (no fertilisation) and were assigned to experimental units (1200 m² paddocks) according to a complete randomised block design, with four replications. The following response variables were measured from January 2007 to April 2008: leaf appearance rate (LAR), rates of leaf (LER) and stem (SER) elongation, leaf life span (LLS), number of live (NLL), expanding (NEL) and senescing (NSL) leaves per tiller, final leaf length of fully expanded leaves (FLL), stem length (SL), population density of basal (TPD_b) and aerial (TPD_a) tillers. Fast morphogenetic rhythms (swards fertilised with 300 and 450 kg/ha of N) were characterised by high LAR and LER, low phyllochron and LLS relative to slow rhythms (non fertilised swards and/or fertilised with 150 kg/ha of N). The most responsive structural characteristics to the contrasting morphogenetic rhythms used were FLL and TPD_b and TPD_a, with no variations in NEL, NSL and NLL. Variations in these last characteristics were more related to seasonal variations in climatic conditions. Contrasts in morphogenetic rhythms had a greater impact on growth relative to senescence fluxes of swards, suggesting the possibility for improving utilisation efficiency with rational use of nitrogen fertiliser.

Keywords: Growth; Senescence; Tissue flows; Morphogenesis; Nitrogen

3.1 Introdução

Durante o desenvolvimento do perfilho, na medida em que a planta cresce, a taxa de aparecimento de folhas diminui, o tempo de alongamento foliar e o comprimento da lâmina foliar aumentam, sendo essas mudanças concomitantes ao alongamento da bainha foliar. Essas modificações na estrutura do perfilho ocorrem segundo taxas variáveis de acordo com a época do ano, da disponibilidade de fatores de crescimento, principalmente temperatura e nitrogênio, e das características de desenvolvimento da espécie forrageira considerada (DURU; DUCROCQ, 2000a). Diversos autores ressaltam a importância do suprimento de N na expressão das variáveis morfológicas básicas em nível de perfilho, como a taxa de alongamento foliar (TAIF) e o comprimento final das folhas (GASTAL; BELANGER; LEMAIRE, 1992; CRUZ; BOVAL, 2000; MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989). O nitrogênio aumenta o número de células em divisão (zona de divisão celular) e a velocidade do alongamento celular (zona alongamento) (FRICKE; McDONALD; MATTSON-DJOS, 1997; SCHNYDER et al., 2000; MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989), o que acelera a TAIF e aumenta o comprimento final das folhas, acelerando o ritmo morfológico das plantas. Segundo Suplick et al. (2002) e Cruz e Boval

(2000), estudos avaliando o efeito do N sobre a taxa de aparecimento de folhas (TApF) ou filocrono são escassos e os resultados disponíveis são conflitantes. Suplick et al. (2002) demonstraram resposta quadrática negativa da TApF em relação ao aumento na disponibilidade de N em *Panicum virgatum* L., diferentemente dos resultados relatados por Alexandrino et al. (2004) para *Brachiaria brizantha* cv. Marandu e por Martuscello et al. (2005) para *Brachiaria brizantha* cv. Xaraés, os quais demonstraram aumentos lineares na TApF com o suprimento de N. Duru e Ducrocq (2000a) comentaram que variações na TApF estão relacionadas com o comprimento do pseudocolmo, ou seja, a plasticidade da planta em promover variações no alongamento das bainhas foliares. Essa relação pode ser o fator chave nas distintas respostas em TApF ao suprimento de N encontradas na literatura para distintas espécies forrageiras. Outra importante resposta das plantas à fertilização nitrogenada é o aumento em densidade populacional de perfilhos e acúmulo de forragem com a aceleração do ritmo morfogênico, como demonstrado por Duru e Ducrocq (2000ab) em pastos de *Dactylis glomerata* (L.) cv. Lude. Embora a senescência foliar tenha aumentado com o suprimento de N, o acúmulo líquido foi maior em pastos adubados comparativamente àqueles que não receberam nitrogênio, independentemente do regime de desfolhação ter sido severo ou leniente.

A desfolhação representa um importante distúrbio em comunidades de plantas forrageiras, pois modifica os padrões de interceptação luminosa e as relações de competição entre plantas em função do pastejo seletivo, interferindo na morfologia do perfilho e, portanto, no crescimento do pasto (DURU; DUCROCQ, 2000ab; DA SILVA; NASCIMENTO JR., 2007). As respostas desencadeadas pelas plantas pastejadas variam em função do regime de desfolhação (intensidade e frequência), época do ano e estágio fenológico da planta no momento da desfolhação. A compreensão dos efeitos do pastejo sobre as plantas forrageiras requer o conhecimento e análise das alterações morfológicas e fisiológicas, condição em que a morfogênese assume papel importante como forma de elucidar os mecanismos adaptativos desenvolvidos em resposta à desfolhação e suas consequências sobre a morfologia e estrutura de perfilhos (DA SILVA; NASCIMENTO JÚNIOR, 2007).

Assim, a utilização da adubação nitrogenada como estratégia para aumentar a produtividade das pastagens deve ser cautelosa. Diversos autores alertam para a necessidade primária do conhecimento das respostas morfofisiológicas da espécie forrageira utilizada à aceleração no ritmo morfogênico para que os ganhos em produtividade sejam duradouros e

efetivos (SUPLICK et al., 2002; SCHNYDER et al., 2000; LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000). A utilização dessa estratégia de forma equivocada pode causar prejuízos à estrutura do dossel, elevadas perdas por senescência, e efeitos negativos sobre o desempenho animal e da pastagem (DA SILVA; CORSI, 2003).

O objetivo deste trabalho foi descrever as respostas morfogênicas e estruturais de pastos de capim-marandu (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu) manejados sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes criados por meio da adubação nitrogenada.

3.2 Material e métodos

O trabalho foi conduzido de janeiro de 2007 a abril de 2008 na Unidade Experimental de Plantas Forrageiras - UEPF - do Departamento de Zootecnia da E. S. A. “Luiz de Queiroz”, pertencente à Universidade de São Paulo. A área está localizada a 546 m de altitude, nas coordenadas geográficas aproximadas de 22°42’ de latitude sul e 47°37’ de longitude oeste (OMETTO, 1981), município de Piracicaba, estado de São Paulo. O relevo da área experimental é suave a moderadamente ondulado, e o solo classificado como Nitossolo Vermelho eutroférico, com horizonte A moderado e textura variando de argilosa a muito argilosa (EMBRAPA, 1999). Para fins de avaliação da fertilidade do solo foram realizadas amostragens na camada de 0–20 cm antes do início do período experimental. A análise de solo revelou valores satisfatórios de pH e teores de nutrientes (Tabela 1) relativamente às exigências da espécie em estudo (WERNER; PAULINO; CANTARELLA, 1996), a *Brachiaria brizantha* (Hochst ex A. Rich) Stapf. cv Marandu, não havendo, portanto, necessidade de realização de adubações outras que não a nitrogenada.

Tabela 1 – Resultado da análise química de solo da área experimental

Bloco	Ph	MO g.dm ⁻³	P mg. dm ⁻³	K	Ca	Mg	Al mmol c dm ⁻³	H+Al	SB	T	V (%)
I	5,2	43,7	50,7	8,3	57,5	19,2	0,0	37,0	85,0	122,0	69,7
II	5,2	44,2	57,8	8,3	58,8	17,8	0,0	38,0	84,8	122,7	69,0
III	5,0	39,8	64,5	5,5	56,5	14,3	0,0	48,3	76,3	124,5	61,0
IV	4,8	38,7	75,5	4,5	70,0	12,8	1,2	53,8	87,0	140,7	62,2

A área experimental foi subdividida em blocos com quatro piquetes de 1200 m² cada (Figura 1), totalizando 16 piquetes e uma área de aproximadamente 2,0 ha. O clima da região, de acordo com a classificação de Koppen, é o Cwa, mesotérmico úmido subtropical de inverno seco,

com temperaturas médias inferiores a 18°C no mês mais frio e superiores a 22°C na época mais quente (BRASIL, 1960). Os dados climáticos referentes ao período experimental foram coletados na estação experimental meteorológica da ESALQ (Figura 2), distante cerca de 500 m da área experimental, e foram utilizados para o cálculo do extrato do balanço hídrico mensal considerando-se uma capacidade de armazenamento de água no solo de 50 mm (Figura 3).

