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

**Dinâmica do crescimento e componentes do acúmulo de forragem de
capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo**

Lilian Elgalise Techio Pereira

**Tese apresentada para obtenção do título de
Doutora em Ciências. Área de concentração:
Ciência Animal e Pastagens**

**Piracicaba
2013**

Lilian Elgalise Techio Pereira
Zootecnista

**Dinâmica do crescimento e componentes do acúmulo de forragem de capim-elefante cv.
Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo**

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

**Tese apresentada para obtenção do título de
Doutora em Ciências. Área de Concentração:
Ciência Animal e Pastagens**

**Piracicaba
2013**

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

Pereira, Lillian Elgalise Techio

Dinâmica do crescimento e componentes do acúmulo de forragem de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo / Lillian Elgalise Techio
Pereira. - Piracicaba, 2013.

139 p: il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.

1. Acúmulo de forragem 2. Fluxo de tecidos 3. Interceptação luminosa 4. Manejo do pastejo 5. Mecanismos de rebrotação I. Título

CDD 633.2
P436d

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

DEDICO

As pessoas que permaneceram ao meu lado quando as dificuldades bateram à porta, quando as angústias e dúvidas tentaram dominar os sonhos e nos momentos em que eu mesma deixei de acreditar, continuaram acreditando em mim ...

AGRADECIMENTOS

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP) e ao 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, por ter sido além de orientador, companheiro nas discussões, psicólogo e um “pai emprestado” nos momentos de incerteza que marcaram o caminho até aqui.

Aos professores e funcionários do Departamento de Zootecnia pela imensa assistência que prestaram. Aos Professores Paulo C.F. Carvalho (UFRGS) e André F. Sbrissia (UDESC) pelos comentários e apontamentos feitos, os quais contribuíram tanto para a melhoria do trabalho como para meu crescimento pessoal.

Aos colegas e estagiários do Laboratório de Plantas Forrageiras por todas as experiências e ensinamentos que direta ou indiretamente proporcionaram durante o convívio.

Ao grupo de trabalho: Adenilson, Thiago, Eliana e José Acácio pelas brincadeiras, piadas, conversas, discussões e momentos de descontração durante a condução do experimento e aos estagiários: Stéphanie, Ana Paula Maccari, Paulinha, Lucas e Laiz pela valiosa ajuda durante o período experimental.

As amigas e colegas de moradia: Wiolene, Janaina e Laiz, pela compreensão, paciência, companheirismo, pelos momentos “filosóficos” e também pela amizade.

Finalmente a pessoas muito especiais, as quais não posso deixar de agradecer e ressaltar a imensa alegria que sinto por terem feito parte da minha vida: Tamires (Andes) e Micheli (Bãdida), Cléo, Leandro e Veridiana, Jorge Portela. Ao Adenilson, pelo apoio incondicional em todos os momentos e Luiz Xavier, por escutar minhas dúvidas, agonias e preocupações e ter me apoiado em momentos difíceis da minha vida, meu sincero agradecimento.

"Lembremo-nos de que o homem interior se renova sempre. A luta enriquece-o de experiência, a dor aprimora-lhe as emoções e o sacrifício tempera-lhe o caráter. O Espírito encarnado sofre constantes transformações por fora, a fim de acrisolar-se e engrandecer-se por dentro."

Chico Xavier

"Um dia, quando olhares para trás, verás que os mais belos dias foram aqueles em que lutaste."

Sigmund Freud

SUMÁRIO

RESUMO	11
ABSTRACT	13
1 INTRODUÇÃO	15
1.1 O capim-elefante	16
1.2 A luz como moduladora das respostas de plantas	19
1.2.1 Receptores de sinais luminosos:	21
1.3 Atributos morfológicos de gramíneas cespitosas.....	24
1.4 Relações entre indivíduos na comunidade vegetal	26
1.5 O manejo do pastejo como modulador das respostas de plantas na comunidade vegetal..	29
1.6 Hipótese.....	31
1.7 Objetivos.....	31
Referências	31
2 CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS DO DOSSEL FORRAGEIRO DE CAPIM-ELEFANTE CV. NAPIER SUBMETIDO A ESTRATÉGIAS DE PASTEJO ROTATIVO .	39
Resumo.....	39
Abstract	39
2.1 Introdução.....	40
2.2 Material e métodos.....	42
2.3 Resultados.....	47
2.4 Discussão	55
2.5 Conclusão	60
Referências	60
3 RESPOSTAS MORFOGÊNICAS DURANTE A REBROTAÇÃO EM CAPIM-ELEFANTE CV. NAPIER SUBMETIDO A ESTRATÉGIAS DE PASTEJO ROTATIVO .	63
Resumo.....	63
Abstract	64
3.1 Introdução.....	64
3.2 Material e métodos.....	67
3.3 Resultados.....	73
3.4 Discussão	75
3.5 Conclusão	82
Referências	83

4 RESPOSTAS MORFOGÊNICAS DE PERFILHOS BASAIS E AÉREOS DE CAPIM-ELEFANTE CV. NAPIER SUBMETIDO A ESTRATÉGIAS DE PASTEJO ROTATIVO .	87
Resumo	87
Abstract	87
4.1 Introdução	88
4.2 Material e métodos	91
4.3 Resultados.....	96
4.4 Discussão	101
4.5 Conclusão	107
Referências	107
5 COMPONENTES DO ACÚMULO DE FORRAGEM EM CAPIM-ELEFANTE CV. NAPIER SUBMETIDO A ESTRATÉGIAS DE PASTEJO ROTATIVO.....	111
Resumo	111
Abstract	111
5.1 Introdução	112
5.2 Material e Métodos.....	114
5.3 Resultados.....	119
5.4 Discussão	123
5.5 Conclusão	130
Referências	130
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	135
Referências	137
7 CONCLUSÕES	139

RESUMO

Dinâmica do crescimento e componentes do acúmulo de forragem de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

A estrutura do dossel e o acúmulo de forragem resultam de processos integrados de adaptação às condições ambientais e de manejo vigentes que incluem desde o fluxo de tecidos em indivíduos na comunidade vegetal até padrões de adaptação em nível de população de plantas. Baseado na hipótese de que estratégias de pastejo rotativo modificam as relações entre indivíduos da comunidade vegetal e alteram a proporção entre classes de perfilhos com consequências sobre a dinâmica dos processos morfogênicos e componentes do acúmulo de forragem do dossel o objetivo deste trabalho foi avaliar como estão integradas as respostas morfogênicas e as características estruturais de perfilhos basais e aéreos ao longo da rebrotação e seu reflexo sobre o acúmulo de forragem e estrutura do dossel de capim-elefante cv. Napier de janeiro de 2011 a abril de 2012. Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós- (alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm) e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz – $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m²) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições. Estratégias distintas de crescimento foram utilizadas pelo capim-elefante cv. Napier em resposta às metas de IL pré-pastejo. Estas foram caracterizadas por mudança na proporção e população das diferentes classes de perfilhos ilustrada pela maior relação aéreos/(basais+vasos condutores) nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$. A maior competição por recursos luminosos, função dos longos períodos de rebrotação para essa meta de IL pré-pastejo resultou em alongamento de colmos mais intenso e redução nas taxas de alongamento foliar por dia de filocrono durante as fases intermediária e final da rebrotação. Esse padrão de resposta, associado à menor velocidade de crescimento de perfilhos aéreos relativamente a basais, resultou em menores taxas de crescimento de folhas e maior taxa de crescimento de colmos, com consequente diminuição na taxa de acúmulo líquido de folhas nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ relativamente àqueles manejados com a meta $IL_{95\%}$. Pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ apresentam alturas de dossel estáveis na condição pré-pastejo ao longo das épocas de maior disponibilidade de fatores de crescimento (85 cm). Maior relação aéreos/(basais+vasos condutores) foi verificada no outono e inverno, resultado que corrobora a expressiva participação de perfilhos aéreos nos componentes do acúmulo de forragem nessas épocas do ano. As metas pós-pastejo não interferiram sobre a proporção de perfilhos basais e aéreos e sobre a dinâmica dos processos morfogênicos ao longo da rebrotação, mas influenciaram de forma distinta as características morfogênicas e estruturais de perfilhos basais e aéreos e a velocidade de rebrotação, sendo que menores intervalos de pastejo foram obtidos nos pastos manejados a 45 cm. As metas de IL pré-pastejo possuem papel central na definição dos mecanismos compensatórios determinantes da habilidade competitiva do capim-elefante cv. Napier, os quais são maximizados com a meta $IL_{95\%}$.

Palavras-chave: Acúmulo de forragem; Fluxo de tecidos; Interceptação luminosa; Manejo do pastejo; Mecanismos de rebrotação

ABSTRACT

Dynamics of growth and components of herbage accumulation in elephant grass cv. Napier subjected to strategies of rotational stocking manament

Sward structure and herbage accumulation result in integrated processes of plant adaptation to environmental and management conditions ranging from the turnover of tissues on individual tillers to aspects of tiller population dynamics in a community level. Based on the hypothesis that strategies of rotational stocking management modify the relationships among individuals within a plant community and alter the proportion of different tiller categories, interfering with the dynamics of morphogenetic responses and components of herbage accumulation, the objective of this study was to evaluate how the morphogenetic responses and structural characteristics of basal and aerial tillers are integrated during regrowth and what are the consequences to herbage accumulation and sward structure of elephant grass from January 2011 to April 2012. Treatments corresponded to combinations between two post- (post-grazing heights of 35 and 45 cm) and two pre-grazing conditions (95% and maximum canopy light interception during regrowth – $LI_{95\%}$ and LI_{Max}), and were allocated to experimental units (850 m² paddocks) according to a 2x2 factorial arrangement and a randomised complete block design, with four replications. Distinct growth strategies were used by elephant grass cv. Napier in response to LI pre-grazing management targets. These were characterised by changes in the proportion and population of different tiller classes, as illustrated by the higher [aerial tillers/(basal tillers + stems of conduction)] ratio of swards managed with the LI_{Max} target. The more intense competition for light, consequence of longer regrowth periods for this LI pre-grazing target resulted in higher rates of stem elongation and lower leaf elongation rates per phyllochron day during the intermediate and final phases of regrowth. Such pattern of response, associated with the lower growth rate of aerial relative to basal tillers, resulted in lower rates of leaf growth and higher rates of stem growth, which determined reduction in rates of net leaf accumulation on swards managed with the LI_{Max} target relative to those managed with the $LI_{95\%}$ target. Swards managed with the $LI_{95\%}$ target showed stable values of sward height pre-grazing (85 cm) during months of active plant growth (September 2011 to April 2012). Higher values of the [aerial tillers/(basal tillers + stems of conduction)] ratio were recorded during autumn and winter, a result in line with the expressive contribution of aerial tillers to herbage accumulation at that time of the year. Targets of post-grazing height used did not interfere with the proportion of basal and aerial tillers in plant population and with the dynamics of the morphogenetic responses throughout regrowth, but influenced in a different manner the morphogenetic and structural characteristics of basal and aerial tillers and growth rate during regrowth, with shorter grazing intervals recorded on swards managed at 45 cm. Targets of LI pre-grazing play a central role in defining the compensatory mechanisms determining the competitive ability of elephant grass cv. Napier, which are maximised with the $LI_{95\%}$ target.

Keywords: Herbage accumulation; Tissue turnover; Canopy light interception; Grazing management; Regrowth mechanisms

1 INTRODUÇÃO

As gramíneas forrageiras possuem papel fundamental em sistemas de produção animal em todo o globo, função da grande diversidade de gêneros e espécies disponíveis para exploração pecuária. Embora bastante estudadas quanto à morfologia e processos de crescimento e desenvolvimento envolvidos nas respostas ao manejo do pastejo, variações em fatores climáticos e em disponibilidade de nutrientes, o significado ecológico e funcional das respostas nos distintos níveis de complexidade (células, órgãos e tecidos, indivíduos, população etc.) compreendidos nesse ecossistema caracterizado por distúrbios frequentes como a desfolhação deixam de ser contemplados em muitas pesquisas.

Não há dúvidas de que o conhecimento adquirido permita apontamentos acerca de estratégias de manejo do pastejo que maximizam a produção de forragem, eficiência de colheita, valor nutritivo, consumo e desempenho animal. Entretanto, a compreensão dos mecanismos de causa-efeito nas relações entre indivíduos, padrões adaptativos da comunidade vegetal e os reflexos sobre a habilidade competitiva da população permanecem como foco secundário. Um ótimo exemplo disso é a espécie estudada neste experimento, o capim-elefante (*Pennisetum purpureum* Schum.). Introduzido no Brasil na década de 1920 e amplamente conhecido por seu elevado potencial produtivo e rápido crescimento sob condições climáticas favoráveis, o desconhecimento acerca das características morfofisiológicas e plasticidade de adaptação ao pastejo trouxe grande insucesso em sua utilização. Quase 100 anos após sua introdução, pouco conhecimento efetivo foi gerado para essa espécie e, como consequência, sua utilização se limita a pequenas áreas, sendo na grande maioria propriedades leiteiras onde, em muitas delas, sua utilização é como capineira e não sob pastejo direto.

A asserção clássica acerca das limitações à utilização dessa espécie é o expressivo alongamento de colmos e, conseqüentemente, a necessidade de roçadas a cada nova estação de crescimento, além das dificuldades de manejo inerentes a esse alongamento precoce de colmos. Como forma de controlar esse processo aponta-se o estímulo ao perfilhamento aéreo a partir da decapitação dos meristemas apicais de perfilhos basais nos primeiros pastejos da estação de crescimento, estratégia que seria efetiva em função do menor alongamento de colmos observado em perfilhos aéreos. Baseado nessas indicações de manejo, inúmeras questões surgem acerca da morfofisiologia e estratégias de crescimento desenvolvidas pela espécie, muitas das quais permanecem sem resposta para essa e muitas das outras inúmeras

espécies utilizadas como recurso forrageiro no país. Qual a função do perfilhamento aéreo? Perfilhos basais e aéreos possuem o mesmo potencial de crescimento? Ou existem restrições fisiológicas e/ou estruturais ao crescimento em uma determinada classe de perfilho? Como ocorre a regulação no recrutamento de indivíduos? Qual o significado ecológico e funcional do expressivo perfilhamento aéreo observado no capim-elefante? Qual a causa e qual a consequência? Isso ressalta a importância da compreensão dos mecanismos ecofisiológicos envolvidos no crescimento de indivíduos e a necessidade de abordagens funcionais às respostas obtidas na pesquisa com plantas forrageiras.