Figura 1 – Croqui da área experimental em imagem de satélite (Fonte: Software *Google Earth* – acesso *on line* em 01/08/2008); B I , B II, B III e B IV: blocos 1 a 4, com os respectivos tratamentos (Sem adubação (0), 150, 300 e 450 kg de N/ha) em cada parcela

Figura 2 – Médias mensais históricas (□ --) e do período experimental (■ --), respectivamente, de precipitação (PPT, mm/mês) e temperatura (Temp, °C) - janeiro de 2007 a abril de 2008

Figura 3 – Extrato do balanço hídrico mensal de dezembro de 2006 a abril de 2008. Setas indicam as épocas de aplicação de fertilizante nitrogenado

Os piquetes de capim-marandu foram roçados em abril de 2006 a uma altura de 10 cm do solo. Após a roçada a altura dos pastos começou a ser monitorada semanalmente, e quando atingiu cerca de 20 cm passou a ser monitorada duas vezes por semana até o final do experimento. A cada procedimento de avaliação eram tomadas 100 leituras por piquete utilizando-se um bastão medidor (“*sward stick*”) (BARTHAM, 1985) ao longo de quatro linhas transectas (25 pontos por transecta) em formato de zig-zag (Figura 4). Adotou-se como meta de manejo a altura média dos pastos de 30 cm, admitindo-se variação de 10% (27 a 33 cm). Essa meta de altura foi baseada nos trabalhos de Gonçalves (2002), Andrade (2003) e Sbrissia (2004) em sequência anterior de experimentos na mesma área experimental, que demonstraram estabilidade de produção de forragem na faixa de altura entre 20 e 40 cm e maior produtividade animal em pastos mantidos a 30 cm. Animais começaram a ser adicionados aos piquetes à medida que o limite inferior de variação da meta de manejo começou a ser alcançado, a partir de outubro de 2006. O início das avaliações e do período experimental, contudo, ocorreu somente a partir de janeiro de 2007, e se estendeu até abril de 2008. A Figura 5 mostra a variação das alturas em cada tratamento ao longo do período experimental.

Figura 4 – Sentido do caminhamento na avaliação da altura do dossel e aparelho “*sward stick*”(BARTHAM, 1985) utilizado para realização das medições

Figura 5 – Altura média (cm) dos pastos de capim-marandu manejados sob lotação contínua de outubro de 2006 a abril de 2008

A altura média do dossel durante o período experimental foi de 29,7 cm, variando de 27,8 a 31,0 cm. O pastejo foi realizado por novilhas das raças Nelore e Canchim, com peso corporal médio inicial variando de 250 a 280 kg. O método de pastejo utilizado foi lotação contínua com taxa de lotação variável, sendo que os animais foram adicionados ou retirados dos piquetes de acordo com a necessidade para manutenção da meta de altura (média de 30 cm com amplitude de 27 a 33 cm). Os animais foram pesados imediatamente antes do início e regularmente a cada quatro semanas durante todo o experimento após jejum de 12 horas de água e alimento.

Os tratamentos corresponderam a quatro ritmos morfogênicos gerados por meio da ausência (controle) e adubação dos pastos com 150, 300 e 450 kg/ha de N utilizando o fertilizante nitrato de amônio em sua forma pura. Nos tratamentos de adubação as doses foram divididas em quatro parcelas iguais e aplicadas nas datas apresentadas na Tabela 2.

Tabela 2 – Datas e doses de aplicação de nitrogênio utilizadas nas unidades experimentais

Ritmos Morfogênicos - Doses utilizadas (kg/ha de N por ano)				
Datas de aplicação	Sem adubação	150	300	450
Ano I (2006/2007):				
19/12/2006	-	37,5	75,0	112,5
16/01/2007	-	37,5	75,0	112,5
23/02/2007	-	37,5	75,0	112,5
23/03/2007	-	37,5	75,0	112,5
Ano II (2007/2008):				
20/12/2007	-	37,5	75,0	112,5
17/01/2008	-	37,5	75,0	112,5
14/02/2008	-	37,5	75,0	112,5
13/03/2008	-	37,5	75,0	112,5

As avaliações foram iniciadas somente após todos os pastos terem atingido a meta de altura planejada e apresentarem animais em pastejo (início da lotação contínua). Dessa forma, o período experimental foi iniciado em janeiro de 2007 e encerrado em abril de 2008, permitindo o acompanhamento de duas estações de crescimento consecutivas (2006/2007 e 2007/2008). As avaliações foram agrupadas em cinco épocas do ano, definidas da seguinte maneira: verão 1 (janeiro a março de 2007), outono/inverno (abril a agosto de 2007), início de primavera (setembro a meados de novembro de 2007), final de primavera (meados de novembro e dezembro de 2007) e verão 2 (janeiro a meados de abril de 2008).

Para avaliação das características morfogênicas e estruturais foram escolhidos tres pontos representativos da condição média do pasto em cada unidade experimental com o auxílio de barras de metal de 2 m de comprimento graduadas a cada 20 cm. Nesses locais foram marcados 10 perfilhos por barra, os quais foram identificados e numerados por meio de anel plástico (Figura 6).

Figura 6 – Detalhe da identificação dos perfilhos e numeração das folhas (foto da esquerda), medida das folhas (centro) e detalhe da régua de marcação de perfilhos (foto direita)

Em função da acelerada renovação de tecidos nas épocas de maior crescimento (verão), os perfilhos foram monitorados a cada três e quatro dias (duas vezes por semana), sendo um novo grupo de perfilhos marcado a cada quatro semanas. Nas estações de outono/inverno e início de primavera, em função da reduzida taxa de renovação de tecidos, os perfilhos foram monitorados a cada sete dias, sendo remarcados a cada oito semanas. Assim, cada unidade experimental compreendia 30 perfilhos, totalizando 120 perfilhos por tratamento a cada ciclo de coleta de dados (quatro ou oito semanas dependendo da época do ano).

Em cada procedimento de avaliação cada perfilho marcado era classificado como basal ou aéreo. Nestes as folhas eram numeradas e classificadas como intactas ou desfolhadas e como folhas em expansão (sem lígula visível), folhas expandidas (lígula visível) ou folhas que não apresentassem crescimento (por vezes a lígula ficava posicionada internamente à bainha, dificultando sua visualização) e folhas senescentes (quando apresentavam alguma porção da lâmina foliar iniciando o processo de senescência). Folhas em que mais de 50% do comprimento do limbo foliar estivesse comprometido pela senescência foram consideradas mortas. O comprimento do limbo foliar foi medido de acordo com o estágio de desenvolvimento das folhas. Para folhas expandidas foi considerado o comprimento da ponta da folha até a lígula. Para folhas em expansão, o procedimento foi semelhante, apenas o referencial de medida passou a ser a lígula da última folha expandida (DURU; DUCROCQ, 2000b). Para folhas em senescência foi considerado o comprimento da lâmina foliar a partir da lígula até o ponto onde o processo de senescência tinha avançado. O comprimento do colmo (colmo + bainhas) foi medido como sendo a distância entre o nível do solo (perfilhos basais) ou de inserção do perfilho (perfilhos aéreos) até a lígula da última folha expandida.

A mensuração da densidade populacional de perfilhos foi realizada mensalmente por meio de contagens do número total de perfilhos contidos no interior de três retângulos de 0,25 m² (1,0 x 0,25 m) por unidade experimental. Os perfilhos foram classificados em basais e aéreos, sendo contabilizados separadamente os perfilhos reprodutivos (que apresentavam a inflorescência visível).

A partir dessas informações foram calculadas as seguintes variáveis morfogênicas e estruturais:

- **taxa de aparecimento de folhas** – TApF (folhas/perfilho.dia): divisão do número médio de folhas surgidas por perfilho pelo número de dias do intervalo de avaliação;

- **filocrono** – Fil (dias): inverso da taxa de aparecimento de folhas;
- **taxa de alongamento de folhas** – TAlF (cm/perfilho.dia): divisão da variação média do comprimento das lâminas foliares em expansão por perfilho pelo número de dias do intervalo de avaliação;
- **comprimento final das folhas expandidas** – CFF (cm): comprimento final das lâminas foliares, sendo consideradas apenas àquelas não desfolhadas;
- **taxa de alongamento de colmos** – TAlC (cm/dia.perfilho): divisão da variação média em comprimento de colmo por perfilho pelo número de dias do período de avaliação;
- **comprimento médio de colmo (colmo + pseudocolmo) (cm)** – CC: distância entre a lígula da última folha expandida em relação ao solo ou à inserção no perfilho de origem, no caso de perfilhos basais ou aéreos, respectivamente;
- **duração de vida das folhas** – DVF (dias): intervalo, em dias, do aparecimento da folha até sua total senescência, estimada pela equação proposta por Lemaire e Chapman (1996), em que $DVF = NFV \times Fil$.
- **taxa de senescência de folhas** – TSF (cm/perfilho.dia): divisão da variação média em comprimento da porção senescente da lâmina foliar por perfilho pelo número de dias do intervalo de avaliações;
- **número de folhas vivas por perfilho** – NFV: obtido a partir do número médio de folhas em expansão, expandidas e em senescência por perfilho. Foram excluídas as folhas que apresentassem mais de 50% do limbo foliar em processo de senescência;
- **Densidade populacional de perfilhos** – DPP (perfilhos/m²): número de perfilhos por unidade de área.

Os conjuntos de dados, antes de serem submetidos à análise de variância, foram testados com a finalidade de assegurar que as prerrogativas básicas – aditividade do modelo, independência dos erros, normalidade dos dados e homogeneidade de variâncias – estavam sendo respeitadas. A análise de variância foi realizada utilizando-se o PROC MIXED (modelos mistos) do pacote estatístico do SAS® (*Statistical Analysis System*), versão 9.1 para Windows®. A opção pelo uso do procedimento MIXED se deu em função da natureza de medidas repetidas dos dados (coletados sequencialmente no tempo), uma vez que tal procedimento permite maior flexibilidade no sentido de modelar as estruturas de covariância. O procedimento fornece uma rica

classificação de tipos de matrizes de covariância para serem selecionadas, possibilitando detectar os efeitos das causas de variação principais (ritmos morfogenéticos e épocas do ano) assim como a interação entre elas. Os efeitos de ritmo morfogenético, época do ano e suas interações foram considerados fixos e o efeito de blocos foi considerado aleatório (LITTELL et al., 1996). A escolha da matriz de covariância foi realizada utilizando-se o “Critério de Informação de Akaike” (AIC) (WOLFINGER, 1993), e as médias dos tratamentos estimadas utilizando-se o “LSMEANS”. Quando necessária, a comparação entre elas foi realizada por meio da probabilidade da diferença (“PDIFF”), usando o teste “t” de “Student” e adotando-se um nível de significância de 5%.

3.3 Resultados

3.3.1 Características Morfogenéticas:

3.3.1.1 Taxa de aparecimento de folhas (folha/perfilho.dia)

Houve efeito de ritmo morfogenético ($P=0,0083$), época do ano ($P<0,0001$) e da interação ritmo morfogenético x época do ano ($P=0,0169$) sobre a taxa de aparecimento de folhas (TApF). Para todos os ritmos morfogenéticos avaliados, as estações de verão I, verão II e final de primavera apresentaram os maiores valores de TApF, sendo o outono/inverno e início de primavera as estações em que foram registrados os menores valores de todo o período experimental. De maneira geral, pastos que receberam 450 kg/ha de N mantiveram valores superiores de TApF ao longo das estações avaliadas, comparativamente aos demais ritmos morfogenéticos (Figura 3).

Tabela 3 - Taxa de aparecimento de folhas (folha/perfilho.dia) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogenéticos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogenéticos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	0,061 Da (0,0033)	0,040 ABb (0,0051)	0,039 Ab (0,0071)	0,068 Ba (0,0068)	0,062 Ba (0,0079)
150	0,078 Ca (0,0033)	0,039 Bb (0,0051)	0,040 Ab (0,0071)	0,081 ABa (0,0068)	0,079 ABa (0,0079)
300	0,089 Bab (0,0033)	0,050 Ac (0,0051)	0,038 Ac (0,0071)	0,075 Bb (0,0068)	0,096 Aa (0,0079)
450	0,102 Aa (0,0033)	0,050 Ab (0,0051)	0,046 Ab (0,0071)	0,097 Aa (0,0068)	0,098 Aa (0,0079)
Média	0,083 a (0,0016)	0,043 b (0,0025)	0,041 b (0,0035)	0,081 a (0,0034)	0,084 a (0,0039)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

^l Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.1.2 Filocrono (dias/folha)

Houve efeito de ritmo morfogenético ($P=0,0002$), época do ano ($P < 0,0001$) e da interação ritmo morfogenético x época do ano ($P=0,0004$) para o filocrono (Fil). Ao longo das estações do ano, os menores valores de Fil foram registrados durante o verão I e II e final de primavera e os maiores no início de primavera. Durante o outono/inverno foram registrados valores intermediários. Esse padrão de variação foi observado em todos os ritmos morfogenéticos, conforme descrito na Tabela 4. Com exceção do início de primavera, pastos submetidos ao ritmo morfogenético mais acelerado (adubados com 450 kg/ha de N) apresentaram os menores valores de Fil.

Tabela 4 - Filocrono (Fil, em dias/folha) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogenéticos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogenéticos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	17,3 Ac (1,23)	28,0 Ab (1,66)	79,0 Aa (15,70)	15,0 Ac (0,86)	17,9 Ac (1,08)
150	13,0 Bc (1,23)	34,8 Ab (1,66)	65,9 Aa (15,70)	14,4 Ac (0,86)	13,5 Ac (1,08)
300	11,5 BCd (1,23)	23,7 Bb (1,66)	69,6 Aa (15,70)	14,3 Ac (0,86)	10,9 Bd (1,08)
450	10,0 Cc (1,23)	22,6 Bc (1,66)	64,3 Aa (15,70)	11,1 Bb (0,86)	11,2 Bc (1,08)
Média	13,0 c (0,61)	17,3 b (0,83)	69,7 a (7,85)	13,7 c (0,43)	13,5 c (0,54)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

^l Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.1.3 Taxa de alongamento de folhas (cm/perfilho.dia)

Houve efeito de ritmo morfogenico ($P=0,0304$), época do ano ($P<0,0001$) e da interação ritmo morfogenico x época do ano ($P=0,0098$) para a taxa de alongamento de folhas (TAIF). Pastos submetidos a ritmos morfogenicos mais acelerados, representados pelas doses de 300 e 450 kg/ha de N, demonstraram valores superiores durante os verões I e II e outono/inverno comparativamente aos ritmos morfogenicos mais lentos (pastos sem adubação ou adubados com 150 kg/ha de N), os quais foram semelhantes em todas as estações (Tabela 5).

Tabela 5 - Taxa de alongamento de folhas (cm/perfilho.dia) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogenicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogenicos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	0,79 Cb (0,121)	0,44 Bc (0,033)	0,69 Ab (0,097)	0,84 Bab (0,105)	1,05 Ca (0,110)
150	1,05 BCa (0,121)	0,42 Bc (0,033)	0,68 Ab (0,097)	0,95 ABa (0,105)	1,13 BCa (0,110)
300	1,24 ABb (0,121)	0,58 Ac (0,033)	0,67 Ac (0,097)	1,12 ABb (0,105)	1,50 Aa (0,110)
450	1,50 Aa (0,121)	0,58 Ac (0,033)	0,64 Ac (0,097)	1,23 Ab (0,105)	1,41 ABab (0,110)
Média	1,14 b (0,060)	0,50 d (0,016)	0,67 c (0,049)	1,03 b (0,053)	1,27 a (0,055)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P<0,05$)

¹ Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.1.4 Taxa de alongamento de colmos (cm/perfilho.dia)

A taxa de alongamento de colmos (TAIC) variou somente com a época do ano ($P<0,0001$). Os maiores valores foram registrados nos verões I e II. As estações de outono/inverno, início e final de primavera não diferiram entre si, representando, em média, valores de TAIC 63% menores àqueles registrados durante os verões I e II (Figura 7).

Figura 7 – Taxa de alongamento de colmos (TAIC, em cm/perfilho.dia) em pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

3.3.1.5 Duração de vida das folhas (dias/folha)

A duração de vida das folhas (DVF) variou com o ritmo morfogênico ($P=0,0002$), época do ano ($P<0,0001$) e com a interação ritmos morfogênico x época do ano ($P=0,0072$). Com exceção do início de primavera, época em que não houve diferença entre ritmos morfogênicos, pastos submetidos ao ritmo morfogênico mais acelerado (adubados com 450 kg/ha de N) apresentaram os menores valores de DVF. De maneira geral, os maiores valores de DVF foram registrados nos pastos submetidos ao ritmo morfogênico mais lento (não adubados) (Tabela 6).

Tabela 6 - Duração de vida das folhas (dias/folha) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogenéticos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogênicos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	62,2 Acd (2,60)	105,5 ABb (7,50)	267,4 Aa (52,10)	56,3 Ad (3,80)	74,9 Abc (3,95)
150	48,1 Bb (2,60)	124,2 Aa (7,50)	205,6 Aa (52,10)	49,0 Ab (3,80)	49,7 Bb (3,95)
300	39,9 BCcb (2,60)	89,1 Bb (7,50)	223,0 Aa (52,10)	49,5 Ac (3,80)	38,3 BCd (3,95)
450	34,7 Cc (2,60)	85,2 Bb (7,50)	232,2 Aa (52,10)	36,4 Bc (3,80)	37,3 Cc (3,95)
Média	46,2 c (1,30)	101,0 b (3,80)	232,0 a (26,00)	47,8 c (1,90)	50,1 c (1,95)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

¹ Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.1.6 Taxa de senescência (cm/perfilho.dia)

A taxa de senescência de folhas (TSeF) variou com a época do ano ($P < 0,0001$) e com a interação ritmo morfogenético x época do ano ($P = 0,0037$). Pastos submetidos aos ritmos morfogenéticos mais lentos (sem adubação ou adubados com 150 kg/ha de N) registraram menores valores de TSeF no outono/inverno, final de primavera e verão II. Para os pastos submetidos a ritmos morfogenéticos mais acelerados (adubados com 300 e 450 kg/ha de N) os valores registrados no verão I e II, outono/inverno e final de primavera não diferiram entre si. No início de primavera foram registrados os maiores valores de TSeF em todos os ritmos morfogenéticos avaliados.