1.1 O capim-elefante

O capim-elefante (*Pennisetum purpureum* Schum. cv. Napier), originário da África, foi introduzido no Brasil no início da década de 1920. Sua utilização inicial passou por estratégias de manejo como capineira (EMBRAPA, 1993), pastejo rotativo com períodos de descanso fixos e pré-determinados em número de dias (DERESZ, 2001) ou associados a distintos períodos de ocupação (FONSECA et al., 1998), níveis de adubação (ANDRADE et al., 2000), alturas de resíduo pós-pastejo (CARVALHO et al., 2006) e consórcio com leguminosas (CORSI; DA SILVA; FARIA, 1996). Embora possua elevado potencial produtivo (40 a 80 toneladas de MS/ha) e rápido crescimento sob condições climáticas favoráveis, o desconhecimento acerca de suas características morfofisiológicas e plasticidade de adaptação ao pastejo gerou grande insucesso em sua utilização. A dificuldade de implantação em grandes áreas, visto que sua propagação é feita por mudas, o porte elevado e o expressivo alongamento de colmos resultante de estratégias de manejo que propiciam intensa competição por recursos luminosos e a constante utilização de roçadas ou fogo no início da estação de crescimento, reduzindo a habilidade de perenização e conduzindo o dossel à degradação, trouxeram grandes prejuízos à sua utilização (CORSI; DA SILVA; FARIA, 1996) resultando, conseqüentemente, em baixa adoção dessa espécie como recurso forrageiro para pastejo direto.

Trabalhos em condições de pastejo buscaram o refinamento de estratégias de manejo do capim-elefante e, mesmo com grandes avanços e relativa melhoria na produção e valor nutritivo da forragem, os resultados demonstraram valores muito abaixo daqueles passíveis de serem obtidos. Isso é demonstrado pela grande variação em valor nutritivo observada em experimentos de pastejo. Fonseca et al. (1998) encontraram valores de proteína bruta variando

de 6,8 a 9,5% em pastagens de capim-elefante cv. Napier manejado com período de descanso fixo de 30 dias e período de ocupação variando de 3 a 7 dias. Deresz (2001) demonstrou valores de 10 a 14,5% de PB e 60 a 66% de DIVMS em amostras de extrusa coletadas durante o período de crescimento quando o manejo foi de 30 dias de descanso e 3 dias de ocupação. Contudo, abordagens de manejo utilizando número fixo e pré-determinado de dias de descanso passaram a ser questionadas, baseado no fato de que a velocidade de crescimento e, portanto, respostas morfofisiológicas, variam segundo a disponibilidade de fatores climáticos e de nutrientes. Isso implica que ora a pastagem poderia ser colhida antes de um “ponto adequado” ora em condições de “forragem passada”, caracterizada pelo excessivo acúmulo de colmos e de material morto. A consequência desse manejo é a falta de consistência e repetibilidade dos resultados, assim como oscilações na produção, composição morfológica e valor nutritivo da forragem produzida entre ciclos de avaliação ao longo de uma mesma estação de crescimento e entre localidades e anos distintos. Nesse sentido, à semelhança de trabalhos conduzidos com espécies de *Panicum* (CARNEVALLI et al., 2006; BARBOSA et al., 2007; DA SILVA et al., 2009; DIFANTE et al., 2009) e capim-marandu (GIACOMINI et al., 2009), a interceptação luminosa foi utilizada como critério de interrupção da rebrotação do capim-elefante. Voltolini (2006) e Carareto (2007) compararam a utilização da meta de 95% de interceptação luminosa pelo dossel (IL) com o manejo baseado em 27 dias fixos em pastos de capim-elefante cv. Cameroon. Os resultados demonstraram menor proporção de folhas e maior proporção de colmos e de material morto na massa de forragem dos pastos manejados com a meta de 95% IL, o que resultou em maior produção diária de leite por vaca e por hectare. O ponto no qual 95% de interceptação da luz incidente ocorria correspondeu à altura de dossel de 1,0 m, com intervalos de pastejo que variaram de 17 a 23 dias, enquanto que pastos manejados com 27 dias fixos de descanso a altura média pré-pastejo foi 1,2 m. Os valores de PB e DIVMS encontrados chegaram a 20 e 77%, respectivamente. Em capim-elefante cv. Napier, Geremia (2013) encontrou teores médios de PB variando de 16 a 18% e DIVMS de 74% durante a época de crescimento para a meta pré-pastejo de 95% IL, ratificando a possibilidade de melhoria expressiva da composição bromatológica da forragem produzida por meio de ajustes no manejo do pastejo.

Embora existam informações disponíveis acerca do valor nutritivo, massa e acúmulo de forragem em capim-elefante, a ausência de informações acerca de mecanismos plásticos de adaptação, fluxo de tecidos e relações entre indivíduos deixa uma lacuna na compreensão das

relações de causa-efeito na comunidade vegetal associadas às respostas morfofisiológicas dessa espécie.

Concomitantemente ao desenvolvimento de estratégias de manejo, o melhoramento genético buscou a seleção de materiais adaptados a uma ampla diversidade de condições edafoclimáticas. Botrel, Alvim e Martins (1994) avaliaram sete cultivares de capim-elefante com vistas à utilização em sistemas de pastejo. Os critérios de avaliação incluíam a produção de matéria seca, densidade populacional de perfilhos basais e aéreos e altura do meristema apical em cortes realizados aos 30 dias de crescimento. Os cultivares mais produtivos foram aqueles em que o perfilhamento aéreo foi mais expressivo e, coincidentemente, nos quais foram observadas as maiores alturas dos meristemas apicais. Silva et al. (2009) utilizaram descritores morfológicos como hábito de crescimento e número de perfilhos basais e aéreos na seleção de cultivares de capim-elefante anão em cortes com 60 dias de crescimento. Semelhante ao trabalho de Botrel, Alvim e Martins (1994), os clones com maior perfilhamento aéreo apresentaram as maiores alturas de meristemas apicais. Esses resultados demonstram que o perfilhamento aéreo é um importante componente produtivo em espécies/cultivares de capim-elefante, embora o significado ecológico e funcional dessa estratégia de crescimento permaneça desconhecido. Essa lacuna de informações pode levar à seleção de materiais com características que nem sempre maximizam mecanismos de persistência da comunidade vegetal ou que possuam características plásticas que propiciam maior resistência ao pastejo. Conforme demonstrado por Paiva (2013), estratégias de manejo do pastejo que favoreçam a decapitação de meristemas apicais e, portanto, a maximização do perfilhamento aéreo, quando associadas a longos períodos de rebrotação, resultam em perda da capacidade de ocupação do solo e, portanto, no longo prazo, podem conduzir à diminuição da capacidade produtiva e degradação da pastagem.

Nesse sentido, considerando que a produção de matéria seca, composição do acúmulo, altura das plantas, número de perfilhos aéreos e outras características estruturais são resultado direto dos processos regulatórios do fluxo de tecidos em indivíduos e relações entre indivíduos na população, os quais são definidos em grande parte pela estratégia de manejo adotada, seria esperado que a compreensão desses mecanismos plásticos e identificação de estratégias de crescimento/desenvolvimento da planta que maximizem o fluxo de tecidos e persistência da população tenham como consequência a maximização da produção e a longevidade da pastagem. A forma de crescimento cespitosa, como a expressa pelo capim-elefante, resulta em particularidades na relação entre indivíduos, o que define padrões de

regulação tanto no fluxo de tecidos entre classes de perfilhos quanto na dinâmica da população que devem ser compreendidos culminando, portanto, com os objetivos deste trabalho.

1.2 A luz como moduladora das respostas de plantas

A energia radiante que chega à superfície terrestre num dia sem nuvens é composta por aproximadamente 10% de radiação ultravioleta, 45% na faixa do visível e 45% na faixa do infravermelho. A fração da radiação solar global compreendida entre os comprimentos de onda de 400 a 700 nm é chamada de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), e representa a quantidade de radiação solar potencialmente disponível para processos fotossintéticos, atuando sobre a excitação das moléculas de clorofila e, portanto, exercendo função essencial no metabolismo vegetal. Embora a RFA seja considerada uma fração constante (45 a 50%) da radiação solar global, modelos de simulação, baseados em séries históricas de dados de diversas regiões do globo, resultaram em equações distintas com relação à fração da radiação solar global que pode ser considerada RFA. Essa fração depende de fatores como elevação solar e teor de água precipitada, apresentando variações sazonais em função das condições diárias de cobertura do céu e/ou presença de agentes poluentes na atmosfera (MARTIN et al., 2008).

Como organismos fotoautótrofos as plantas dependem da aquisição de energia luminosa para crescimento e persistência. Quando a ameaça à sobrevivência da planta é proveniente de limitações de luz, mecanismos evolutivos direcionam estratégias adaptativas altamente plásticas para tolerar ou escapar do sombreamento causado pela vegetação vizinha (FRANKLIN; WHITELAM, 2005). Nesse sentido, as plantas estão continuamente ajustando seu crescimento e desenvolvimento para otimizar a atividade fotossintética face a competição por luz. Essa plasticidade no desenvolvimento é atingida por meio da percepção, transdução e integração de múltiplos sinais ambientais. A sinalização via modificação no ambiente luminoso provê às plantas importantes informações espaciais e temporais sobre o ambiente ao seu redor (FRANKLIN, 2008).

Aphalo e Ballaré (1995) comentaram que as plantas estão continuamente adquirindo informações sobre mudanças em seu ambiente e “aplicam” essas informações no controle de processos fisiológicos e de desenvolvimento. Essa capacidade de aquisição de informações não está restrita à percepção atual da disponibilidade de energia e de nutrientes, mas também

inclui a habilidade de coletar informações sobre mudanças potenciais futuras em seu ambiente, incluindo a possibilidade de competição com plantas vizinhas. O sombreamento é uma das mudanças de condições ambientais promovidas pelos vizinhos mais fáceis de observar, pois reduz a energia disponível para a fotossíntese com reflexos sobre o crescimento das plantas. Dessa forma, as plantas podem ajustar sua forma e função em resposta a mudanças nos níveis de produtos fotossintéticos ou, mais diretamente, a variações no ambiente luminoso em escalas que vão desde o nível molecular até a dinâmica populacional na área.

Respostas das plantas às modificações no ambiente luminoso causadas pela presença de plantas vizinhas envolvem a percepção de dois efeitos de proximidade: alterações na densidade do fluxo de fótons (DFF) – quantidade de luz – e modificações no balanço espectral – qualidade da luz (APHALO; BALLARÉ, 1995; BALLARÉ, 2009). Sinais relacionados à quantidade de luz incluem mudanças no fluxo de RFA, na intensidade de luz azul e na intensidade dos componentes vermelho(V) e vermelho distante (VD) da radiação total. Variações na DFF são percebidas pelas plantas a partir da alteração na disponibilidade de energia para a fotossíntese (efeitos sobre o transporte de elétrons e produção de ATP e NADPH, causando modificações nos cloroplastos e alterando o estado de ativação de enzimas envolvidas na fixação do CO₂, com consequências sobre a capacidade fotossintética) e variações no balanço espectral são percebidas a partir de fotorreceptores específicos, sendo que a redução na razão V:VD é o mais importante e mais efetivo sinal de alterações em qualidade de luz.

Ballaré (2009) comentou que, embora a plasticidade fenotípica da planta possa ser expressa em maior ou menor grau em resposta a uma amplitude de variações em condições físicas e ambientais, os sinais luminosos são moduladores importantes da morfogênese adaptativa da planta. Segundo Vandenbussche et al. (2005), em ambientes sombreados dois tipos de respostas podem ser desencadeados pelas plantas: respostas de aclimação (*shade-acclimation*), as quais buscam a maximização da absorção de luz nesse ambiente limitado e incluem aumento da área foliar específica, influenciam a condutância estomatal e a disposição e número de moléculas de clorofila na superfície foliar; e estratégias de escape (*shade-avoidance*), as quais maximizam a captura de luz a partir do alongamento de colmos, aumento da dominância apical com consequente supressão do perfilhamento (FRANKLIN, 2008), modificações na arquitetura do dossel, principalmente pelo posicionamento mais ereto das folhas, que define como a luz é compartilhada entre folhas posicionadas em diferentes estratos

do dossel, e reorientação de perfilhos (APHALO; BALLARÉ, 1995). Em adição, a partir de interações com oscilações no ciclo circadiano, os sinais luminosos oferecem a percepção de alterações em fotoperíodo que induzem adaptações das respostas morfofisiológicas em relação a mudanças ambientais sazonais, sinalizando o período de transição do desenvolvimento vegetativo para reprodutivo (FRANKLIN; WHITELAM, 2005).

1.2.1 Receptores de sinais luminosos:

A percepção de proximidade é resultado da convergência de múltiplos sinais. Entretanto, as variações nas condições luminosas consistem na principal rota de sinalização em situações de competição potencial entre indivíduos. Essas variações são percebidas por fotorreceptores especializados na recepção e transdução da informação (FRANKLIN, 2008) e incluem os fitocromos, que absorvem a luz vermelha (V), com comprimentos de onda entre 660 e 670 nm, e vermelho distante (VD), cujos comprimentos de onda variam de 725 a 735 nm; os criptocromos e as fototropinas que absorvem luz azul e UV-A, cujos comprimentos de onda variam de 315 a 400 nm (BALLARÉ, 2009; FRANKLIN; WHITELAM, 2005).

A radiação na região do VD é pouco absorvida e, consequentemente, a luz que é transmitida ou refletida pela vegetação possui baixa proporção de V, sendo significativamente enriquecida em comprimentos de onda na faixa do VD (FRANKLIN; WHITELAM, 2005). A absorção de luz V pela clorofila e reflexão do VD pelas folhas das plantas vizinhas altera a qualidade da luz (composição espectral) e essa mudança é percebida pela planta por meio dos fitocromos. Os fitocromos existem como dois isômeros fotoconversíveis, a forma biologicamente inativa que absorve luz V (Pr) e a forma biologicamente ativa que absorve luz VD (Pfr). Eles são sintetizados na forma inativa (Pr) e adquirem atividade depois da fototransformação para a forma ativa (Pfr). Em ambientes naturais, as duas formas estão em equilíbrio na planta e proporções relativas entre as duas formas são determinadas pelas condições luminosas do ambiente (FRANKLIN, 2008). A relação V:VD do dia é de cerca de 1,2 em pleno sol e parece variar pouco com a sazonalidade nas condições climáticas ou entre anos, mas sofre significativa redução ao amanhecer e ao anoitecer (crepúsculo) (FRANKLIN; WHITELAM, 2005). A magnitude e duração dos períodos crepusculares fornecem importantes informações sobre mudanças sazonais, e atuam na regulação de processos fisiológicos como alongamento de colmos e florescimento (VANDENBUSSCHE et al., 2005).

Em situações de baixos valores de IAF ou em condições de início de rebrotação a quantidade de RFA recebida pelas folhas orientadas horizontalmente não é afetada pela presença de plantas vizinhas (BALLARÉ, 1999). Entretanto, mesmo antes de haver diminuições na densidade de fluxo de fótons pequenas alterações na qualidade da luz são capazes de fornecer à planta informações sobre o ambiente ao seu redor (MURPHY; BRISKE, 1994). Isso acontece porque a qualidade da luz, especialmente o fluxo horizontal, é alterada pela reflexão da luz pelas folhas em densidades populacionais ou valores de IAF menores que aqueles em que o sombreamento ocorre, o que, segundo Aphalo e Ballaré (1995), afeta a habilidade da planta em capturar recursos no futuro. Dessa forma, as plantas são hábeis em utilizar essas informações para detectar precocemente a proximidade de plantas vizinhas ou sinais de estresse e ajustar sua morfologia e fisiologia para antecipar e, eventualmente, escapar de um potencial impacto negativo relacionado com a limitação de recursos sobre seu crescimento e reprodução (APHALO; BALLARÉ, 1995).