Tabela 7 - Taxa de senescência de folhas (cm/perfilho.dia) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogenéticos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogênicos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	0,116 Aa (0,0077)	0,075 Ab (0,0084)	0,157 Aa (0,0124)	0,120 Abc (0,0230)	0,058 BCc (0,0077)
150	0,090 ABab (0,0077)	0,068 Abc (0,0084)	0,127 Aa (0,0124)	0,079 Aabc (0,0230)	0,043 Cc (0,0077)
300	0,068 Bb (0,0077)	0,092 Ab (0,0084)	0,154 Aa (0,0124)	0,075 Ab (0,0230)	0,077 ABb (0,0077)
450	0,078 ABb (0,0077)	0,074 Ab (0,0084)	0,150 Aa (0,0124)	0,076 Ab (0,0230)	0,087 Ab (0,0077)
Média	0,088 b (0,0065)	0,077 bc (0,0042)	0,142 a (0,0064)	0,088 bc (0,0115)	0,066 c (0,0038)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

¹ Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.2 Características Estruturais

3.3.2.1 Número de folhas por perfilho

Houve efeito apenas de época do ano para número de folhas em expansão (NFex; $P=0,0169$) e número de folhas senescentes (NFsen; $P<0,0001$) (Figura 8A e B). Os maiores valores de NFex foram registrados no final de primavera e no verão II e os menores no verão I e outono/inverno. Valores intermediários foram registrados no início de primavera. Quanto ao NFsen, os maiores valores foram registrados durante o início de primavera, seguidos daqueles registrado durante o outono/inverno. As demais estações do ano apresentaram valores menores, os quais não diferiram entre si.

Figura 8 – Número de folhas em expansão (NFex, A) e número de folhas senescentes por perfilho (NFsen, B) em pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

O número de folhas vivas por perfilho (NFV) variou em função do ritmo morfogênico ($P=0,0056$), época do ano ($P=0,012$) e da interação ritmo morfogênico x época do ano ($P=0,0054$). De forma geral, o NFV variou de 3,3 a 4,4. Diferenças entre os ritmos morfogênicos avaliados foram verificadas apenas durante o início de primavera, onde pastos adubados com 150

kg/ha de N apresentaram menor NFV que pastos submetidos aos demais ritmos morfogênicos e durante o verão II, em que pastos submetidos ao ritmo morfogênico mais lento (sem adubação) apresentaram os maiores valores de NFV relativamente aos demais (Tabela 8).

Tabela 8 - Número de folhas vivas por perfilho em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogênicos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	3,8 Ab (0,18)	3,7 Ab (0,12)	3,6 ABb (0,08)	3,7 Ab (0,20)	4,4 Aa (0,12)
150	3,6 Aab (0,18)	3,6 Aa (0,12)	3,3Cb (0,08)	3,4 Aab (0,20)	3,6 Bab (0,12)
300	3,5 Aab (0,18)	3,7 Aa (0,12)	3,5 BCb (0,08)	3,6 Aab (0,20)	3,5 Bab (0,12)
450	3,4 Aab (0,18)	3,7 Aa (0,12)	3,8 Aa (0,08)	3,3 Aab (0,20)	3,3 Bb (0,12)
Média	3,6 ab (0,09)	3,7 a (0,06)	3,5b (0,04)	3,5 ab (0,10)	3,7 ab (0,06)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

¹ Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.2.2 Comprimento final das folhas expandidas (cm)

O comprimento final das folhas expandidas (CFF) foi afetado pelo ritmo morfogênico ($P=0,0319$), época do ano ($P=0,0131$) e pela interação ritmo morfogênico x época do ano ($P=0,0431$). As variações em CFF ao longo das épocas do ano seguiram padrões semelhantes entre os ritmos morfogênicos avaliados, onde os verões I e II e final de primavera apresentaram folhas com menor comprimento, sendo os maiores valores registrados no início de primavera. Houve diferença entre os ritmos morfogênicos avaliados no outono/inverno, início de primavera e verão II, onde, de maneira geral, foram registrados maiores valores de CFF em pastos que receberam 450 kg/ha de N (Tabela 9).

Tabela 9 - Comprimento final das folhas expandidas (cm) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogenéticos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogênicos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	13,6 Abc (0,95)	13,8 Bc (0,59)	17,8 Ba (1,03)	16,0 Aabc (1,34)	15,4 Bb (0,50)
150	15,3 Ac (0,95)	17,6 Aab (0,59)	19,8 ABa (1,03)	16,3 Abc (1,34)	14,4 Bc (0,50)
300	14,3 Ac (0,95)	16,7 Ab (0,59)	20,1 ABa (1,03)	15,8 Abc (1,34)	18,9 Aa (0,50)
450	16,0 Ab (0,95)	16,4 Ab (0,59)	21,2 Aa (1,03)	16,1 Ab (1,34)	17,7 Ab (0,50)
Média	14,8 c (0,47)	16,1 b (0,30)	19,7 a (0,51)	16,0 bc (0,67)	16,6 b (0,25)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

¹ Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.2.3 Comprimento de colmo (cm)

O comprimento de colmo (CC) foi influenciado pela época do ano ($P=0,0131$) e pela interação ritmo morfogenético x época do ano ($P=0,0431$). Não houve diferença em CC entre as épocas do ano nos pastos submetidos a ritmos morfogenéticos mais acelerados (adubados com 300 e 450 kg/ha de N). Nos ritmos morfogenéticos mais lentos, representados pelos pastos não adubados ou adubados com 150 kg/ha de N, os menores valores de CC foram registrados no início de primavera. Diferenças entre ritmos morfogenéticos avaliados foram registradas somente no verão II, onde pastos que receberam 150 kg/ha de N apresentaram os menores valores, contudo, não diferindo daqueles que receberam 300 ou 450 kg/ha de N (Tabela 10).

Tabela 10 - Comprimento de colmo (cm) em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogenéticos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogênicos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	17,4 Aab (0,95)	16,9 Aab (1,16)	15,4 Ab (1,27)	15,0 Ab (1,65)	18,4 Aa (1,14)
150	16,4 Aab (0,95)	16,5 Aa (1,16)	14,6 Ab (1,27)	15,3 Aab (1,65)	13,8 Bb (1,14)
300	15,8 Aa (0,95)	17,6 Aa (1,16)	16,5 Aa (1,27)	17,6 Aa (1,65)	17,0ABa (1,14)
450	15,5 Aa (0,95)	17,0 Aa (1,16)	16,8 Aa (1,27)	15,7 Aa (1,65)	15,6 ABa (1,14)
Média	16,3 ab (0,48)	17,0 a (0,58)	15,9 b (0,63)	15,9 ab (0,82)	16,2 ab (0,57)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

¹ Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.2.4 Densidade populacional de perfilhos (perfilhos/m²)

A densidade populacional de perfilhos aéreos (DPPa) variou com o ritmo morfogenético ($P=0,0004$), época do ano ($P<0,0001$) e com a interação ritmo morfogenético x época do ano ($P<0,0001$). Com exceção do início de primavera, onde não houve diferença entre os tratamentos avaliados, a superioridade na DPPa em pastos submetidos a ritmos morfogenéticos mais acelerados foi mantida nas demais estações avaliadas (Tabela 12).

Tabela 12 – Densidade populacional de perfilhos aéreos (perfilhos/m²) em pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogenéticos contrastantes, de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogenéticos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início Primavera	Final Primavera	Verão II
Sem adubação	78,7Bb (26,3) ¹	134,5Ca (13,5)	91,2Aab (27,5)	52,6Db (7,7)	63,6Bb (26,2)
150	106,8Bb (26,3)	182,3Ba (13,5)	94,7Ab (27,5)	85,0Cb (7,7)	123,5Bab (26,2)
300	230,0Aa (26,3)	260,9Aa (13,5)	145,9Ab (27,5)	135,6Bb (7,7)	234,9Aa (26,2)
450	218,7Aab (26,3)	251,8Aa (13,5)	137,4Ac (27,5)	176,0Abc (7,7)	218,7Aab (26,2)
Médias	158,6 b (13,1)	207,4 a (6,7)	117,3 c (13,8)	112,3 c (3,8)	160,2 b (13,1)

^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P<0,05$)

¹ Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

A densidade populacional de perfilhos basais (DPPb) foi influenciada pelo ritmo morfogenético ($P<0,0001$), época do ano ($P<0,0001$) e pela interação ritmo morfogenético x época do ano ($P=0,0032$). Para todos os ritmos morfogenéticos avaliados os menores valores foram registrados no início de primavera e os maiores foram atingidos no final de primavera e verão II. Pastos submetidos a ritmos morfogenéticos mais acelerados, representados pelas doses de 300 e 450 kg/ha de N mantiveram maiores valores de DPPb, comparativamente à ritmos morfogenéticos mais lentos, em todas as épocas do ano (Tabela 13).

Tabela 13 – Densidade populacional de perfilhos basais em pastos de capim-marandu submetidos a lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Ritmos Morfogênicos (kg/ha de N)	Verão I	Outono/ Inverno	Início de Primavera	Final de Primavera	Verão II
Sem adubação	783,2 Ca (38,98) ¹	709,9 Cb (18,41)	620,7 Bc (33,54)	691,3 Cabc (29,84)	762,9 Dab (24,66)
150	832,1 BCb (38,98)	865,2Bb (18,41)	714,0 Bc (33,54)	897,1 Bab (29,84)	978,4 Ca (24,66)
300	948,5 ABbc (38,98)	961,6 Ac (18,41)	853,6 Ad (33,54)	1043,2 Aab (29,84)	1119,9 Ba (24,66)
450	1001,7 Abc (38,98)	961,4 Ac (18,41)	883,2 Ad (33,54)	1098,8 Ab (29,84)	1200,4 Aa (24,66)
Média	891,4 bc (19,49)	874,5 c (9,20)	767,9 d (16,68)	932,6 b (14,92)	1015,41 a (12,33)

^{Ad} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

¹ Números entre parênteses correspondem ao erro padrão da média

3.3.2.5 Relação comprimento de folha desfolhada/comprimento de folha intacta (%)

A relação comprimento de folha desfolhada/comprimento de folha intacta (FD/FI) foi influenciada pelo ritmo morfogênico ($P=0,0094$) e pela época do ano ($P=0,0018$). Os maiores valores de FD/FI foram registrados em pastos que não receberam adubação, comparativamente aos demais ritmos morfogênicos (Figura 9). Com relação às épocas do ano, o tamanho de folhas desfolhadas foi proporcionalmente menor ao de folhas intactas no final de primavera e verão II. Os maiores valores foram observados no outono/inverno e início de primavera (Figura 10).

Figura 9 – Relação comprimento de folha desfolhada/comprimento de folha intacta (FD/FI) em pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

Figura 10 – Relação comprimento de folha desfolhada/comprimento de folha intacta (FD/FI) em pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

3.3.2.6 Relação Senescência/Crescimento (%)

Houve efeito de ritmo morfogênico ($P=0,0027$), época do ano ($P<0,0001$) e da interação ritmo morfogênico x época do ano ($P=0,0037$) para a relação Senescência/Crescimento (S/C). Houve diferenças na relação S/C no verão I e final de primavera, onde pastos sem adubação apresentaram os maiores valores, comparativamente aos demais ritmos morfogênicos, os quais não diferiram entre si. No início de primavera foram registrados os maiores valores da relação S/C para todos os ritmos morfogênicos avaliados. Os valores médios de S/C corresponderam a 0,17; 0,12; 0,13 e 0,14 para pastos sem adubação ou aqueles que receberam 150, 300 ou 450 kg/ha de N (Figura 11).

Letras maiúsculas comparam médias entre ritmos morfogênicos

Letras minúsculas comparam médias entre épocas do ano

Figura 11 – Relação Senescência/Crescimento em pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes de janeiro de 2007 a abril de 2008

3.4 Discussão

O fluxo de tecidos em nível de planta se dá continuamente e de conformidade com a sequência de fitômeros que compõem os perfilhos. Estes se encontram em seus distintos estádios de desenvolvimento, desde a iniciação do primórdio foliar até sua maturidade fisiológica e senescência foliar (SILSBURY,1970). Os processos de desenvolvimento dos tecidos em nível de perfilhos individuais foram descritos por Lemaire e Chapman (1996) por meio da morfogênese. Segundo esses autores, o aparecimento e o alongamento foliar, assim como a duração de vida das folhas são as três características morfogênicas mais importantes, e correspondem a processos de desenvolvimento que interagem entre si, determinando as características estruturais do dossel forrageiro: número de folhas vivas por perfilho, tamanho final das folhas expandidas e densidade populacional de perfilhos. A velocidade com que os processos de desenvolvimento ocorrem depende, primeiramente, da programação genética da planta e, em seguida, de fatores ambientais potencialmente limitantes. A temperatura e a disponibilidade de água são fatores primários influenciando a velocidade dos processos fisiológicos, entre eles o crescimento e a senescência. A disponibilidade de nutrientes, principalmente o nitrogênio, também é considerada fator primordial para o adequado desenvolvimento das plantas, atuando concomitantemente aos demais fatores de crescimento. Segundo Duru e Ducrocq (2000ab), em essência, o suprimento de N acelera os processos fisiológicos nas plantas, estabelecendo um determinado ritmo morfogênico. Este, por sua vez, interagindo com o processo de desfolhação, é determinante do acúmulo e da eficiência com que a forragem é colhida pelo animal. Os distintos gradientes de desenvolvimento promovidos pelo N foram estudados neste experimento por meio dos ritmos morfogênicos gerados pela ausência ou doses de nitrogênio utilizadas.

O aparecimento e o alongamento de folhas foram influenciados de forma marcante pelo ritmo morfogênico ao qual os pastos foram submetidos (Tabelas 3, 5 e Figura 12).

Figura 12 – Relação entre a taxa de aparecimento de folhas (TApF, folha/perfilho.dia) e a taxa de alongamento de folhas (TAIF, cm/perfilho.dia) em perfilhos individuais de pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes

Os valores registrados de TApF e TAIF nos pastos submetidos ao ritmo morfogênico mais lento (não adubados) foram, respectivamente, 32 e 29% menores que os valores registrados nos pastos submetidos ao ritmo morfogênico mais acelerado (adubados com 450 kg/ha de N). Essas diferenças foram mais marcantes nas épocas de maior disponibilidade de fatores de crescimento.

Segundo Suplick et al. (2002), relações lineares entre o avanço no número de folhas e a temperatura acumulada demonstram que a temperatura é fator ambiental primário controlando a taxa de aparecimento de folhas em gramíneas. O alongamento foliar, por sua vez, é resultante da produção de células a partir da zona de crescimento (zonas de divisão, alongamento e maturação celular) das folhas. O nitrogênio possui importante efeito sobre essa característica, pois atua aumentando o número de células em divisão e acelerando o alongamento celular (MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989). Nas épocas do ano em que a temperatura não constitui limitação ao crescimento, a disponibilidade hídrica e o N são reconhecidamente os limitantes primário e secundário para a produção de biomassa, respectivamente (SUPLICK et al., 2002). Esses fatores

determinaram as diferenças observadas em TApF e TAlF, principalmente nos verões I e II e no final de primavera, pois sua disponibilidade nessas épocas permitiu a máxima expressão possível dessas características morfogênicas para as condições experimentais existentes. Essa dinâmica influenciou diretamente os valores de filocrono, gerando intervalos menores de aparecimento de folhas sucessivas com a aceleração do ritmo morfogênico a que os pastos foram submetidos (Figura 8). O filocrono, em gramíneas, é definido como o intervalo de tempo (em dias ou graus-dia) entre a emergência de folhas sucessivas acima do pseudocolmo formado pelas bainhas das folhas que emergiram previamente (FOURNIER et al., 2005), e reflete, portanto, a duração do alongamento foliar. Duru e Ducrocq (2000a) comentaram que a taxa de aparecimento de folhas ou o filocrono dependem da distância que a lâmina foliar percorre desde sua emissão até sua visualização acima do cartucho de folhas mais velhas e, também, da taxa de alongamento foliar ao longo desse trajeto. Em situações onde o comprimento do pseudocolmo mantém-se relativamente estável, como no caso do presente experimento, as variações em filocrono são função basicamente da taxa de alongamento de folhas dentro do cartucho formado pelas bainhas das folhas mais velhas, indicando que existe uma relação funcional entre a taxa de alongamento foliar e o filocrono. Segundo Sbrissia (2004), essa relação é de natureza exponencial, sendo que para taxas de alongamento superiores a 1,3 cm/perfilho.dia (até um limite genético estimado de 2,0 cm/perfilho.dia) o filocrono tende a se estabilizar em torno de 10 a 12 dias/folha. No outro extremo, quando as taxas de alongamento foliares são baixas ou próximas a zero, o filocrono aproxima-se de 100 dias (SBRISIA, 2004). A resposta funcional descrita reflete uma programação genética para máxima e mínima duração do alongamento foliar (maiores e menores valores de filocrono, respectivamente), e consistiria em estratégia de conservação de recursos desenvolvida pelas plantas como forma de manter sua persistência em situações de baixa disponibilidade de fatores de crescimento e/ou evitar perdas excessivas de nutrientes por meio de senescência foliar. Os dados deste experimento revelaram padrão semelhante de resposta, corroborando os resultados de Sbrissia (2004). Foram registrados valores de TAlF acima de 1,0 cm/perfilho.dia com valores correspondentes de filocrono de 12,0 dias/folha (Figura 13).

Figura 13 – Relação entre a taxa de alongamento de folhas (TAIF, cm/perfilho.dia) e filocrono (dias/folha) em perfilhos individuais de pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes

Percebe-se pela dispersão dos pontos que, na porção superior da curva, formada pelos dados colhidos durante as épocas de crescimento ativo das plantas (final de primavera e verão) (Tabela 4), os pastos submetidos aos ritmos morfogênicos mais acelerados (adubados com 300 e 450 kg/ha de N) atingiram maiores taxas de alongamento de folhas para um mesmo filocrono relativamente a pastos submetidos aos ritmos morfogênicos mais lentos (não adubados ou adubados com 150 kg/ha de N). Por outro lado, na porção inferior da curva, formada pelos dados colhidos durante as épocas de baixo crescimento (outono, inverno e início de primavera), o ritmo morfogênico a que os pastos foram submetidos não afetaram a relação TAIF x filocrono, indicando ser este um mecanismo compensatório das plantas no sentido de manter relativamente estável o comprimento final das folhas expandidas quando o filocrono é reduzido em condições favoráveis de crescimento, reduzindo o tempo total de alongamento de folhas.