Na medida em que o IAF aumenta a relação V:VD percebida pelos órgãos orientados verticalmente (e.g. colmos) diminui porque a taxa de fluência horizontal do VD aumenta, a RAF recebida pelas folhas diminui, e ocorre rápido declínio nos fluxos de luz azul e vermelha recebidos pelos colmos (BALLARÉ, 1999), sendo que lâminas foliares em crescimento, além de bainhas foliares e gemas, também funcionam como locais de percepção da relação V:VD (MURPHY; BRISKE, 1994). Ballaré e Casal (2000) comentaram que a habilidade em perceber gradientes verticais com distintas relações V:VD permite à planta redirecionar o crescimento de suas estruturas para locais mais abertos no dossel. A principal resposta da planta às mudanças na relação V:VD é o alongamento de colmos. Outras respostas incluem incremento na dominância apical, supressão do crescimento ou atraso no desenvolvimento de gemas axilares e diminuição do perfilhamento (MURPHY; BRISKE, 1994), disposição mais vertical de folhas e perfilhos, mudanças na forma e tamanho das folhas e redução no conteúdo de clorofila por unidade de área foliar (APHALO; BALLARÉ, 1995), sendo que essas respostas parecem ser independentes da disponibilidade de nutrientes (MONACO; BRISKE, 2000). Segundo Ballaré e Casal (2000), baixas relações V:VD também promovem aumento na senescência de folhas e perfilhos, embora esse processo possa ser local e não sistemático.

Os criptocromos também desempenham funções como moléculas de sinalização e regulam diversas respostas biológicas, as quais incluem o ritmo circadiano das plantas, indução do florescimento a partir da percepção de mudanças no fotoperíodo, além de atuar nas rotas de sinalização hormonal e de defesa ou estresse (CHAVES et al., 2011). Em

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. os criptocromos interagem com os fitocromos na regulação do desenvolvimento fotomorfogênico, iniciação floral e ciclo circadiano (LI; YANG, 2007). Adicionalmente, os criptocromos parecem estar envolvidos nos mecanismos de regulação da abertura estomatal, além de exercer funções sobre o desenvolvimento do sistema radicular. Segundo Li e Yang (2007), a luz afeta muitos aspectos do desenvolvimento e crescimento do sistema radicular, incluindo geosensibilidade, formação de raízes laterais e alongamento das raízes primárias. Em *Arabidopsis* spp., a luz azul é mais efetiva do que a luz vermelha na regulação desses mecanismos e no desenvolvimento de cloroplastos nas raízes, embora os mecanismos de ação funcionem de maneira sinérgica relativamente à ação dos fitocromos.

As fototropinas são fotorreceptores atuando na regulação de processos que servem para otimizar a eficiência fotossintética e o crescimento das plantas (CHRISTIE, 2007; TAKEMIYA et al., 2005). Segundo Takemiya et al. (2005), as fototropinas atuam no movimento dos cloroplastos sob as superfícies foliares e mediam o processo de abertura e fechamento dos estômatos. O acúmulo de cloroplastos incrementa a absorção de luz, e o incremento na condutância estomatal aumenta a absorção de CO₂ na planta, sendo que ambos os fatores otimizam a eficiência da fixação fotossintética de CO₂. Entre outros mecanismos regulados pelas fototropinas estão o crescimento de órgãos em direção à luz (fototropismo), alteração em ângulos ou movimentos foliares, desestiolamento em plântulas, indução ao florescimento e controle do ciclo circadiano das plantas. Adicionalmente, esses fotorreceptores parecem desempenhar importante papel na aclimação das plantas em condições de ambiente sombreado. Pequenas mudanças na intensidade de luz azul (0,1 e 0,4% da RFA) são suficientes para desencadear respostas mediadas pelas fototropinas. Takemiya et al. (2005) demonstraram aumento de 40% no peso fresco de *Arabidopsis* spp. em ambientes simulando o fornecimento de apenas metade da intensidade de luz do ponto de saturação da fotossíntese quando apenas 0,4% da RAF foi suplementada como luz azul. Franklin e Whitelam (2005) comentaram que reduções na incidência de luz azul também consistem em importante mecanismo de sinalização de proximidade e, portanto, estão envolvidas nas respostas de escape ao sombreamento. Em plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), o etileno parece ser componente regulatório essencial nas respostas mediadas pela luz azul. Estudos genéticos têm revelado significativa dependência da ação de um fotorreceptor à presença de outros, de forma que a expressão das estratégias adaptativas em condições de sombreamento envolve, além da regulação e interação entre os fotorreceptores, a interação entre inúmeros

hormônios como auxina, etileno, giberelina (ou ácido giberélico) e brassinosteróides (VANDENBUSSCHE et al., 2005).

Dessa forma, os mecanismos de percepção e sinalização em indivíduos e da comunidade vegetal em dosséis sob pastejo continuamente regulam suas respostas morfofisiológicas e interferem sobremaneira nos padrões morfogênicos, adaptações plásticas em resposta ao ambiente e manejo e fluxos de crescimento, o que determina, em último nível, a produtividade potencial passível de ser obtida. A compreensão desses mecanismos é essencial para que as práticas de manejo adotadas consigam maximizar a produção e utilização de forragem ao mesmo tempo em que respeitem os limites de resistência das plantas à desfolhação, mantendo, dessa forma, a persistência e a produtividade da população.

1.3 Atributos morfológicos de gramíneas cespitosas

As gramíneas compreendem um dos maiores subgrupos de plantas clonais entre as angiospermas terrestres. Sua forma de crescimento é definida pelo arranjo espacial compacto de perfilhos (BRISKE; DERNER, 1998), onde cada indivíduo é caracterizado por um arranjo de subunidades estruturais ou módulos (MOORE; MOSER, 1995) chamados fitômeros, os quais são sucessivamente diferenciados a partir do meristema apical (WELKER; BRISKE, 1992). Cada fitômero compreende uma lâmina foliar e bainha, nó e entre-nó e gema axilar associada localizada abaixo do ponto de inserção da bainha (MOORE; MOSER, 1995). A arquitetura do perfilho é determinada pelo tamanho, número e arranjo espacial dos fitômeros (BRISKE, 1986), os quais podem variar em função de características genéticas, estágio de desenvolvimento e condições de crescimento (e.g. disponibilidade de nutrientes, fatores climáticos e/ou competição por recursos).

Uma planta de gramínea (*genet*) consiste de uma coleção de indivíduos (*ramets*) que se desenvolvem a partir de um único progenitor comum, o perfilho parental, ou a partir da coroa. Cada novo indivíduo emerge de gemas localizadas na axila das folhas presentes no colmo principal ou de outros perfilhos (LEYSER, 2003; KEBROM; SPIELMEYER; FINNEGAN, 2013) e seguem um padrão de crescimento clonal caracterizado pelo desenvolvimento sequencial de unidades (perfilhos) de crescimento (BUSSO et al., 2011) que, na ausência de mutações somáticas, são geneticamente idênticas. Entretanto, Moore e Moser (1995) comentaram que um dossel é caracterizado por uma população de plantas geneticamente relacionadas, mas usualmente com genótipos únicos. Muitas espécies de gramíneas perenes possuem polinização aberta e, dessa forma, cada população representa uma

coleção de genótipos mais do que uma linha pura. Em função disso, existe maior variação em processos de desenvolvimento e características morfológicas em uma população de gramíneas perenes do que poderia ser encontrado em espécies anuais.

As gemas axilares são meristemas apicais rudimentares, diferenciados a partir do meristema apical de perfilhos parentais, que podem potencialmente crescer para produzir um perfilho jovem (HENDRICKSON; BRISKE, 1997). Os meristemas axilares oferecem a expansão de eixos secundários de crescimento nas plantas e possuem grande contribuição para o desenvolvimento plástico potencial, permitindo a alteração da arquitetura da planta para atender às condições ambientais prevalentes (BENNETT; LEYSER, 2006). Embora o grau de mudanças plásticas em atributos morfológicos ou adaptações fisiológicas em perfilhos individuais seja genética, ambiental e mecanicamente restrito, a plasticidade em nível de indivíduo possui papel central na aclimação do dossel à heterogeneidade local de recursos (MORI; NIINEMETS, 2010). Segundo Niinemets (2010), o desenvolvimento de perfilhos aéreos, assim como variações estruturais em folhas e na parte aérea como um todo, contribui para a maximização da captura de recursos em ambientes cuja disponibilidade possa ser limitada. Gemas axilares viáveis são também críticas para o crescimento inicial da planta como fonte de carboidratos totais não-estruturais estocados, contribuindo para o recrutamento de novos perfilhos em situações onde pouco ou nenhum tecido fotossintético permaneça na planta como resultado de um determinado distúrbio (BUSSO et al., 2011). Em situações onde o recrutamento de perfilhos é restrito por condições ambientais extremas ou pastejo intenso, o crescimento pode ser proveniente, quase que exclusivamente, da ativação e desenvolvimento de gemas axilares que sobrevivem aos distúrbios (HENDRICKSON; BRISKE, 1997).

A ativação de gemas e desenvolvimento de perfilhos axilares é mediada por controle hormonal, mas mudanças em condições ambientais como sombreamento, suprimento de nutrientes ou danos a outros perfilhos podem alterar o crescimento lateral (MIGUEL et al., 1998; SHIMIZU-SATO; MORI, 2001). O sombreamento é apontado como uma das principais causas da supressão do crescimento de gemas axilares, pois limita a fotossíntese, reduzindo a quantidade de carbono disponível para o crescimento (MIGUEL et al., 1998). Entretanto, o suprimento de carbono pode não ser a principal causa da redução em crescimento. Alterações na qualidade, mais do que na quantidade de luz (DEREGIBUS; SANCHEZ; CASAL, 1983), alteram o crescimento de perfilhos e o padrão de alocação de assimilados para determinados componentes da parte aérea (crescimento de folhas ou alongamento de colmos, por exemplo).

Meristemas ativos são continuamente requeridos para que a produção de novos perfilhos possa compensar as perdas associadas à mortalidade de indivíduos. O sucessivo recrutamento de indivíduos produz uma série de gerações conectadas, denominadas hierarquias. O número de indivíduos em cada hierarquia é determinado pela taxa de recrutamento (ou taxa de aparecimento) e longevidade dos perfilhos, as quais são influenciadas por fatores genéticos, ambientais (BRISKE; DERNER, 1998) e de manejo. Dessa forma, a arquitetura da planta é determinada pela morfologia e arranjo espacial dos indivíduos que a compõe, sendo que uma única planta pode representar várias gerações de perfilhos em diversos estádios de desenvolvimento (MOORE; MOSER, 1995). Variações em arquitetura determinam como a planta explora seu ambiente e interage com as plantas vizinhas (BRISKE; DERNER, 1998). A arquitetura do dossel, por sua vez, é função da morfologia dos perfilhos em seus vários estádios de desenvolvimento e do arranjo e distribuição desses perfilhos na população (MOORE; MOSER, 1995).

1.4 Relações entre indivíduos na comunidade vegetal

A arquitetura e organização modular em gramíneas determina a constante interação entre subunidades (BRISKE; BUTLER, 1989) de crescimento (perfilhos). Cada indivíduo, dessa forma, está sujeito a mecanismos de regulação não somente em nível modular, mas também em nível de planta. Watson e Casper (1984) comentaram que plantas (*genet*) não consistem apenas de subunidades morfológicas, mas sim de unidades fisiológicas integradas (UFI's) formadas por um conjunto de módulos (*ramets*) que juntos funcionam como estruturas relativamente autônomas com respeito à assimilação, distribuição e utilização de carbono. Embora a definição tenha sido inicialmente proposta para carbono, Watson (1986) comentou que o conceito poderia ser estendido também para o transporte e utilização de nutrientes minerais e hormônios. A existência das UFI's foi definida a partir de evidências de restrições ao movimento de assimilados e de alocação preferencial de carbono entre subunidades morfológicas (WATSON, 1986). Trabalhos posteriores ratificaram a existência de certa autonomia de indivíduos ou grupos de indivíduos (BRISKE; BUTLER, 1989; KUN; OBORNY, 2003) pertencentes ao mesmo clone, embora o número de hierarquias e o grau de dependência entre aquelas que compõem uma UFI sejam amplamente variáveis entre espécies.

Segundo Briske e Derner (1998), a capacidade para integração fisiológica entre perfilhos jovens e a geração parental é estabelecida durante o desenvolvimento inicial dos

perfilhos. As conexões vasculares são formadas imediatamente após a diferenciação das gemas, iniciando como traços vasculares no prófio (folha modificada com lâmina foliar ausente associada ao nó e disposta em direção ao eixo principal que protege a gema lateral). A diferenciação basal desses traços vasculares permite sua junção com o sistema vascular do perfilho parental, conferindo, assim, a habilidade de translocação de recursos entre indivíduos. Espécies com crescimento clonal caracterizam-se pela produção de novos indivíduos geneticamente semelhantes, mas que podem separar-se de seus clones parentais. Existem diferenças quanto à extensão segundo a qual os clones podem ser fragmentados ou permanecerem fisiologicamente integrados, sendo que a natureza dessas inter-relações determina os meios pelos quais as plantas colonizam o espaço, detectam variações nas condições ambientais e na disponibilidade de nutrientes ou respondem à competição com plantas vizinhas (HARTNETT; BAZZAZ, 1983).

As relações entre indivíduos, dependendo da espécie, podem ser de independência ou interdependência segundo o grau de compartilhamento de recursos e regulação em padrões de crescimento entre indivíduos morfollogicamente conectados (módulos ou unidades modulares) (KUN; OBORNY, 2003). Plantas que, imediatamente após a expansão, permanecem fisiologicamente conectadas somente enquanto utilizam um *pool* comum de reservas orgânicas em órgãos de perenização caracterizam relações de independência entre si. Nessas espécies, a ocorrência de danos (físicos ou via remoção da área foliar), depleção de nutrientes ou de recursos de crescimento que afetam um determinado indivíduo não interferem sobre o crescimento de outros, mesmo que estejam morfollogicamente conectados. Unidades modulares integradas fisiologicamente em que a translocação de recursos entre indivíduos ocorre e a alocação e aquisição de nutrientes, assim como o desenvolvimento e crescimento são integrados em nível de planta e, portanto, sujeitos à compensação tamanho-densidade em nível de UFI, caracterizam relações de interdependência (HARTNETT; BAZZAZ, 1983). Em *Agropyrum repens* (L.) Beauv. a desfolhação severa induz o movimento de assimilados de partes ou módulos intactos para indivíduos que sofreram danos e, dessa forma, os módulos passam a ser temporariamente interdependentes (NOBLE; MARSHALL, 1983). Em *Glechoma hederacea* L., uma espécie estolonífera, a integração entre ramos permite o suprimento de assimilados a partir de estolões que não sofreram desfolhação para aqueles em que houve remoção da superfície fotossintética (PRICE; MARSHALL; HUTCHINGS, 1992) por meio de reintegração entre indivíduos (WELKER et al., 1985). Price, Hutchings e Marshall (1996) comentaram que esse é um mecanismo de tamponamento de curto-prazo que parece ser

desencadeado quando o benefício para o clone (ramos ou perfilhos primários e suas gerações associadas) excede o custo do “setor” que está sendo subsidiado. Magda, Warembourg e Labeyrie (1988) apontaram a existência de integração facultativa entre UFI's em *Lathyrus sylvestris* L., uma leguminosa cujos ramos estão conectados a um extenso sistema de rizomas. Nessa espécie, o ramo principal pode conter de 2 a 16 ramificações interconectadas. Em uma dada geração, o estágio fisiológico do ramo foi mais determinante da quantidade de assimilados importados do que a biomassa dos ramos ou sua idade. O decréscimo na atividade fotossintética em ramos sombreados induziu maior importação de assimilados, sendo estes supridos tanto por hierarquias mais velhas quanto mais jovens.