Considerando, que a planta possui uma programação genética segundo a qual uma taxa máxima de desenvolvimento em condições não limitantes pode ser expressa, eventos ligados a

senescência podem ser potencializados no intuito de manter estável o número de folhas vivas por perfilho (NFV). Nesse sentido, a longevidade das folhas poderia ser penalizada como forma de manter elevadas taxas de crescimento. Lemaire e Chapman (1996) comentam que a longevidade de folhas deriva diretamente do filocrono e do NFV. O NFV é uma característica determinada geneticamente, mas que manteve-se relativamente estável ao longo de todo o período experimental, variando de 3,5 a 3,8 folhas/perfilho independentemente do ritmo morfogênico avaliado (Tabela 8). Dessa maneira, para que isso fosse possível, a longevidade de folhas deve ter sido reduzida com a aceleração do ritmo morfogênico. Segundo Navas et al. (2003), a curta longevidade das folhas está associada a elevadas taxas de crescimento e fixação de carbono, enquanto folhas longevas contribuem para conservação de nutrientes na planta, sugerindo que em épocas de elevada disponibilidade de fatores de crescimento as plantas utilizariam estratégias relativas à captura de nutrientes e em épocas de limitada disponibilidade de crescimento as estratégias utilizadas seriam basicamente de conservação de nutrientes. Craine e Reich (2001) comentaram que em muitas situações a longevidade das folhas apresenta-se negativamente correlacionada com a concentração de N e com o suprimento de nutrientes sob condições de crescimento adequadas (disponibilidade de luz, temperaturas favoráveis e de outros fatores microambientais). Assim, curta longevidade de folhas em habitats produtivos seria uma consequência inevitável da maximização do crescimento (RYSER; URBAS, 2000) e da potencialização da habilidade competitiva das plantas (BRISKE, 1996).

A longevidade das folhas é característica importante na determinação do fluxo de tecidos em nível de perfilhos individuais. Sob condições de crescimento livre, essa característica morfogênica atua de forma marcante sobre a senescência foliar. Contudo, sob condições de lotação contínua, a dinâmica do processo de desenvolvimento – que envolve a produção de novos tecidos e senescência foliar – está intimamente ligada aos padrões de desfolhação das plantas (BIRCHAM; HODGSON, 1983). Na medida em que se acelera o ritmo morfogênico potencializam-se os eventos ligados ao crescimento – aparecimento (Tabela 3) e alongamento foliares (Tabela 5) – ao mesmo tempo em que maior quantidade de forragem é removida, função do aumento na frequência de desfolhação de perfilhos individuais promovida pelas maiores taxas de lotação empregadas.

Nesse sentido, embora a longevidade de folhas tenha sido diminuída com a aceleração do ritmo morfogênico (Tabela 4), o fluxo de crescimento, aliado às maiores frequências de

desfolhação (GUARDA, 2009)¹, determinaram taxas de senescência foliar relativamente estáveis (Tabela 7). As diferenças observadas neste experimento entre as taxas de senescência de folhas parecem estar ligadas mais à disponibilidade de luz e de temperatura que diretamente ao aumento no suprimento de N, já que as maiores variações entre os ritmos morfogênicos ocorreram somente nos verões I e II (Tabela 7 e Figura 14) e o número de folhas senescentes por perfilho variou apenas com as épocas do ano (Figura 8B).

Figura 14 – Relação entre o crescimento e a senescência (cm/perfilho.dia) em perfilhos individuais de pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes

¹ GUARDA, V. D. **Frequência e intensidade de desfolhação de perfilhos e eficiência de utilização da forragem em pastos capim-marandu submetidos à lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes.** Tese (Doutorado em Agronomia - Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, em fase de elaboração.

Segundo Lemaire e Chapman (1996), as características morfogênicas determinam as características estruturais de perfilhos individuais: número de folhas vivas por perfilho, comprimento final da folha expandida e densidade populacional de perfilhos. Estas, por sua vez, afetam a estrutura do dossel forrageiro por causarem variações no tamanho e na arquitetura do índice de área foliar dos pastos (IAF), determinante das respostas tanto de plantas como de animais (HODGSON, 1985). O número máximo de folhas vivas por perfilho é função, portanto, da taxa de aparecimento de folhas e da longevidade das folhas. Essa característica permanece constante após o pasto atingir uma condição de equilíbrio em que os processos de aparecimento e morte de folhas são sincronizados (LEMAIRE; CHAPMAN, 1996). Ao longo do ciclo de desenvolvimento do perfilho, cada fitômero encontra-se em um determinado estágio de desenvolvimento, gerando folhas em condições fisiológicas distintas (VALENTINE; MATTHEW, 1999). A Figura 8A demonstra um aumento no número de folhas em expansão por perfilho (NFex) ao longo das épocas do ano, sugerindo uma adaptação dos perfilhos à condição de equilíbrio, atingindo, no final de primavera e no verão II, valores de 1,27 e 1,29 folha em expansão/perfilho, respectivamente. O número de folhas senescentes por perfilho (NFsen) sofreu grande influência da época do ano, com os maiores valores tendo sido registrados no início de primavera. Ambas as características não foram influenciadas pelo ritmo morfogênico a que os pastos foram submetidos, sugerindo que estes se encontravam em equilíbrio dinâmico (*steady state*), possibilitando a manutenção de um NFV relativamente estável. Contudo, pastos submetidos aos ritmos morfogênicos mais acelerados apresentaram folhas com maior comprimento final (Tabela 9). Essa resposta é comumente descrita (CRUZ; BOVAL, 2000; MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989; SCHNYDER et al., 2000) em situações em que pastos recebem suprimento adicional de N. Skinner e Nelson (1995) comentaram que folhas de maior comprimento são produto de um percurso mais longo percorrido ao longo do cartucho formado pelas bainhas das folhas mais velhas (pseudocolmo) até a emergência da nova folha, já que as bainhas se alongam à medida que os perfilhos se desenvolvem. Duru e Ducrocq (2000a) sugeriram que o aumento da disponibilidade de N acelera o alongamento das bainhas foliares. Os resultados deste experimento, no entanto, demonstram que o ritmo morfogênico não influenciou o comprimento da fração colmo + pseudocolmo (CC, Tabela 10), resposta esta atribuída a manutenção de uma condição de equilíbrio estável dos pastos sob condições de lotação contínua (pastos mantidos a 30 cm de altura durante todo o período experimental). Trabalhos

desenvolvidos por diversos autores (MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989; SCHNYDER et al., 2000) demonstram que a velocidade dos processos que ocorrem em nível celular são determinantes diretos das taxas de aparecimento e de alongamento de folhas e do comprimento final das folhas expandidas. Neste experimento, verificou-se que a maior disponibilidade de N, relacionada com os maiores ritmos morfogênicos avaliados, provavelmente atua aumentando número de células em divisão, diminuindo a duração do alongamento celular e promovendo aumento no número de células que entram na zona de maturação (SCHNYDER; NELSON; COUTTS, 1987; VOLENEC; NELSON, 1984; MacADAM; VOLENEC; NELSON, 1989). Para um mesmo tamanho de colmo (colmo + pseudocolmo) esse gradiente celular reflete-se em maiores taxas de alongamento de folhas e eventos ligados ao aparecimento foliar mais acelerados (maior TApF e menor Fil), resultando em tamanhos finais de lâminas foliares até 14,4% maiores (Tabela 9).

A densidade populacional de perfilhos é uma característica estrutural de grande importância para a persistência e produtividade de pastagens (LANGER, 1972). Perfilhos individuais têm duração de vida limitada e variável em função de fatores bióticos e abióticos, de modo que a população é mantida por uma contínua reposição dos perfilhos mortos (MATTHEW et al., 2000). O potencial de perfilhamento de uma determinada planta forrageira em condições ambientais não-limitantes é determinado pelo número e atividade dos pontos de crescimento existentes. Estes, por sua vez, correspondem às gemas localizadas nas axilas de cada folha, o que faz com que exista uma estreita relação entre aparecimento de folhas e perfilhamento (CRUZ; BOVAL, 2000), fato corroborado pelos resultados deste experimento (Figura 15A).

Trabalhos desenvolvidos por Garcez Neto et al. (2002) e Martuscello et al. (2006) com espécies forrageiras tropicais confirmaram os resultados demonstrados neste experimento, onde a DPP aumenta na medida em que se acelera o ritmo morfogênico das plantas (Tabelas 12 e 13). Essa resposta é mediada pelo efeito do N sobre a ativação de gemas dormentes potencializando a “ocupação de sítios” ou “*site filling*” (Davies, 1974). Contudo, o ambiente luminoso no qual os perfilhos se desenvolvem interfere grandemente no potencial de emissão de novos perfilhos a partir das gemas axilares. Segundo Nabinger (2002), o perfilhamento é máximo até que se atinja o IAF crítico dos pastos, ponto a partir do qual a quantidade e a qualidade de luz que penetra no dossel são reduzidas. Essa situação reflete pastos manejados sob lotação contínua, sendo a frequência de desfolhação importante reguladora do ambiente luminoso das plantas. Plantas

submetidas a ritmos morfogênicos acelerados estão sujeitas a maiores freqüências de desfolhação (GUARDA, 2009)¹, o que favorece aumentos em DPPa, pois as gemas localizadas no estrato superior da pastagem encontram-se em ambiente com melhor qualidade de luz (Figura 15B).

Ritmos Morfogênicos (kg/ha de N)

Figura 15 – Relação entre taxa de aparecimento de folhas (TApF) e densidade populacional de perfilhos basais (DPPb), em A, e densidade populacional de perfilhos aéreos (DPPa), em B, de pastos de capim-marandu sob lotação contínua e ritmos morfogênicos contrastantes

Assim, aumentos em DPPa com a aceleração do ritmo morfogênico dos pastos são produto de um maior número de gemas ativadas pela maior disponibilidade de N e pela elevada frequência de desfolhação de perfilhos individuais, que atua melhorando o ambiente luminoso na porção superior do dossel.

O conhecimento dos processos de adaptação da planta ao ambiente onde se desenvolve é de extrema importância para a melhoria dos índices produtivos de sistemas baseados no uso de pastagens. Contudo, aumentos em produção de forragem nem sempre refletem elevada eficiência de colheita do material produzido. A utilização da adubação nitrogenada como forma de aumentar a produtividade deve ser acompanhada de ajustes nas taxas de lotação empregadas como forma de assegurar colheita eficiente da forragem produzida (NABINGER, 2002). Os resultados deste experimento demonstram que, em nível de perfilhos individuais, embora a aceleração do ritmo morfogênico dos pastos promova diminuição na duração de vida das folhas, seu efeito foi mais efetivo sobre os processos que envolvem o crescimento, expresso pelas maiores taxas de aparecimento e de alongamento de folhas e maior comprimento final das folhas expandidas. Essa maior resposta em termos de crescimento relativamente à senescência em perfilhos individuais aponta para possíveis aumentos na eficiência de colheita, expressos pela menor relação senescência/crescimento (S/C) e maiores valores de DPP nos pastos que submetidos aos maiores ritmos morfogênicos (Figura 15A e B). Contudo, inferências sobre a eficiência de utilização em nível de dossel devem ser baseadas em experimentos que avaliem a dinâmica de populações de perfilhos e o padrão de desfolhação de perfilhos individuais, o que não foi objeto deste trabalho.

3.5 Conclusão

A aceleração do ritmo morfogênico dos pastos de capim-marandu afeta fortemente os padrões de crescimento de perfilhos individuais. Contudo, as respostas possuem natureza compensatória como forma de manter as características estruturais dos perfilhos e do dossel relativamente estáveis.

O maior efeito do aumento do ritmo morfogênico sobre o fluxo de crescimento relativamente ao fluxo de senescência indica a possibilidade de aumentar a eficiência de utilização dos pastos por meio do uso racional de práticas agrônômicas que acelerem o ritmo

morfogênico das plantas. Esse benefício seria adicional àquele de aumento em acúmulo de forragem, o que resultaria em aumentos de produtividade animal e eficiência produtiva.

Referências

ALEXANDRINO, E.; NASCIMENTO JUNIOR, D.; REGAZZI, A. J.; MOSQUIM, P. R.; ROCHA, F. C.; SOUZA, D. P. Características morfogênicas e estruturais na rebrotação da *Brachiaria brizantha* cv. Marandu submetida a três doses de nitrogênio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 33, n. 6, p. 1372-1379, 2004.

ANDRADE, F.M.E. **Produção de forragem e valor alimentício do capim-Marandu submetido a regimes de lotação contínua por bovinos de corte**. 2003. 125 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

BARTHAM, G.T. Experimental techniques: the HFRO sward stick. In: HILL FARMING RESEARCH ORGANIZATION. **Biennial report**. Midlothian, 1985. p. 29-30.

BIRCHAM, J.S.; HODGSON, J. The influence of sward condition on rates of herbage growth and senescence in mixed swards under continuous stocking management. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 38, p. 323-331, 1983.

BRASIL. Ministério da Agricultura. Serviço Nacional de Pesquisa Agronômica. Comissão de Solos. **Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado de São Paulo**. Rio de Janeiro, 1960. 634p. (Boletim, 12).

BRISKE, D.D. Strategies of plant survival in grazed systems: A functional interpretation. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A. W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems**. London: CAB International, 1996. p. 37- 67.

CRAINE, J.M.; REICH, P. B. Elevated CO₂ and nitrogen supply alter leaf longevity of grassland species. **New Phytologist**, Lancaster, n. 150, p. 397-403, 2001.

CRUZ, P.; BOVAL, M. Effect of nitrogen on some morphogenetic traits of temperate and tropical perennial forage grasses. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A. (Ed.). **Grassland ecophysiology and grazing ecology**. Wallingford: CABI Publ., 2000. p. 151-168.

DA SILVA, S.C.; NASCIMENTO JÚNIOR, D. Ecofisiologia da produção animal em pastagens e suas implicações sobre o desempenho e a produtividade de sistemas pastoris. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO ESTRATÉGICO DA PASTAGEM, 4., 2007, Viçosa. **Anais ...** Viçosa: Editora Suprema, 2007. p. 1-48.

DURU, M.; DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. **Annals of Botany**, Oxford, v. 85, p. 645-653, 2000a.

_____. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. **Annals of Botany**, Oxford, v.85, p.635-643, 2000b.

EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília: EMBRAPA. Produção de Informação, 1999. 412 p.

FOURNIER, C.; DURAND, J. L.; LJUTOVAC, S.; SCHÄUFELE, R.; GASTAL, F.; ANDRIEU, B. A functional-structural model of elongation of the grass leaf and its relationships with the phyllochron. **New Phytologist**, Lancaster, v. 166, p. 881-894, 2005.

FRICKE, W.; McDONALD, A. J. S.; MATTSON-DJOS, L. Why do leaves and cells leaf of N-limited barley elongate at reduced rates? **Planta**, Heidelberg, v. 202, p. 522-530, 1997.

GARCEZ NETO, A. F. G.; NASCIMENTO JUNIOR, D.; REGAZZI, A. J.; FONSECA, D. M.; MOSQUIM, P. R.; GOBBI, K. F. Respostas morfogênicas e estruturais de *Panicum maximum* cv. mombaça sob diferentes níveis de adubação nitrogenada e alturas de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 31, n. 5, p. 1890-1900, 2002.

GASTAL, F.; BELANGER, G.; LEMAIRE, G. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. **Annals of Botany**, Oxford, v. 70, p. 437-442, 1992.

GONÇALVES, A.C. **Características morfogênicas e padrões de desfolhação em pastos de capim-marandu submetidos a regimes de lotação contínua**. 2002. 124 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.

LANGER, R. H. M. **How grass grow**. London: The Institute of Biology's Studies, 1972. 60 p. (Studies in Biology)

LEMAIRE, G., AGNUSDEI, M. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: LEMAIRE, G., HODGSON, J., MORAES, A.; NABINGER, C.; CARVALHO, P. C. F. (Ed.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. Wallingford: CAB International, 2000. p. 265-288.

LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue fluxes in grazing plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p. 3-36.

LITTELL, R. C.; MILLIKEN, G. A.; STROUP, W. W.; WOLFINGER, R. D. **SAS system for mixed models**. Cary: SAS Institute, 1996. 633 p.

- MacADAM, J.W.; VOLENEC, J. J.; NELSON, C. J. effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 89, p. 549-556, 1989.
- MARTUSCELLO, J. A.; FONSECA, D. M.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; SANTOS, P. M.; CUNHA, D. N. F. V.; MOREIRA, L. M. Características morfogênicas e estruturais de capim-massai submetido a adubação nitrogenada e desfolhação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 35, n. 3, p. 665-671, 2006.
- NABINGER, C. Manejo da desfolha. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGENS, n.14, 2002, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 2002. p. 133-158.
- NAVAS, M. L.; DUCOUT, B.; ROURNET, C.; RICHARTE, J.; GARNIER, J. Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. **New Phytologist**, Lancaster, v. 159, p. 213-228, 2003.
- OMETTO, J.C. **Bioclimatologia vegetal**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1981. 425 p.
- RYSER, P.; URBAS, P. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. **Oikos**, Lund, n. 91, p. 41-50, 2000.
- SCHNYDER, H.; NELSON, C.J.; COUTTS, J.H. Assessment of spatial distribution of growth in the elongation zone of grass leaf blades. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 85, p. 290-293, 1987.
- SCHNYDER, R. H.; SCHÄUFELE, R.; VISSER, R.; NELSON, J. C. An integrated view of c and n uses in leaf growth zones of defoliated grasses. In: LEMAIRE, G.; HODGSON, J.; MORAES, A.; CARVALHO, P.C.F.; NABINGER, C. (Eds.). **Grassland ecophysiology and grazing ecology**. Wallingford: CAB International, 2000. p. 41-60.
- SILSBURY, J.H. Leaf growth in pasture grass. **Tropical Grassland**, Peak Crossing, v. 4, n 1, p. 17-36, 1970.
- SKINNER, R.H., NELSON, C.J. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. **Crop Science**, Standford, v. 35, n. 1, p. 4-10, 1995.
- SUPLICK, M. R.; READ, J. C.; MATUSON, M. A.; JOHNSON, J. P. Switchgrass leaf appearance and lamina extension rates in response to fertilizer nitrogen. **Journal of Plant Nutrition**, Philadelphia, v. 25, n. 10, p. 2115-2127, 2002.
- SBRISIA, A.F. **Morfogênese, dinâmica do perfilhamento e do acúmulo de forragem em pastos de capim-Marandu sob lotação contínua**. 2004. 171 p. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2004.
- VOLENEC, J.J.; NELSON, C.J. Carbohydrate Metabolism in Leaf Meristems of Tall Fescue. II. Relationship to leaf elongation rates modified by nitrogen fertilization. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 74, p. 595-600, 1984.