Na comunidade vegetal, a percepção do ambiente por meio de mecanismos integrados de sinalização gerados tanto a partir de processos fisiológicos em indivíduos quanto adaptações morfofisiológicas nos vizinhos gera a interferência interclonal. Segundo Briske e Butler (1989), esse é um dos processos bióticos que interfere diretamente sobre a dinâmica de indivíduos e, portanto, regula os processos de aparecimento e morte de perfilhos na população. De outro lado, a integração fisiológica pode gerar interferência intraclonal, ou seja, padrões de regulação no crescimento ou número de indivíduos pertencentes ao mesmo fragmento clonal, a qual se origina a partir da competição por recursos dentro do clone ou depleção de recursos do ambiente. De Kroon e Kwant (1991) comentaram que a integração fisiológica seria efetiva na regulação do número de indivíduos por meio de um processo densidade-dependente somente quando existisse primariamente interferência intraclonal ao invés de interclonal. Em gramíneas cespitosas, portanto, a interferência intraclonal pode adquirir importância relativa maior que relações interclonais na regulação da dinâmica da população (BRISKE; BUTLER, 1989). Briske e Butler (1989) demonstraram que a regulação do recrutamento de indivíduos em *Schizachyrium scoparium* Hubb. ocorre tanto devido a interferência interclonal quanto intraclonal. Os resultados reportados por esses autores sugerem que existe uma separação temporal entre essas interferências, segundo a qual a primeira adquire importância relativa maior em condições de estabelecimento da comunidade vegetal, como no início da estação de crescimento, enquanto a última opera de forma marcante na medida em que a área foliar do clone se expande.

Considerando plantas na fase vegetativa de crescimento e ausência de limitações nutricionais, a idade fisiológica (PAIVA et al., 2011), o número de indivíduos e sua localização hierárquica (WELKER et al., 1985) ao longo do colmo principal definem as relações de competição em nível de UFI (DERNER; BRISKE; POLLEY, 2012) ou fragmento

clonal (ALPERT, 1999), e interferem sobre o potencial e a velocidade de resposta a determinados distúrbios. Olson e Richards (1988a) comentaram que o reestabelecimento numérico de perfilhos é um importante atributo da comunidade vegetal, mas o arranjo espacial desse restabelecimento normalmente é pouco explorado. Isso é particularmente importante em espécies cespitosas, já que a localização da planta na touceira também define o potencial para recrutamento e crescimento de indivíduos. Clones localizados na periferia das touceiras possuem maior potencial de recrutamento de indivíduos relativamente àqueles localizados no centro em *Agropyrum desertorum* (Fischer ex Link) Shultes (OLSON; RICHARDS, 1988b) e *S. scoparium* Hubb. (BUTLER; BRISKE, 1988; BRISKE; BUTLER, 1989), sendo essa resposta mediada pela menor quantidade e qualidade da luz que penetra o interior da touceira, inibindo a ativação e o desenvolvimento de gemas (BRISKE; ANDERSON, 1990). O restabelecimento de indivíduos na touceira e seu arranjo espacial são determinantes do potencial de ocupação do espaço e de exploração de recursos tanto no sentido vertical como horizontal do dossel. Olson e Richards (1988a) comentaram que o aumento em número de perfilhos na comunidade pode representar expansão e divisão de touceiras, incremento no número de perfilhos dentro da touceira (número de UFI's ou indivíduos por UFI, respectivamente) ou ambos. Da mesma forma, aumento em área basal da touceira pode ser resultado de maior número de indivíduos na touceira ou maior restabelecimento no perímetro relativamente ao centro da touceira sem modificações em número de plantas (WAN; SOSEBEE, 2002).

1.5 O manejo do pastejo como modulador das respostas de plantas na comunidade vegetal

Plantas sob pastejo adquiriram ao longo de seu histórico de co-evolução com os herbívoros a capacidade de ajustar seus processos fisiológicos e características morfológicas à frequente remoção de sua área foliar fotossintética. Alterações nas taxas de processos morfogênicos, na prioridade de alocação de assimilados, nas taxas de aparecimento, sobrevivência e mortalidade de indivíduos na população, na distribuição de componentes morfológicos ao longo do perfil vertical do dossel forrageiro e na ocupação horizontal do solo atuam de maneira integrada em resposta ao regime de desfolhação utilizado. Entretanto, tanto adaptações no fluxo de tecidos em indivíduos quanto ajustes na dinâmica da população de indivíduos possuem plasticidade limitada e, dessa forma, a definição de metas de manejo adequadas aos limites de resistência das plantas (BRISKE, 1986) é essencial para a

manutenção de dosséis longevos, estáveis e produtivos. Tais limites são estabelecidos pela definição da frequência e severidade de desfolhação em sistemas que utilizam o pastejo rotativo. Slack, Fulkerson e Scott (2000) demonstraram que o impacto da frequência e da severidade de desfolhação pode diferir segundo a espécie forrageira considerada. Pastos de *Bromus willdenowii* Kunth cv. Matua foram mais adversamente afetados pela frequência de desfolhação, enquanto a severidade exerceu impacto relativo maior sobre componentes do crescimento em pastos de azevém perene (*Lolium perenne* L. cv. Dobson). Nesse sentido, cada espécie responde às metas de manejo segundo a plasticidade nos diversos níveis de organização (tecidos e órgãos, indivíduos ou população) e, portanto, é essencial que a capacidade de ajustes em cada um desses níveis seja conhecida e compreendida.

Em gramíneas cespitosas, a estrutura de crescimento, caracterizada pela formação de touceiras, adiciona um nível de complexidade a mais sobre as respostas tanto do indivíduo quanto da comunidade vegetal. Essa formação determina menor plasticidade na localização ou distribuição de perfilhos para exploração de *patches* com melhor disponibilidade de recursos tanto no perfil vertical quanto horizontal do dossel, diferentemente do que se observa em espécies rizomatosas ou estoloníferas (DONG; PIERDOMINICI, 1995; BIRCH; HUTCHINGS, 1999). Como resultado, indivíduos localizados na periferia ou no centro das touceiras podem apresentar distintos potenciais de crescimento, função principalmente de variações na quantidade e na qualidade de luz. Isso significa que para uma mesma área basal de touceira, a composição entre classes de perfilhos ou hierarquias pode variar amplamente. Nesse sentido, os níveis de competição intraclonal podem adquirir importância maior quando as estratégias de manejo adotadas favorecem o aumento no número de indivíduos por segmento clonal, o que, em função do nível de integração fisiológica, gera consequências sobre o fluxo de tecidos em indivíduos ou classes, capacidade de ocupação do solo (PAIVA, 2013), acúmulo de forragem e estrutura do dossel. Derner, Briske e Polley (2012) demonstraram que o aumento no número de subunidades em uma UFI intensifica a competição intratouceira, mas pode conferir habilidade competitiva quando associada à expansão de touceiras. As informações acerca dessas respostas integrativas são pouco relatadas para espécies cespitosas e, dessa forma, pouco se compreende sobre como o manejo pode atuar sobre a intensidade de competição intra e interclonal e mecanismos de ajuste desencadeados em função da frequência e severidade de desfolhação, assim como os reflexos sobre as características morfogênicas e estruturais, dinâmica da população de perfilhos e acúmulo de forragem.

A integração clonal pode ter diferentes efeitos sobre a plasticidade nos diversos níveis de organização (ALPERT, 1999). Isso significa que alterações no fluxo de tecidos podem ser compensadas por variações na composição e dinâmica da população, as quais, por sua vez, podem interferir sobre a estrutura do dossel. Os impactos dessas alterações sobre a produção de forragem e persistência da comunidade vegetal precisam ser compreendidos, dada a diversidade de espécies forrageiras tropicais disponíveis para exploração em sistemas de pastejo. Um enfoque ecológico e integrado às respostas obtidas permite não somente a definição de estratégias de manejo adequadas ao crescimento das plantas, mas também proporciona a geração de maior conhecimento ao invés de “informação”, favorecendo a compreensão da funcionalidade das plantas e de sua ecofisiologia.

1.6 Hipótese

Estratégias de manejo do pastejo, caracterizadas por combinações entre severidade e frequência de desfolhação, modificam as relações entre indivíduos da comunidade vegetal e, como consequência, alteram a proporção entre perfilhos basais e aéreos. A alteração na proporção entre classes de perfilhos na população interfere sobre a dinâmica dos processos morfogênicos ao longo do processo de rebrotação e os componentes do acúmulo de forragem, com reflexos sobre a estrutura do dossel do capim-elefante cv. Napier.

1.7 Objetivos

Os objetivos deste trabalho foram avaliar as características morfogênicas e estruturais de perfilhos basais e aéreos, a integração entre características determinantes do fluxo de tecidos ao longo do processo de rebrotação, padrões de acúmulo de forragem e estrutura do dossel de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo.

Referências

ALPERT, P. Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*. **Plant Ecology**, Perth, v. 141, n. 1, p. 99-106, 1999.

ANDRADE, A.C.; FONSECA, D.M.; GOMIDE, J.A.; ALVAREZ V.H.; MARTINS, C.E.; D.P.H. Produtividade e valor nutritivo do capim-elefante cv. Napier sob doses crescentes de nitrogênio e potássio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 9, n. 6, p. 1589-1595, 2000.

APHALO, P.J.; BALLARÉ, C.L. On the importance of acquiring systems in plant–plant interactions. **Functional Ecology**, London, v. 9, n. 1, p. 5–14, 1995.

BALLARÉ, C.L. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 4, n. 3, p. 97-102, 1999.

_____. Illuminated behaviour: phytochrome as a key regulator of light foraging and plant anti-herbivore defence. **Plant, Cell and Environment**, Logan, v.32, n.6, p. 713–725, 2009.

BALLARÉ, C.L.; CASAL, J.J. Light signals perceived by crop and weed plants. **Field Crops Research**, Buenos Aires, v. 67, n. 2, p. 149-160, 2000.

BARBOSA, R.A.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; ZIMMER, A.H.; TORRES JÚNIOR, R.A.A. Capim Tanzânia submetido a combinações entre intensidade e frequência de pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 329-340, 2007.

BENNET, T.; LEYSER, O. Something on the side: axillary meristems and plant development. **Plant Molecular Biology**, Zurich, v. 60, n. 6, p. 843–854, 2006.

BIRCH, C.P.D.; HUTCHINGS, M.J. Clonal segmentation. The development of physiological independence within stolons of *Glechoma hederacea* L. **Plant Ecology**, Perth, v. 141, p.21-31, 1999.

BRISKE, D.D. Plant response to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. In: JOSS, P.J.; LYNCH, P.W.; WILLIAMS, O.B. (Ed.). **Rangelands: a resource under siege**. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. p. 425-427.

BRISKE, D.D.; ANDERSON, V.J. Tiller dispersion in populations of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: implications for herbivory tolerance. **Oikos**, Copenhagen, v. 51, n. 1, p. 50-56, 1990.

BRISKE, D.D.; BUTLER, J.T. Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: interclonal versus intraclonal interference. **Journal of Ecology**, London, v. 77, n. 4, p. 963-974, 1989.

BRISKE, D.D.; DERNER, J.D. The clonal biology of caespitose grasses. In: CHEPLICK, G.P. (Ed.). **Population ecology of grasses**. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. p. 106-135.

BOTREL, M.A; ALVIM, M.J.; MARTINS, C.E. Avaliação e seleção de cultivares de capim-elefante (*Pennisetum purpureum* Schum.) para pastejo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 23, n. 5, p. 754-762, 1994.

BUSSO, C.A.; GITTINS, C.; BECKER, G.F.; GHERMANDI, L. Tiller hierarchy and defoliation frequency determine bud viability in the grass *Poa ligularis*. **Ecological Research**, Kyoto, v. 26, n. 5, p. 985-997, 2011.

BUTLER, J.T.; BRISKE, D.D. Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. **Oikos**, Copenhagen, v. 51, n. 3, p. 306-312, 1988.

CARARETO, R. **Uso de ureia de liberação lenta para vacas alimentadas com silagem de milho ou pastagens de capim-elefante manejadas com intervalos fixos ou variáveis de desfolhas**. 2007. 113 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.

CARNEVALLI, R.A.; DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O.; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; SILVA, G.N.; MORAIS, J.P.G. Herbage production and grazing losses in *Panicum maximum* cv. Mombaça under four grazing management. **Tropical Grassland**, Queensland, v. 40, n. 3, p. 165-176, 2006.

CARVALHO, C.A.B.; PACIULLO, D.S.C.; ROSSIELLO, R.O.P.; DERESZ, F. Dinâmica do perfilhamento em capim-elefante sob influência da altura do resíduo pós-pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 1, p. 145-152, 2006.

CHAVES, I.; POKORNY, R.; BYRDIN, M.; HOANG, N.; RITZ, T.; BRETTEL, K.; ESSEN, L.; VAN DER HORST, G.T.J.; BATSCHAUER, A.; AHMAD, M. The cryptochromes: blue light photoreceptors in plants and Animals. **Annual Review of Plant Biology**, Los Angeles, v. 62, n. 1, p. 335–364, 2011.

CHRISTIE, J.M. Phototropin blue-light receptors. **Annual Review of Plant Biology**, Los Angeles, v. 58, n. 1, p. 21-45, 2007.

CORSI, M.; DA SILVA, S.C.; FARIA, V. P. Princípios de manejo do Capim-Elefante sob pastejo. In: PEIXOTO, A.M., MOURA, J.C., FARIA, V.P. (ed.). **Pastagens de Capim-Elefante: utilização intensiva**. Piracicaba: FEALQ, 1996. p. 51-70.

DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O.; CARNEVALLI, R.A.; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; MATTHEW, C.; ARNOLD, J.C.; MORAIS, J.P.G. Sward structural characteristics and herbage accumulation of *Panicum maximum* cv. Mombaça subject to rotational stocking managements. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 1, p. 8-19, 2009.

DE KROON, H.; KWANT, R. Density-dependent growth responses in two clonal herbs: regulation of shoot density. **Oecologia**, Berlin, v. 86, n. 2, p. 298-304, 1991.

DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A.; CASAL, J.J. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. **Plant Physiology**, Waterbury, v. 72, n. 3, p. 900–902, 1983.

DERESZ, F. Produção de leite de vacas mestiças holandês x zebu em pastagem de capim-elefante, manejada em sistema rotativo com e sem suplementação durante a época das chuvas. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 30, n. 1, p. 197-204, 2001.

DERNER, J.D.; BRISKE, D.D.; POLLEY, H.W. Tiller organization within the tussock grass *Schizachyrium scoparium*: a field assessment of competition–cooperation tradeoffs. **Botany**, Ottawa, v. 90, n. 8, p. 669-677, 2012.

- DIFANTE, G.S.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; BARBOSA, R.A.; GONÇALVES, W.V. Sward structure and nutritive value of Tanzânia guineagrass subject to rotational stocking managements. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 38, n. 1, p. 9-19, 2009.
- DONG, M.; PIERDOMINICI, M.G. Morphology and growth of stolons and rhizomes in three grass species, as affected by different light supply. **Vegetatio**, Perth, v. 116, n. 1, p. 25–22, 1995.
- GEREMIA, E.V. **Estrutura do dossel e taxa de consumo de forragem de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo**. 2013. 78 p. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.
- GIACOMINI, A.A.; DA SILVA, S.C.; SARMENTO, D.O.L.; ZEFERINO, C.V.; TRINDADE, J.K.; SOUZA JÚNIOR, S.J.; GUARDA, V.D.A.; SBRISSIA, A.F.; NASCIMENTO JÚNIOR, D. Components of the leaf area index of marandu palisadegrass swards subjected to strategies of intermittent stocking. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 6, p. 721-732, 2009.
- FONSECA, D.M.; SALGADO, L.T.; QUEIROZ, D.S.; CÓSER, A.C.; MARTINS, C.E.; BONJOUR, S.C.M. Produção de leite em pastagem de capim-elefante sob diferentes períodos de ocupação dos piquetes. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 27, n. 5, p. 848-856, 1998.
- EMBRAPA. **Capim-elefante**: curso de pecuária leiteira. 2. ed. Coronel Pacheco, 1993. 34 p. (Documentos, 43).
- HARTNETT, D.C.; BAZZAZ, F.A. Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. **Ecology**, Washington, v. 64, n. 4, p. 779-788, 1983.
- HENDRICKSON, J.R.; BRISKE, D. Axillary bud banks of two semiarid perennial grasses: occurrence, longevity, and contribution to population persistence. **Oecologia**, Berlin, v. 110, n. 4, p. 584-591, 1997.
- FRANKLIN, K.A. Shade avoidance. **New Phytologist**, Lancaster, v. 179, n. 4, p. 930–944, 2008.
- FRANKLIN, K.A.; WHITELAM, G.C. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. **Annals of Botany**, Exeter, v. 96, n. 2, p. 169–175, 2005.
- KEBROM, T.H.; SPIELMEYER, W.; FINNEGAN, E.J. Grasses provide new insights into regulation of shoot branching. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 18, n. 1, p. 41-48, 2013.
- KUN, Á.; OBORNI, B. Survival and competition of clonal plant population in spatially and temporally heterogeneous habitat. **Community Ecology**, Budapest, v. 4, n.1, p. 1-20, 2003.
- LEYSER, O. Regulation of shoot branching by auxin. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 8, n. 11, p. 541-545, 2003.

LI, Q.; YANG, H. Cryptochrome signaling in plants. **Photochemistry and Photobiology**, Lawrence, v. 83, n. 1, p. 94–101, 2007.

MAGDA, D.; WAREMBOURG, F.R.; LABEYRIE, V. Physiological integration among ramets of *Lathyrus sylvestris* L. Translocation of assimilates. **Oecologia**, Berlin, v. 77, n. 2, p. 255–260, 1988.

MARTIN, T.M.; DOURADO NETO, D.; STORCK, L.; BURAUUE, P.; SANTOS, E.A. Regiões homogêneas e tamanho de amostra para atributos do clima no Estado de São Paulo, Brasil. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 3, p. 690–697, 2008.

MONACO, T.A.; BRISKE, D.D. Does resource availability modulate shade avoidance responses to the ratio of red to far-red irradiation? An assessment of radiation quantity and soil volume. **New Phytologist**, Lancaster, v. 146, n. 1, p. 37–46, 2000.

MOORE, K.J.; MOSER, L.E. Quantifying developmental morphology of perennial grasses. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 1, p. 37–43, 1995.

MORI, A.; NIINEMETS, U. Plant responses to heterogeneous environments: scaling from shoot modules and whole-plant functions to ecosystem processes. **Ecological Research**, Kyoto, v. 25, n. 4, p. 691–692, 2010.

MURPHY, J.S.; BRISKE, D.D. Density-dependent regulation of ramet recruitment by the red:far-red ratio of solar radiation: a field evaluation with the bunchgrass *Schizachyrium Scoparium*. **Oecologia**, Berlin, v. 97, n. 4, p. 462–469, 1994.

MIGUEL, L.C.; LONGNECKER, N.E.; MA, Q.; OSBORNE, L.; ATKINS, C.A. Branch development in *Lupinus angustifolius* L. I. Not all branches have the same potential growth rate. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 49, n. 320, p. 547–553, 1998.

NIINEMETS, U. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, Kyoto, v. 25, n. 4, p. 693–714, 2010.

NOBLE, J.C.; MARSHALL, C. The population biology of plants with clonal growth: II. The nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. **Journal of Ecology**, London, v. 71, n. 3, p. 865–877, 1983.

OLSON, B.E.; RICHARDS, J.H. Tussock regrowth after grazing: intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron desertorum*. **Oikos**, Copenhagen, v. 51, n. 3, p. 374–382, 1988a.

_____. Spatial arrangement of tiller replacement in *Agropyron desertorum* following grazing. **Oecologia**, Berlin, v. 76, n. 1, p. 7–10, 1988b.

PAIVA, A.J.; DA SILVA, S.C.; PEREIRA, L.E.T.; CAMINHA, F.O.; PEREIRA, P.M.; GUARDA, V.D. Morphogenesis on age categories of tillers in marandu palisadegrass. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 68, n. 6, p. 626–631, 2011.

- PAIVA, A.J. **Dinâmica da população de perfilhos e de touceiras em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo.** 2013. 127 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.
- PRICE, E.A.C.; HUTCHINGS, M.J.; MARSHALL, C. Causes and consequences of sectoriality in the clonal herb *Glechoma hederacea*. **Vegetatio**, Perth, v. 127, n. 1, p. 41-54, 1996.
- PRICE, E.A.C.; MARSHALL, C.; HUTCHINGS, M.J. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea*. I. Patterns of physiological integration. **Journal of Ecology**, London, v. 80, n. 1, p. 25-38, 1992.
- SHIMIZU-SATO, S.; MORI, H. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. **Plant Physiology**, Waterbury, v. 127, n. 3, p. 1405-1413, 2001.
- SILVA, S.H.B.; SANTOS, M.V.F.; LIRA, M.A.; DUBEUX, J.C.B.; FREITAS, E.V.; FERREIRA, R.L.C. Uso de descritores morfológicos e herdabilidade de caracteres em clones de *Pennisetum* sp. de porte baixo. **Revista Brasileira Zootecnia**, Viçosa, v. 38, n. 8, p. 1451-1459, 2009.
- SLACK, K.; FULKERSON, W.J.; SCOTT, J.M. Regrowth of prairie grass (*Bromus willdenowii* Kunth) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) in response to temperature and defoliation. **Australian Journal of Agricultural Research**, Queensland, v. 51, n. 5, p. 555-561, 2000.
- TAKEMYA, A.; INOUE, S.; DOI, M.; KINOSHITA, T.; SHIMAZAKI, K. Phototropins promote plant growth in response to blue light in low light environments. **The Plant Cell**, Waterbury, v. 17, n. 4, p. 1120–1127, 2005.
- VANDENBUSSCHE, F.; PIERIK, R.; MILLENAAR, F.F.; VOESENEK, L.A.C.J.; VAN DER STRAETEN, D. Reaching out of the shade. **Current Opinion in Plant Biology**, Cambridge, v. 8, n. 5, p. 462–468, 2005.
- VOLTOLINI, T.V. **Adequação proteica em rações com pastagens ou com cana-de-açúcar e efeito entre diferentes intervalos entre desfolhas da pastagem de capim-elefante sobre o desempenho lactacional de vacas leiteiras.** 2006. 167 p. Tese (Doutorado em Ciência Animal e Pastagens) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.
- WAN, C.; SOSEBEE, R.E. Tiller recruitment and mortality in the dryland bunchgrass (*Eragrostis curvula*) as affected by defoliation intensity. **Journal of Arid Environments**, Trelew, v. 51, n. 4, p. 577-585, 2002.
- WATSON, M.A. Integrated physiological units in plants. **Tree**, Vancouver, v. 1, n. 5, p. 119-123, 1986.
- WATSON, M.A.; CASPER, B.B. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 15, n. 1, p. 233-258, 1984.

WELKER, J.M.; BRISKE, D.D. Clonal biology of the temperate, caespitose, graminoid *Schizachyrium scoparium*: a synthesis with reference to climate change. **Oikos**, Copenhagen, v. 63, n. 3, p. 357-365, 1992.

WELKER, J.M.; RYKIEL, E.J.; BRISKE, D.D.; GOESCHL, J.D. Carbon import among vegetative tillers within two bunchgrasses: assessment with carbon-11 labelling. **Oecologia**, Berlin, v. 67, n. 2, p. 209-212, 1985.

2 CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS DO DOSSEL FORRAGEIRO DE CAPIM-ELEFANTE CV. NAPIER SUBMETIDO A ESTRATÉGIAS DE PASTEJO ROTATIVO

Resumo

Pastagens de capim-elefante são caracterizadas pelo abundante perfilhamento aéreo e elevação precoce de meristemas apicais, mesmo em situações onde não há competição intensa por luz. Nesse sentido, as repostas às metas de manejo do pastejo baseadas na interceptação luminosa pelo dossel forrageiro poderiam ser distintas daquelas descritas para outras gramíneas tropicais. O objetivo deste trabalho foi avaliar as características estruturais do dossel forrageiro de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012. Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós- (alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm) e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz – $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m²) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições. Foram avaliadas as seguintes variáveis-resposta: interceptação luminosa pós-pastejo ($IL_{pós}$) e no período intermediário de rebrotação (IL_{int}); altura do dossel nas fases intermediária (ALT_{int}) e pré-pastejo ($ALT_{pré}$); ângulo da folhagem nas fases pós- ($AG_{pós}$), intermediária (AG_{int}) e pré-pastejo ($AG_{pré}$); dias para atingir a fase intermediária de rebrotação (DIA_{int}) e intervalo de pastejo. As metas de interceptação luminosa afetaram as características estruturais do dossel forrageiro de capim-elefante cv. Napier, principalmente a partir da fase intermediária de rebrotação. Pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ atingiram a fase intermediária mais rapidamente, embora com menores alturas de dossel, refletindo a priorização na produção de tecidos foliares. Para essa meta, os intervalos de pastejo foram menores, as alturas de dossel mantiveram-se estáveis tanto na condição pré- (em torno de 85 cm) como em pós-pastejo durante as épocas de maior disponibilidade de fatores de crescimento. A altura pós-pastejo influenciou a velocidade de rebrotação, sendo que menores intervalos de pastejo foram registrados nos pastos manejados a 45 cm.

Palavras-chave: Estrutura do dossel; Interceptação luminosa do dossel; Manejo do pastejo; *Pennisetum purpureum*

Abstract

Elephant grass swards are characterised by abundant aerial tillering and early elevation of apical meristems, even when competition for light within sward canopy is not intense. As a consequence, responses to grazing management targets based on canopy light interception could be distinct from those described for other tropical forage grasses. The objective of this experiment was to evaluate the structural characteristics of elephant grass cv. Napier swards subjected to strategies of rotational stocking management from January 2011 to April 2012. Treatments corresponded to combinations between two post- (post-grazing heights of 35 and 45 cm) and two pre-grazing conditions (95% and maximum canopy light interception during regrowth – $LI_{95\%}$ and LI_{Max}), and were allocated to experimental units (850 m² paddocks) according

to a 2x2 factorial arrangement in a randomised complete block design, with four replications. The following response variables were evaluated: canopy light interception (LI) and height (SSH) at post-grazing (post) and intermediate phase of regrowth (int), canopy foliage angle (FA) at post- and pre-grazing (pre) and intermediate phase of regrowth, days from post-grazing to intermediate phase of regrowth (DAYint) and grazing interval. Targets of LI pre-grazing influenced the structural characteristics of elephant grass cv. Napier swards, particularly from the intermediary phase of regrowth onwards. Swards managed with the LI_{95%} target achieved the intermediary phase of regrowth earlier than those managed with the LI_{Max} target, despite the lower values of SSHint, reflecting prioritisation to accumulation of leaves under those circumstances. Grazing intervals for the LI_{95%} target were shorter, sward height remained stable for both pre- (around 85 cm) and post-grazing during seasons of the year most favourable to plant growth (September 2011 to April 2012). Targets of sward height post-grazing influenced growth rate after regrowth, with shorter grazing intervals recorded on swards managed at 45 cm relative to those managed at 35 cm.

Keywords: Sward structure; Canopy light interception; Grazing management; *Pennisetum purpureum*

2.1 Introdução

A desfolhação consiste basicamente na remoção da parte aérea das plantas forrageiras, sendo primeiramente caracterizada por sua severidade e frequência, ou o inverso desta, o intervalo entre desfolhações (GASTAL; LEMAIRE; LESTIENNE, 2004). Em comunidades vegetais sob pastejo, além do impacto direto sobre a fotossíntese, consequência da remoção da área foliar das plantas, o pastejo modifica o ambiente luminoso no dossel interferindo sobre os padrões de competição entre plantas e respostas morfogênicas dos indivíduos, os quais, por sua vez, determinam o potencial de crescimento e a estrutura do dossel (GASTAL; LEMAIRE; LESTIENNE, 2004). Trabalhos com diversas gramíneas tropicais têm demonstrado que a definição da frequência de desfolhação utilizando-se a meta pré-pastejo de 95% de interceptação luminosa pelo dossel durante a rebrotação permite agregar características favoráveis à maximização dos fluxos de crescimento em nível de perfilhos (MONTAGNER et al., 2012) associado a menores taxas de senescência, resultando em maior acúmulo de forragem (CARNEVALLI et al., 2006). Adicionalmente, menores perdas por pastejo (CARNEVALLI et al., 2006), maior eficiência de pastejo (DIFANTE et al., 2009) e estrutura de dossel favorável ao consumo de forragem (TRINDADE et al., 2007) e ao desempenho animal (GIMENES et al., 2011) também são obtidos com essa meta de manejo quando comparado a estratégias baseadas em números fixos e pré-determinados de dias (PEDREIRA; PEDREIRA; DA SILVA, 2007), as quais não consideram o ritmo

de crescimento das plantas e favorecem intensa competição no dossel, principalmente por recursos luminosos, especialmente quando as condições de crescimento são favoráveis. A adoção dessa meta como critério de interrupção da rebrotação é também justificada pela alta correlação positiva com a altura do dossel (PEDREIRA; PEDREIRA; DA SILVA, 2007), independentemente da época do ano (NASCIMENTO JÚNIOR et al., 2010), uma vez que a altura é medida fácil e rápida de ser executada e, portanto, de ser utilizada em condições de campo (DA SILVA et al., 2009).