WERNER, J.C.; PAULINO, V.T.; CANTARELLA, H. Forrageiras. In: RAIJ, B. V.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A.; FURLANI, A.M.C. (Ed.). **Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo**. Campinas: Instituto Agrônômico, 1996. p. 263–273 (IAC. Boletim Técnico, 100).

WOLFINGER, R.D. Covariance structure selection in general mixed models. **Communications in Statistics Simulation and Computation**, Philadelphia, v. 22, n. 4, p. 1079-1106, 1993.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A pesquisa com plantas forrageiras tem mudado rapidamente nos últimos anos de forma a contemplar a necessidade reconhecidamente crescente de informações acerca das respostas às variações em estrutura do dossel forrageiro, ponto de origem e convergência das respostas de plantas e animais (DA SILVA; NASCIMENTO JUNIOR; MONTAGNER, 2005). A partir dessa nova abordagem foi possível identificar condições de manejo adequadas ao potencial de resposta de distintas espécies forrageiras como a *Brachiaria brizantha*, cultivares Marandu e Xaraés, *Panicum maximum*, cultivares Mombaça e Tanzânia, e espécies do gênero *Cynodon* sp., respeitando seus limites ecofisiológicos, que passaram a ser consideradas amplitudes de manejo “ótimas” (SBRISSIA; DA SILVA; NASCIMENTO JÚNIOR, 2007), nas quais é possível atingir elevados índices de produção de forragem e desempenho animal. Essa amplitude de condições de pasto corresponde à faixa de manejo onde a planta desenvolve mecanismos compensatórios, explorando sua plasticidade fenotípica para adequar-se aos distúrbios promovidos pela desfolhação (LEMAIRE; CHAPMAN, 1996). Nesses experimentos a altura do dossel se apresentou como um indicador de campo de fácil adoção e muito eficiente para o controle e monitoramento do processo de pastejo com base em metas ou alvos de manejo (*sward target*) (HODGSON, 1985).

Contudo, segundo Sbrissia, Da Silva e Nascimento Júnior (2007) além da otimização da produção de forragem é importante entender os processos que determinam colheita eficiente da forragem produzida. Em uma série de experimentos conduzidos com o capim-marandu sob lotação contínua (GONCALVES, 2002; ANDRADE, 2003; SBRISSIA, 2004), foi demonstrado que a amplitude ótima para produção de forragem e desempenho animal estava entre 20 e 40 cm. Entretanto, a eficiência de utilização da forragem produzida variou consideravelmente dentro dessa amplitude de alturas de manejo. Mazzanti e Lemaire (1994), em trabalho com *Festuca arundinacea* L., demonstraram que práticas agrônômicas que interferem no ritmo morfogênico das plantas, como a adubação nitrogenada, afetam de maneira importante a eficiência de utilização dos pastos. A adubação nitrogenada é amplamente reconhecida por seus efeitos sobre o ritmo morfogênico, acelerando o fluxo de tecidos. Os autores verificaram que, em espécies forrageiras de clima temperado, melhorias em eficiência de utilização com a adubação nitrogenada podem ser obtidas na medida em que se aumenta a frequência de desfolhação em

perfilhos individuais, desde que características morfogênicas básicas, como a duração de vida das folhas, não sejam alteradas.

Diferentemente dos resultados obtidos por Mazzanti e Lemaire (1994), neste experimento a duração de vida das folhas foi sensivelmente diminuída com a aceleração do ritmo morfogênico das plantas. Contudo, de forma compensatória, outras características morfogênicas como a taxa de aparecimento e de alongamento de folhas aumentaram. Os reflexos dessas respostas sobre as características estruturais traduziram-se em aumento da densidade populacional de perfilhos basais e aéreos e do comprimento final das folhas expandidas, porém sem alterações no comprimento do colmo. Nesse experimento, a aceleração do ritmo morfogênico das plantas resultou em aumentos proporcionalmente maiores em respostas associadas ao processo de crescimento relativamente àqueles associados ao processo de senescência, sugerindo possíveis melhorias na eficiência de utilização da forragem produzida por meio da aceleração do ritmo morfogênico do capim-marandu submetido à lotação contínua. Esses resultados corroboram aqueles previamente relatados por Mesquita (2008), obtidos em experimento concomitante na mesma área experimental no qual se avaliou a dinâmica do acúmulo de matéria seca dos pastos (crescimento e senescência). Dessa forma, cabe ressaltar que, comparativamente aos resultados obtidos por Mazzanti e Lemaire (1994), plantas forrageiras de clima tropical, quando mantidas em sua amplitude de manejo adequada (*steady state*), parecem desenvolver outros mecanismos de resposta que compensam a diminuição na duração de vida das folhas na medida em que se acelera o ritmo morfogênico, sendo capazes de manter relativamente estável a estrutura do dossel forrageiro.

É de fundamental importância, contudo, que essas respostas não sejam generalizadas. Plantas forrageiras de distintas espécies podem se utilizar de outros mecanismos em resposta a aceleração no ritmo morfogênico, sendo que estes devem ser conhecidos antes da adoção desta prática com o objetivo de aumentar a produtividade do sistema. Generalizações acerca dessas respostas podem resultar em elevadas perdas por senescência de tecidos, diminuição no valor nutritivo da forragem produzida e degradação da estrutura do pasto (DA SILVA; CORSI, 2003), respostas essas contraditórias ao aumento de produtividade buscado e que podem resultar, inclusive, em aumentos nos custos de produção.

Referências

- ANDRADE, F.M.E. **Produção de forragem e valor alimentício do capim-Marandu submetido a regimes de lotação contínua por bovinos de corte.** 2003. 125 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.
- DA SILVA, S.C.; CORSI, M. Manejo do pastejo. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGEM – PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTAGENS, 20., 2003, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 2003. p. 155-186.
- DA SILVA, S.C.; NASCIMENTO JUNIOR, D.; MONTAGNER, D.B. Desafios da produção intensiva de bovinos de corte em pastagens. In: SIMPÓSIO SOBRE DESAFIOS E NOVAS TECNOLOGIAS NA BOVINOCULTURA DE CORTE, 1., 2005, Brasília. **Anais...** Brasília:UPIS, 2005, p.23-28 .
- GONÇALVES, A.C. **Características morfogênicas e padrões de desfolhação em pastos de capim-marandu submetidos a regimes de lotação contínua.** 2002. 124 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.
- HODGSON, J. The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pastures. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 15., 1985, Kyoto. **Proceedings...** Kyoto, 1985. p.63-66.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue fluxes in grazing plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Ed.). **The ecology and management of grazing systems.** Wallingford: CAB International, 1996. p. 3-36.
- MAZZANTI A.; LEMAIRES, G. Effect of nitrogen fertilization on the herbage production of tall fescue swards grazed continuously with sheep. 2. Consumption and efficiency of herbage utilisation. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 49, p. 352-359, 1994.
- MESQUITA, P. **Dinâmica do acúmulo de forragem em pastos de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu submetidos à lotação contínua e ritmos de crescimento contrastantes.** 2008. 87 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.
- SBRISIA, A.F. **Morfogênese, dinâmica do perfilhamento e do acúmulo de forragem em pastos de capim-Marandu sob lotação contínua.** 2004. 171 p. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2004.
- SBRISIA, A.F.; DA SILVA, S.C.; NASCIMENTO JUNIOR, D. Ecofisiologia de plantas forrageiras e manejo do pastejo. In: SIMPOSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, n.24, 2007, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 2007. p. 153-176.

5 CONCLUSÕES

A aceleração do ritmo morfogênico de pastos de capim-marandu manejados sob lotação contínua promove alterações nas repostas morfogênicas, de forma que suas inter-relações expressam mecanismos que maximizam o fluxo de crescimento comparativamente ao de senescência em perfilhos individuais. Essas repostas estão ligadas a ajustes compensatórios nas características morfogênicas e estruturais quando os pastos são mantidos dentro de sua amplitude ótima de manejo, resultando em aumentos em densidade volumétrica total, particularmente de folhas e de colmos. Nessa condição a estrutura do dossel permanece relativamente estável, sendo suas variações basicamente função das variações estacionais das condições climáticas.

Essas repostas integradas apontam para a possibilidade de melhoria da eficiência de utilização da forragem produzida. Contudo, essa hipótese ainda precisa ser testada a partir de estudos específicos em que se avaliem os padrões de desfolhação de perfilhos individuais relativamente às repostas morfogênicas das plantas.