A definição adequada de metas pós-pastejo, da mesma forma, busca respeitar os limites de resistência das plantas ao manejo favorecendo rápida rebrotação após desfolhação e persistência da pastagem. Segundo Nascimento Júnior et al. (2010), estudos avaliando as taxas de crescimento e desenvolvimento de plantas forrageiras não apresentaram diferenças entre as severidades de desfolhação testadas para os capins Mombaça, Andropógon e Xaraés quando a meta pré-pastejo de 95% de IL foi utilizada. Essas respostas, entretanto, são obtidas quando os limites de resistência e tolerância das plantas são respeitados e normalmente abrangem remoções de 40 a 60% da altura pré-pastejo (CARVALHO et al., 2009). Fonseca et al. (2012) demonstraram que maiores valores de taxa de consumo sob condições de pastejo rotativo aconteceram com alturas pós-pastejo correspondentes a 50-60% da altura de entrada dos animais nos piquetes. Nesse sentido, a meta pós-pastejo permitiria maior flexibilidade de manejo, de forma que em sistemas cujo objetivo fosse maior eficiência de colheita menores alturas poderiam ser utilizadas, enquanto pastejos menos severos concorreriam para maximização do consumo e do desempenho animal.

Pastagens de capim-elefante são caracterizadas pelo elevado potencial de produção de matéria seca e abundante participação do perfilhamento aéreo no acúmulo de forragem (CORSI; DA SILVA; FARIA, 1996). Adicionalmente, Sousa (2012) comentou que o capim-elefante cv. Napier apresenta como particularidade a elevação precoce de meristemas apicais, mesmo em situações onde não há competição intensa por luz. Nesse sentido, as respostas do capim-elefante cv. Napier às metas de pastejo tais como aquelas definidas para outras gramíneas tropicais e baseadas na interceptação luminosa pelo dossel forrageiro poderiam ser diferentes. Com base no exposto, o objetivo deste trabalho foi avaliar as características da estrutura do dossel forrageiro de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo caracterizadas por metas pré-pastejo definidas em termos de interceptação de luz pelo dossel durante a rebrotação e metas pós-pastejo definidas pela altura do dossel.

2.2 Material e métodos

O experimento foi conduzido no sistema de produção de leite do Centro de Treinamento de Recursos Humanos (CTRH) do Departamento de Zootecnia da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pertencente à Universidade de São Paulo. A referida área está situada no município de Piracicaba, SP, sob as coordenadas geográficas aproximadas de 22°43' de latitude Sul, 47°25' de longitude Oeste e 554 m de altitude (CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA, 2012).

A espécie estudada foi o *Pennisetum purpureum* Schum. cv. Napier, em uma área estabelecida originalmente em 1970 que, desde sua implantação, foi utilizada sob pastejo rotativo com vacas leiteiras. O relevo da área experimental caracteriza-se como levemente ondulado e o solo corresponde a um Nitossolo Vermelho Eutroférico (EMBRAPA, 2006), de elevada fertilidade, com as seguintes características químicas na camada 0-20 cm: pH CaCl₂: 5,9; matéria orgânica = 54,9 g.dm⁻³; P (resina trocadora de íons) = 29,43 mg.dm⁻³; Ca = 117,5 mmolc.dm⁻³; Mg = 35,62 mmolc.dm⁻³; K = 3,4 mmolc.dm⁻³; H + Al = 53,93 mmolc.dm⁻³; soma de bases = 148,91 mmolc.dm⁻³; capacidade de troca catiônica = 190,63 mmolc.dm⁻³; saturação por bases = 82%.

O clima da região é classificado como Cwa conforme classificação de Koppen com precipitação média anual de 1328 mm. Os dados climáticos durante o experimento foram coletados na estação meteorológica da ESALQ, distante cerca de 500 m da área experimental, e são apresentados na Figura 1 junto às médias históricas (1917-2010) para a região. As temperaturas médias do período experimental seguiram o padrão histórico, variando de 16,3° em junho de 2011 a 25,7° em fevereiro de 2012. O verão I foi caracterizado pela maior precipitação, comparativamente ao verão II. As precipitações iniciaram mais cedo (início de primavera) em relação às médias históricas (final de primavera) e o verão II foi caracterizado por menor precipitação nos meses de fevereiro e março comparado às médias históricas. O extrato de balanço hídrico mensal foi calculado considerando-se uma capacidade de armazenamento de água no solo de 50 mm (Figura 2). Houve períodos de déficit hídrico nos meses de fevereiro (verão I) e de julho até início de outubro de 2011 (início de primavera) e de março até metade de abril de 2012 (final do verão II).

Figura 1 – Precipitação (mm) e temperaturas médias do período experimental (PE e TE, respectivamente) e histórica (PHist e THist - 1917 a 2010 -, respectivamente) para a região de Piracicaba, SP, de janeiro de 2011 a abril de 2012

Figura 2 – Extrato de balanço hídrico (mm) para a região de Piracicaba, SP, de janeiro de 2011 a abril de 2012

O experimento iniciou-se em janeiro de 2011 após pastejo seguido de roçada de uniformização a 35 cm (Figura 3), e foi conduzido até abril de 2012. As avaliações foram agrupadas em seis épocas do ano definidas da seguinte maneira: verão I (janeiro a março de 2011), outono (abril a junho de 2011), inverno (julho a setembro de 2011), início de primavera (outubro a meados de novembro de 2011), final de primavera (meados de novembro a dezembro de 2011) e verão II (janeiro a abril de 2012). Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós-pastejo de 35 e 45 cm e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz pelo dossel forrageiro – $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx.}$) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m²) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições (Figura 4).

Figura 3 – Vista da área experimental antes do experimento (A), roçada de uniformização (B), contraste entre a área roçada e o resíduo do pastejo (C), altura do resíduo (35 cm) após roçada (D)

Figura 4 - Croqui da área experimental

Na primeira estação de crescimento, de janeiro a abril de 2011, foram aplicados 250 kg/ha de N, sendo 80 kg/ha aplicados logo após a roçada de uniformização e o restante dividido durante o período de crescimento. Na segunda estação de crescimento, de novembro de 2011 a março de 2012, foram aplicados 300 kg/ha de N, divididos ao longo do período de crescimento. As adubações foram realizadas sempre na condição pós-pastejo. Como o intervalo de pastejo não era fixo (forma como os tratamentos foram definidos), a quantidade de N aplicada em cada piquete foi dividida por ciclo de pastejo, sendo proporcional ao período de descanso ocorrido em cada unidade experimental, de forma que, no final do experimento, todos os piquetes recebessem a mesma quantidade de N. Em todas as adubações foi utilizada a fórmula 20-0-10 (N-P₂O₅-K₂O).

Por ocasião do primeiro pastejo, o monitoramento da interceptação luminosa durante a rebrotação foi realizado semanalmente até que fossem atingidos 90% de interceptação de luz. A partir desse ponto as avaliações foram realizadas a cada dois dias como forma de assegurar que as metas de 95% (IL_{95%}) e máxima interceptação de luz (IL_{Máx}) fossem atingidas com precisão. Definiu-se como IL_{Máx} o valor obtido a partir de duas leituras consecutivas iguais, que correspondeu ao valor médio de 98%. Junto às medidas de IL foi determinado o ângulo da folhagem. Essas avaliações foram realizadas com aparelho analisador de dossel marca LI-COR modelo LAI 2000 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, EUA). Foram utilizadas seis estações de leitura (amostragem) por piquete,

compostas de cinco leituras no nível do solo e uma leitura correspondente acima do nível do dossel em cada estação, totalizando 30 leituras por unidade experimental (Figura 5).

Figura 5 – Leitura de interceptação luminosa: em (A) acima do solo e em (B) no nível do solo

Como padrão, foram adotadas leituras no espaço entre touceiras, sendo as estações de leitura escolhidas de forma a representar a variação (altura e espaço entre touceiras) dos piquetes. Nos ciclos de pastejo seguintes a interceptação luminosa foi monitorada nas condições pós, intermediária – sendo esta condição determinada pela média entre IL pré do ciclo anterior e IL pós do ciclo atual – e pré pastejo.

A altura do dossel foi determinada utilizando-se bastão graduado (Figura 6A), com o qual foram realizadas 80 leituras em cada unidade experimental, tomadas ao longo de quatro linhas transectas (20 pontos por transecta) em formato de zig-zag. A altura de cada ponto correspondeu à altura média do dossel em torno do bastão (plano de visão), e a média dos 80 pontos correspondeu à altura média da unidade experimental (piquete). As medidas foram tomadas nas condições de pré-pastejo, em período intermediário de rebrotação e pós-pastejo.

Figura 6 – Medida da altura do dossel com bastão graduado (A) e animais em pastejo (B)

Os pastejos foram realizados por vacas leiteiras, secas ou em lactação, ou novilhas (Figura 6B), sendo o número de animais dimensionado para que o rebaixamento dos pastos ocorresse em período não superior a um dia de ocupação (pastejos diurnos) utilizando-se a técnica de “*mob grazing*” (GILDERSLEEVE et al., 1987). As variáveis analisadas foram IL pós-pastejo e intermediária, altura do dossel nas condições intermediária e pré-pastejo, ângulo da folhagem nas condições pós, intermediária e pré-pastejo, intervalo de pastejo (em dias) e dias para atingir a condição de IL intermediária.

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando-se o PROC MIXED do pacote estatístico SAS[®] (*Statistical Analysis System*), versão 8.2 para Windows[®]. Todos os conjuntos de dados foram testados quanto à normalidade da distribuição dos erros e homogeneidade de variâncias. Em alguns casos houve a necessidade de transformação, a qual foi feita de acordo com indicação sugerida pelo SAS[®]. A escolha da matriz de variância e de covariância foi feita utilizando-se o Critério de Informação de Akaike (WOLFINGER, 1993) e a análise de variância feita com base nas seguintes causas de variação: interceptação de luz pré-pastejo, altura pós-pastejo, época do ano e as interações entre elas. Os efeitos de interceptação de luz pré-pastejo, altura pós-pastejo, época do ano e suas interações foram considerados fixos e o efeito de blocos foi considerado aleatório (LITTEL et al., 1996). As médias dos tratamentos foram estimadas utilizando-se o “LSMEANS” e a comparação entre elas, quando necessária, realizada por meio do teste “t” de “Student” e nível de significância de 5%.

2.3 Resultados

O número médio de ciclos de pastejo realizados variou de 8,7 a 13,5 e foi maior nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ relativamente àqueles manejados com $IL_{Máx}$ (Tabela 1).

Tabela 1 – Número médio de ciclos de pastejo em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

Metas de IL	Alturas pós-pastejo (cm)	
	35	45
$IL_{95\%}$	12,7 (1,5) ¹	13,5 (1,3)
$IL_{Máx}$	8,7 (0,5)	9,5 (0,6)

¹Números entre parênteses representam o desvio padrão da média

O controle das metas de IL pré-pastejo ao longo do período experimental foi efetivo. Para a meta $IL_{95\%}$ associada às alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm os valores efetivos foram 95,4 e 95,6%, respectivamente. Para a meta $IL_{Máx}$ os valores correspondentes foram 98,4 e 98,2%, respectivamente. Para as metas de altura pós-pastejo, os valores efetivos foram dependentes da meta pré-pastejo utilizada (Figura 7), sendo que nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ os valores ficaram consistentemente acima do planejado durante todo o período experimental.

Figura 7 – Altura pós-pastejo (cm) em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

A interceptação de luz na condição pós-pastejo variou com a altura pós-pastejo ($P=0,0117$), época do ano ($P=0,0113$) e com as interações interceptação luminosa x época do ano ($P=0,0368$) e altura pós-pastejo x época do ano ($P<0,0001$). Houve diferença entre metas de IL somente no verão I, época em que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ apresentaram maiores valores de interceptação de luz pós-pastejo que pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$. Pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ apresentaram maiores valores de interceptação de luz pós-pastejo no outono, diferindo dos valores observados no início de primavera, final de primavera e verão II. Para a meta $IL_{Máx}$ maiores valores foram registrados no outono e inverno, diferindo daqueles registrados nos verões I e II. A interceptação de luz pós-pastejo variou com a altura pós-pastejo somente no inverno e no final de primavera, com maiores valores registrados nos pastos manejados a 45 cm. Pastos manejados com altura pós-pastejo 35 cm apresentaram maiores valores de interceptação de luz pós-pastejo no outono, os quais diferiram daqueles registrados durante o verão I, final de primavera e verão II. Para a altura pós-pastejo 45 cm, maiores valores foram registrados no inverno, diferindo apenas daqueles registrados no início de primavera e verão II (Tabela 2).

Tabela 2 – Interceptação luminosa (IL, %) pós-pastejo em capim elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

Época do ano	Metas de IL			Alturas pós-pastejo (cm)		
	$IL_{95\%}$	$IL_{Máx}$	EPM	35	45	EPM
Verão I	60,2 ABa	50,9 Cb	2,96	51,8 Ba	59,2 ABCa	2,96
Outono	62,9 Aa	60,3 Aa	2,74	60,1 Aa	63,1 ABa	2,74
Inverno	59,7 ABa	61,5 Aa	2,42	56,9 ABb	64,4 Aa	2,42
In. Primavera	55,9 Ba	57,1 ABa	1,90	55,1 ABa	57,9 BCa	1,90
Fin. Primavera	55,9 Ba	56,3 ABCa	1,86	53,1 Bb	59,1 ABa	1,86
Verão II	55,6 Ba	54,4 BCa	1,41	54,4 Ba	55,6 Ca	1,41

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

A interceptação de luz do período intermediário de rebrotação variou com a época do ano ($P=0,0051$) e com a interação interceptação luminosa x altura pós-pastejo ($P=0,0043$). Maiores valores foram registrados durante o verão I e o outono, os quais diferiram daqueles registrados no início de primavera e verão II. Não foram verificadas diferenças entre as médias a partir do inverno até o final do período experimental, demonstrando estabilização dos valores (Figura 8).

Figura 8 – Interceptação luminosa (IL, %) no período intermediário de rebrotação de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

Houve diferença entre metas de IL quando os pastos foram manejados com a altura pós-pastejo 45 cm, com maiores valores registrados nos pastos manejados com $IL_{Máx}$ (Figura 9). Para esse tratamento ($IL_{Máx}/45$), os valores de interceptação luminosa do período intermediário da rebrotação foram maiores do que quando a mesma meta de IL pré-pastejo foi associada à altura pós-pastejo 35 cm ($IL_{Máx}/35$).

^{Aa} Letras maiúsculas comparam metas de IL dentro de alturas pós-pastejo
 Letras minúsculas comparam altura pós-pastejo dentro de metas de IL

Figura 9 – Intercepção luminosa (IL, %) no período intermediário de rebrotação de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

As alturas de dossel atingidas no período intermediário de rebrotação variaram com a intercepção luminosa ($P<0,0001$), época do ano ($P<0,0001$) e interação intercepção luminosa x época do ano (0,0048). Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ atingiram a fase intermediária de rebrotação com maior altura que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ em todas as épocas do ano (Figura 10).

^{Aa} Letras maiúsculas comparam épocas do ano dentro metas de IL
 Letras minúsculas comparam metas de IL dentro de épocas do ano

Figura 10 – Altura do dossel (cm) no período intermediário de rebrotação do capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo caracterizadas pelas metas pré-pastejo de 95% e máxima intercepção luminosa de janeiro de 2011 a abril de 2012

A altura pré-pastejo variou com a intercepção luminosa ($P<0,0001$) e com a época do ano ($P<0,0001$). Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ apresentaram maiores alturas pré-pastejo (126 cm) que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ (84 cm). De forma geral, menores valores de altura pré-pastejo foram registrados no outono e inverno (Figura 11), com diferenças desaparecendo nas demais épocas do ano (verão I, final de primavera e verão II).

Figura 11 – Altura do dossel na condição pré-pastejo (cm) em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

O número de dias para que os pastos atingissem a fase intermediária de rebrotação foi influenciado pela interceptação luminosa ($P=0,0012$), época do ano ($P<0,0001$) e pelas interações interceptação luminosa x época do ano ($P=0,0283$) e altura pós-pastejo x época do ano ($P=0,0156$). Houve diferença entre metas de IL no inverno, final de primavera e verão II, com maiores valores registrados nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$. Para essa meta, as estações de final de primavera e verão II atingiram a fase intermediária mais rapidamente relativamente ao outono, inverno e início de primavera. Quando os pastos foram manejados com a meta $IL_{95\%}$, menor número de dias foi registrado no verão I, início e final de primavera e verão II, não diferindo entre si, com maiores valores registrados no outono e inverno. Com relação ao efeito da altura pós-pastejo, os valores diferiram apenas no final de primavera, época em que menores valores foram registrados nos pastos manejados a 45 cm. De maneira geral, o padrão de variação foi semelhante entre as alturas pós-pastejo ao longo das épocas do ano, com maiores valores registrados no inverno, seguidos daqueles do outono e início de primavera (Tabela 3).

Tabela 3 – Número de dias para atingir a fase intermediária de rebrotação em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

Época do ano	Metas de IL			Alturas pós-pastejo (cm)		
	IL _{95%}	IL _{Máx}	EPM	35	45	EPM
Verão I	9,1 Ca	10,7 CDa	1,21	11,2 Ca	8,6 Da	1,21
Outono	13,0 Ba	15,5 Ba	1,50	16,0 Ba	12,6 Ba	1,50
Inverno	18,9 Ab	26,7 Aa	1,91	21,8 Aa	23,7 Aa	1,91
In. Primavera	12,2 BCa	16,0 BCa	2,28	14,8 BCa	13,4 BCa	2,28
Fin. Primavera	9,7 Cb	11,6 Da	0,92	11,8 Ca	9,5 CDb	0,92
Verão II	10,3 Cb	12,1 CDa	0,87	11,6 Ca	10,8 BCa	0,87

^{Aa} Letras semelhantes, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, não diferem entre si ($P>0,05$); EPM corresponde ao erro padrão da média

O intervalo de pastejo variou com a interceptação luminosa ($P<0,0001$), altura pós-pastejo ($P=0,0241$) e época do ano ($P<0,0001$). Pastos manejados com a meta IL_{Máx} e/ou com a meta de altura pós-pastejo 35 cm apresentaram maiores intervalos de pastejo que pastos manejados com a meta IL_{95%} e/ou a altura pós-pastejo 45 cm (28,7 e 40,7 dias para pastos manejados com IL_{95%} e IL_{Máx}, e 36,3 e 33,1 dias para as alturas pós-pastejo 35 e 45 cm, respectivamente). No inverno foram registrados os maiores valores, seguidos daqueles do outono e início de primavera. Os menores intervalos de pastejo ocorreram no verão I e no final de primavera (Figura 12).

Figura 12 – Intervalo de pastejo em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

O ângulo da folhagem pós-pastejo (AGpós) foi afetado pela interceptação luminosa ($P=0,0155$), época do ano ($P=0,0008$) e pelas interações interceptação

luminosa x época do ano ($P=0,0022$) e interceptação luminosa x altura pós-pastejo x época do ano ($0,0096$). Não houve diferença para AGpós entre alturas pós-pastejo em cada meta de IL em todas as épocas do ano. No verão I, pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ apresentaram maiores valores de AGpós que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ quando a meta de altura pós-pastejo foi 35 cm. No final de primavera e verão II o mesmo ocorreu quando a altura pós-pastejo foi 45 cm (Tabela 4).

Tabela 4 – Ângulo da folhagem pós-pastejo e do período intermediário de rebrotação em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

AGpós			AGint		
Metas pós-pastejo (cm)	$IL_{95\%}$	$IL_{Máx}$	Metas pós-pastejo (cm)	$IL_{95\%}$	$IL_{Máx}$
Verão I			Verão I		
35	69,6 Ab	85,0 Aa	35	55,5 Bb	60,2 Aa
45	67,1 Aa	75,7 Aa	45	60,2 Aa	61,2 Aa
Erro padrão	3,92	3,92	Erro padrão	0,97	0,97
Outono			Outono		
35	64,7 Aa	69,6 Aa	35	57,0 Ab	60,7 Aa
45	66,9 Aa	68,1 Aa	45	59,3 Aa	61,7 Aa
Erro padrão	3,70	3,70	Erro padrão	0,97	0,97
Inverno			Inverno		
35	72,9 Aa	68,1 Aa	35	61,0 Aa	61,0 Aa
45	66,5 Aa	65,9 Aa	45	61,1 Aa	58,5 Aa
Erro padrão	2,26	2,26	Erro padrão	0,97	0,97
Início de Primavera			Início de Primavera		
35	70,1 Aa	68,7 Aa	35	60,1 Aa	61,0 Aa
45	76,6 Aa	68,2 Aa	45	62,1 Aa	61,7 Aa
Erro padrão	2,83	2,83	Erro padrão	0,97	0,97
Final de Primavera			Final de Primavera		
35	79,1 Aa	77,7 Aa	35	59,6 Ab	62,0 Aa
45	66,4 Ab	81,4 Aa	45	60,2 Aa	62,4 Aa
Erro padrão	4,13	4,13	Erro padrão	0,97	0,97
Verão II			Verão II		
35	71,4 Aa	69,5 Aa	35	61,7 Aa	59,0 Bb
45	67,0 Ab	79,7 Aa	45	61,1 Aa	63,4 Aa
Erro padrão	2,74	2,74	Erro padrão	0,97	0,97

^{Aa} Letras maiúsculas comparam alturas pós-pastejo dentro de metas de IL e letras minúsculas comparam metas de IL dentro de altura pós-pastejo ($P<0,05$)

O ângulo da folhagem no período intermediário (AGint) da rebrotação variou com a interceptação luminosa ($P=0,01032$), altura pós-pastejo ($P=0,0027$), época do ano ($P=0,0095$) e com as interações interceptação luminosa x época do ano ($P=0,0036$) e interceptação luminosa x altura pós-pastejo x época do ano ($0,0267$). Houve diferença entre alturas pós-pastejo nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ apenas no verão I, com maiores valores registrados nos pastos manejados a 45 cm. Nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, houve diferença somente verão II, época em que maiores valores foram

registrados nos pastos manejados a 45 cm. Para a altura pós-pastejo 35 cm, houve diferença entre metas de IL no verão I, outono e final de primavera, épocas em que pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ apresentaram maiores valores que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$. No verão II ocorreu o inverso, com maiores valores registrados nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ (Tabela 4). O ângulo da folhagem pré-pastejo variou somente com interceptação luminosa ($P < 0,0001$), com maiores valores registrados nos pastos manejados com $IL_{95\%}$ ($50,7 \pm 0,39$) relativamente àqueles manejados com $IL_{Máx}$ ($47,4 \pm 0,39$).

2.4 Discussão

A estrutura do dossel variou ao longo do processo de rebrotação, expressando as alterações em componentes morfológicos e em seu arranjo na medida em que a área foliar se desenvolveu e aumentou a interceptação da radiação solar incidente. As metas pré- e pós-pastejo interferiram de forma significativa sobre a estrutura do dossel, principalmente a partir da fase intermediária de rebrotação, refletindo-se sobre a velocidade de recuperação da superfície fotossintética, expressa pelo número de dias para atingir a fase intermediária e altura do dossel nessa condição. Os mecanismos de crescimento e as consequentes alterações em estrutura do dossel forrageiro ao longo do processo de rebrotação proporcionaram variações em ângulo da folhagem, altura do dossel na condição pré-pastejo e diferenças no intervalo entre pastejos segundo.

As características do dossel no pós-pastejo representam a condição da comunidade vegetal no início do processo de rebrotação. A interceptação de luz nessa fase é um indicativo da superfície foliar remanescente após desfolhação. O manejo do pastejo (definido pela frequência e severidade de desfolhação) e variações climáticas ao longo das épocas do ano interferem sobre a quantidade e a proporção dos componentes morfológicos remanescentes na massa de forragem dos pastos. Variações entre as metas de IL pré-pastejo sobre a interceptação de luz no pós-pastejo foram verificadas apenas no verão I (Tabela 2), época em que maiores valores foram observados nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$. Nessa época, diferenças na orientação da superfície de interceptação luminosa (ângulo da folhagem, AG) entre metas de IL pré-pastejo diferiram quando associadas à altura pós-pastejo 35 cm, com maiores valores registrados para o tratamento $IL_{Máx}/35$ relativamente ao $IL_{95\%}/35$. Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ caracterizaram-se por períodos de rebrotação mais longos, o que

favorece a competição por luz no interior do dossel (DA SILVA et al., 2009). Nesse ambiente, as plantas desencadeiam respostas morfológicas e modificam o padrão de alocação de assimilados entre os componentes da parte aérea, buscando atingir os estratos superiores, onde existe melhor disponibilidade luminosa. Nessa condição, o alongamento de colmos torna-se o principal dreno de assimilados relativamente às folhas, e a senescência das folhas localizadas na base do dossel é acelerada (DA SILVA, 2009). Da Silva et al. (2009) e Carnevalli et al. (2006) demonstraram que em pastos de *Panicum maximum* cv. Mombaça maior massa de forragem foi registrada quando a meta $IL_{Máx}$ foi utilizada, muito embora ela tenha sido composta principalmente por colmos e material morto, configurando barreiras à desfolhação e impondo maiores dificuldades em atingir as metas de altura pós-pastejo planejadas (Figura 7). Essa condição resultou em estrutura pós-pastejo cuja disposição dos componentes remanescentes é mais ereta (maior AG) e, portanto, com menor interceptação de luz. Essa mesma estrutura explica as diferenças entre AG pós-pastejo observadas no final de primavera e verão II entre as metas de IL associadas à altura pós-pastejo 45 cm, embora com valores semelhantes de interceptação luminosa pós-pastejo. As medidas de IL obtidas a partir do método utilizado neste experimento (LAI-2000) não fazem distinção entre componentes morfológicos interceptando a luz incidente e, portanto, todo material acima do solo compreende a superfície de interceptação de luz (DA SILVA et al., 2009). Nesse sentido, alturas pós-pastejo acima das metas propostas associadas à maior proporção de colmos e material morto interceptam a radiação incidente, mas não contribuem como superfície fotossintética para a rebrotação, o que explica as diferenças em AG para o mesmo valor de IL pós-pastejo.

Nas épocas de menor disponibilidade de fatores climáticos (outono, inverno e início de primavera), diferenças entre as metas de IL pré-pastejo em relação à interceptação de luz e ângulo da folhagem pós-pastejo desapareceram, embora a dificuldade na manutenção das metas de altura pós-pastejo associadas à $IL_{Máx}$ tenha se mantido, conforme já demonstrado para outras gramíneas tropicais (BARBOSA et al., 2007; ZANINI; SANTOS; SBRISIA, 2012). Pedreira e Pedreira (2007) não verificaram contrastes nas condições pós-pastejo (IL, AG e IAF) entre as metas de IL ou quando o critério de interrupção da rebrotação foi fixado em 28 dias em pastos de capim-xaraés. Da mesma forma, Giacomini et al. (2009) demonstraram que no início do processo de rebrotação de pastos de capim-marandu manejados com as metas $IL_{95\%}$ ou $IL_{Máx}$ os valores de IAF eram semelhantes.

Diferenças marcantes nas estratégias de crescimento das plantas de acordo com a meta de IL pré-pastejo foram verificadas a partir da fase intermediária de rebrotação. Na medida em que o processo de rebrotação avança, o desenvolvimento de novos perfilhos e o crescimento das estruturas foliares atuam na captação de energia luminosa, resultando em maior proporção da radiação incidente sendo interceptada pelo dossel. Pastos submetidos ao tratamento $IL_{Máx}/45$ atingiram a fase intermediária de rebrotação com maiores valores de interceptação luminosa relativamente àqueles submetidos aos tratamentos $IL_{95\%}/45$ ou $IL_{Máx}/35$ (Figura 9). Adicionalmente, as alturas atingidas nessa fase de rebrotação foram consistentemente mais elevadas para a meta de $IL_{Máx}$ em todas as épocas do ano (Figura 12), mas estiveram associadas ao maior tempo para atingir a condição intermediária apenas no inverno, final de primavera e verão II (Tabela 3). Diferenças nos padrões de variação em altura e interceptação luminosa ao longo da rebrotação parecem estar associadas a distintos mecanismos de ocupação do espaço segundo as metas de IL pré-pastejo impostas (Figura 13 A e B). Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ iniciam o crescimento a partir de uma altura de resíduo mais elevada, entretanto, com uma área foliar residual de potencial fotossintético reduzido (PEDREIRA; PEDREIRA, 2007), função da condição de baixa luminosidade à qual as folhas estiveram expostas. Adicionalmente, o intenso alongamento de colmos implica em grande proporção de meristemas apicais decapitados. Nesse sentido, o recurso prioritário de crescimento acaba sendo dirigido para o desenvolvimento de meristemas axilares (perfilhamento aéreo). Esse padrão de crescimento determina prioridades na ocupação dos espaços laterais no perfil vertical do dossel – espaço aéreo entre touceiras – em detrimento do incremento inicial em altura. A partir da fase intermediária o incremento em altura é acelerado (Figura 13B), atingindo valores pré-pastejo quase duas vezes maiores que aqueles verificados na fase intermediária. Essa composição do crescimento, embora em um primeiro momento seja dirigida para a ocupação dos espaços laterais, mantém a arquitetura do dossel mais ereta na fase intermediária, uma vez que o ângulo de inserção dos perfilhos aéreos é maior do que o ângulo de inserção das folhas de perfilhos basais relativamente ao solo.

(A)

(B)

Figura 13 – Variação em altura e interceptação luminosa ao longo do processo de rebrotação em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo nas épocas de crescimento – final de primavera e verão I e II – ou época seca – outono, inverno e início de primavera

As épocas de outono, inverno e início de primavera são caracterizadas pelas baixas precipitações e temperaturas (Figuras 1 e 2). Nesse sentido, os processos de crescimento são mais lentos comparativamente às demais épocas do ano. Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ poderiam ser mais afetados pelas condições climáticas

nessas épocas em função das condições pós-pastejo verificadas. Briske (1986) comentou que o crescimento é mais rápido a partir de meristemas intercalares localizados na base das lâminas foliares pré-existentes (folhas parcialmente desfolhadas), intermediário a partir de primórdios foliares (folhas que ainda não apareceram, mas estão em início de desenvolvimento no meristema apical) e mais lento quando proveniente do estímulo ao crescimento de gemas axilares ou basais. Dessa forma, pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ ocuparam o espaço mais lentamente, demorando mais tempo para atingir a fase intermediária e, conseqüentemente, gerando intervalos entre pastejos mais longos que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$. Da mesma forma, no final de primavera e verão II o tempo para atingir a fase intermediária foi maior nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ (Tabela 3). No longo prazo, os padrões de reposição de perfilhos na população e, portanto, de ocupação da área (touceiras) são alterados. Pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ apresentaram melhor cobertura do solo, enquanto maior proporção de espaços vazios foi verificada nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ (PAIVA, 2013), fazendo com que a ocupação dos espaços entre touceiras nos pastos submetidos a essa meta de manejo fosse mais lenta. Nesse sentido, as estratégias inicialmente utilizadas pelo dossel já não são mais efetivas, configurando perda de estabilidade da população de plantas na área. O tempo para atingir a fase intermediária variou entre as alturas pós-pastejo somente no final de primavera, época em que pastos manejados com altura pós-pastejo 45 cm atingiram essa fase mais rapidamente, função, provavelmente, da maior proporção de folhas na massa de forragem remanescente no início do processo de rebrotação.

Os mecanismos de crescimento e as conseqüentes alterações em estrutura do dossel forrageiro ao longo do processo de rebrotação refletem-se diretamente na condição pré-pastejo. Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ atingiram a condição pré-pastejo com alturas mais elevadas, exigindo maior tempo de rebrotação em função da alocação de recursos para o alongamento de colmos. O recrutamento de perfilhos aéreos como mecanismos de ocupação dos espaços laterais cria uma estrutura inicial mais ereta. Contudo, na medida em que a área foliar se expande e os perfilhos ficam dispostos em horizontes superiores pelo alongamento de colmos, os componentes do dossel acabam por distribuir-se de forma mais horizontal gerando menores valores de AG na condição pré-pastejo.

2.5 Conclusão

As metas de interceptação luminosa pré-pastejo afetam as características estruturais do dossel forrageiro de capim-elefante cv. Napier, principalmente a partir da fase intermediária de rebrotação. Pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ apresentam alturas de dossel estáveis na condição pré-pastejo, em torno de 85 cm, durante as épocas de maior disponibilidade de fatores de crescimento. As metas pós-pastejo definem a velocidade de rebrotação, sendo que menores intervalos de pastejo são obtidos nos pastos manejados a 45 cm. A frequência tem importância relativa maior que a severidade de pastejo na definição da estrutura do dossel forrageiro de capim-elefante cv. Napier.

Referências

- BARBOSA, R.A.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; ZIMMER, A.H.; TORRES JÚNIOR, R.A.A. Capim Tanzânia submetido a combinações entre intensidade e frequência de pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 329-340, 2007.
- BRISKE, D.D. Plant response to defoliation: morphological consideration and allocation priorities. In: JOSS, P.J.; LYNCH, P.W.; WILLIAMS, O.B. (Ed.). **Rangelands: a resource under siege**. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. p. 425-427.
- CARNEVALLI, R.A.; DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; SILVA, G.N.; MORAIS, J.P.G. Herbage production and grazing losses in *Panicum maximum* cv. Mombaça under four grazing management. **Tropical Grassland**, Queensland, v. 40, n. 3, p. 165-176, 2006.
- CARVALHO, P.C.F.; DA TRINDADE, J.K.; DA SILVA, S.C.; BREMM, C.; MEZZARIA, J.C.; NABINGER, C.; AMARAL, M.F.; CARASSAI, I.J.; MARTINS, R.S.; GENRO, T.C.M.; GONÇALVES, E.N.; AMARAL, G.A.; GONDA, H.L.; POLI, C.H.E.C.; SANTOS, D.T. Consumo de forragem por animais em pastejo: analogias e simulações em pastoreio rotativo. In: Simpósio sobre manejo da pastagem - Intensificação de sistemas de produção animal em pasto. Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 2009. p.61-93.
- CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_436.html>. Acesso em: 27 dez. 2012.

CORSI, M., SILVA, S.C., FARIA, V. P. Princípios de manejo do capim-elefante sob pastejo. In: PEIXOTO, A.M.; MOURA, J.C.; FARIA, V.P. (Ed.). **Pastagens de capim-elefante: utilização intensiva**. Piracicaba: FEALQ, 1996. p. 51-70.

DA SILVA, S.C. Conceitos básicos sobre sistemas de produção animal em pasto. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 25., 2009, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 2009. p. 7-36.

DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O.; CARNEVALLI, R.A.; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; MATTHEW, C.; ARNOLD, J.C.; MORAIS, J.P.G. Sward structural characteristics and herbage accumulation of *Panicum maximum* cv. Mombaça subject to rotational stocking managements. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 1, p. 8-19, 2009.

DIFANTE, G.S.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; BARBOSA, R.A.; GONÇALVES, W.V. Sward structure and nutritive value of Tanzânia guineagrass subject to rotational stocking managements. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 38, n. 1, p. 9-19, 2009.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2 ed. Rio de Janeiro, 2006. 306 p.

FONSECA, L.; MEZZALIRA, J.C.; BREMM, C.; FILHO, R.S.A.; GONDA, H.L.; CARVALHO, P.C.F. Management targets for maximising the short-term herbage intake rate of cattle grazing in *Sorghum bicolor*. **Livestock Science**, Hoklahoma, v. 145, n. 2, p. 205-211, 2012.

GASTAL, F.; LEMAIRE, G.; LESTIENNE, F. Defoliation, shoot plasticity sward structure and herbage utilization. In: GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 2., 2004, Curitiba. **Anais...** Curitiba: UFPR, 2004. 1 CD-ROM.

GIACOMINI, A.A.; DA SILVA, S.C.; SARMENTO, D.O.L.; ZEFERINO, C.V.; TRINDADE, J.K.; SOUZA JÚNIOR, S.J.; GUARDA, V.D.A.; SBRISSIA, A.F.; NASCIMENTO JÚNIOR, D. Components of the leaf area index of marandu palisadegrass swards subjected to strategies of intermittent stocking. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 6, p. 721-732, 2009.

GILDERSLEEVE, R.R.; OCUMPAUGH, W.R.; QUESENBERRY, K.H.; MOORE, J.E. Mob-grazing of morphologically different *Aeschynomene* species. **Tropical grasslands**, Queensland, v. 21, n. 3, p. 123-132. 1987.

GIMENES, F.M.A.; DA SILVA, S.C.; FIALHO, C.A.; GOMES, M.B.; BERNDT, A.; GERDES, L.; COLOZZA, M.T. Ganho de peso e produtividade animal em capim-marandu sob pastejo rotativo e adubação nitrogenada. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 46, n. 7, p. 751-759, 2012.

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

MONTAGNER, D.B.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; SOUSA, B.M.L.; VILELA, H.H.; SILVEIRA, M.C.R.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; CARLOTTO, M.N. Morphogenesis in guinea grass pastures under rotational grazing strategies. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 41, n. 4, p. 883-888, 2012.

NASCIMENTO JÚNIOR, D.; SANTOS, M.E.R., SILVEIRA, M.C.T.; SOUSA, B.M.L.; RODRIGUES, C.S.; VILELA, H.H.; MONTEIRO, H.C.F.; PENNA, K.S. Atualidades sobre manejo do pastejo nos trópicos. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO ESTRATÉGICO DA PASTAGEM, 5., 2010, Viçosa. **Anais...** Viçosa: UFV, 2010. p. 1-40.

PAIVA, A.J. **Dinâmica da população de perfilhos e de touceiras em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo**. 2013. 127 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

PEDREIRA, B.C.; PEDREIRA, C.G.S. Fotossíntese foliar do capim-xaraés [*Brachiaria brizantha* (A. Rich.) Stapf. cv. Xaraés] e modelagem da assimilação potencial de dosséis sobestratégias de pastejo rotativo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 36, n. 4, p. 773-779, 2007.

PEDREIRA, B.C.; PEDREIRA, C.G.S.; DA SILVA, S.C. Estrutura do dossel e acúmulo de forragem de *Brachiaria brizantha* cultivar xaraés em resposta a estratégias de pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 2, p. 281-287, 2007.

SOUSA, B.M.L. **Morfogênese e dinâmica do acúmulo de forragem em pastos de capim-elefante submetidos a estratégias de pastejo rotativo**. 2012. 95 p. Tese (Doutorado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2012.

TRINDADE, J.K.; DA SILVA, S.C.; SOUSA JÚNIOR, S.J.; GIACOMINI, A.A.; ZEFERINO, C.V.; GUARDA, V.D.A.; CARVALHO, P.C.F. Composição morfológica da forragem consumida por bovinos de corte durante o rebaixamento do capim-marandu submetido a estratégias de pastejo rotativo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 6, p. 883-890, 2007.

ZANINI, G.D.; SANTOS, G.T.; SBRISSIA, A.F. Frequencies and intensities of defoliation in Aruana guineagrass swards: morphogenetic and structural characteristics. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 41, n. 8, p. 1848-1857, 2012.

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 DURANTE A REBROTAÇÃO EM CAPIM-ELEFANTE CV. NAPIER SUBMETIDO A ESTRATÉGIAS DE PASTEJO ROTATIVO

Resumo

A recuperação da área foliar após desfolhação envolve a integração entre características morfofisiológicas dos indivíduos que compõe a população, as quais possuem papel central na velocidade de aclimação da comunidade a um determinado distúrbio. Baseado na hipótese de que o manejo do pastejo, definido por combinações entre frequência e severidade de desfolhação, interfere no tipo e velocidade das respostas adaptativas desencadeadas pelas plantas, o objetivo deste trabalho foi avaliar como estão integradas as respostas morfogênicas e estruturais em indivíduos da comunidade vegetal para a recuperação da área foliar ao longo do processo de rebrotação do capim-elefante cv. Napier. Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós- (alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm) e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz durante a rebrotação – $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m²) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições. Foram avaliadas as seguintes variáveis-resposta: taxa de aparecimento de folhas (TApF) e filocrono (FIL), taxa de alongamento de folhas (TAIF) e de colmos (TAIC), taxa de senescência foliar (TSenF), encurtamento de colmos (EC), número de folhas em expansão (NFE), expandidas (NFEx) e senescentes (NFS) por perfilho e comprimento final das folhas expandidas (CFF) nas fases inicial, intermediária e final da rebrotação durante a segunda estação de crescimento avaliada (meados de novembro de 2011 a abril de 2012). As fases inicial e intermediária caracterizaram-se pela prioridade no desenvolvimento de folhas, revelada pelas maiores TAIF e TApF e baixas TAIC e TSenF comparativamente à fase final de rebrotação, o que, associado ao maior EC, resultou em menor FIL e CFF. Essa dinâmica de crescimento resultou na manutenção de elevado NFE e baixo NFS nas duas primeiras fases da rebrotação. A fase final caracterizou-se por alterações significativas no padrão de crescimento, com redução da TAIF e da TApF e aumento da TAIC, resultando em diminuição do NFE, pequena redução do NFEx e aumento do NFS, além do aumento nas taxas de senescência independentemente das metas pré- e pós-pastejo avaliadas. Pastos manejados com meta $IL_{95\%}$ apresentaram maior NFEx na fase inicial e maiores TApF no final do período de rebrotação. Para essa meta pré-pastejo a relação TAIF:FIL foi maior e a TAIC menor nas fases intermediária e final, indicando maior velocidade de crescimento associada com maior produção de folhas. Embora perfilhos de capim-elefante cv. Napier tenham apresentado elevada capacidade de adaptação às condições de manejo impostas, a meta $IL_{95\%}$ favoreceu a manutenção de elevada produção de folhas, particularmente a partir da fase intermediária de rebrotação, o que pode conferir vantagens no acúmulo de folhas.

Palavras-chave: Crescimento foliar; Interceptação luminosa; Fases de rebrotação; Manejo do pastejo; *Pennisetum purpureum*

Abstract

Regeneration of leaf area after defoliation involves the integration of morphophysiological characteristics in the individuals comprising the plant population and play central role in how fast the community adapts to a given stress. Based on the hypothesis that grazing management interferes with the kind and how fast adaptive responses are used by plants, the objective of this experiment was to evaluate how the morphogenetic and structural responses of individual tillers are integrated in order to regenerate sward leaf area throughout the regrowth period and in relation to frequency and severity of defoliation. Treatments corresponded to combinations between two post- (post-grazing heights of 35 and 45 cm) and two pre-grazing conditions (95% and maximum canopy light interception during regrowth – $LI_{95\%}$ and $LI_{Máx}$), and were allocated to experimental units (850 m² paddocks) according to a 2x2 factorial arrangement and randomised complete block design, with four replications. The following response variables were evaluated: leaf appearance rate (LAR) and phyllochron (PHY), leaf (LER) and stem (SER) elongation rate, leaf senescence rate (LSR), decrease of stem length (DSL), number of expanded (NExL), expanding (NEL) and senescing (NSL) leaves per tiller, and final leaf length of expanded leaves (FLL) during the initial, intermediate and final regrowth phases throughout the second pasture growing season of the experiment (mid November 2011 until April 2012). During the initial and intermediate phases priority was given to leaf production, which was characterised by the higher values of LER and LAR and lower values of SER and LSR relative to the final phase of regrowth. That, associated with larger DSL, resulted in smaller PHY and FLL. Such a pattern of growth resulted in high NEL and low NSL during the first two phases of regrowth. During the final phase this pattern changed, and was characterised by reduction in LER and LAR and increase in SER, resulting in reduction of NEL, small reduction in NExL and increase in NSL as well as increase in LSR regardless of the pre- and post-grazing targets used. Swards managed with the pre-grazing target $LI_{95\%}$ maintained larger NExL during the initial phase and higher LAR during the final phase of regrowth. Under that condition, the LER:PHY ratio was larger and SER lower during the intermediate and final phases of regrowth, indicating faster growth associated with larger leaf tissue production. Even though elephant grass tillers demonstrated large ability to adapt to the management conditions imposed, the pre-grazing target $LI_{95\%}$ favoured the maintenance of high leaf production, particularly from the intermediary phase onwards, which can favours the accumulation of leaf in sward.

Keywords: Leaf growth; Light interception; Regrowth phases; Grazing management; *Pennisetum purpureum*

3.1 Introdução

Sob lotação intermitente, a definição da frequência e da severidade de desfolhação tem como objetivo estabelecer um ponto “ótimo” de colheita da forragem produzida, condição em que o alongamento foliar ainda é prioritário relativamente ao de colmos, a senescência não é exacerbada e se obtenha controle da estrutura do dossel e

área foliar residual mínima, de qualidade, que assegure rápida recuperação da superfície fotossintética, favorecendo o acúmulo de forragem de elevado valor nutritivo. Para tanto, é necessário conhecer as respostas adaptativas das plantas como consequência da remoção da área foliar e seus padrões de variação ao longo do processo de rebrotação.

A estrutura do dossel é definida pelo agregado de características da população de plantas como massa de forragem, altura, índice de área foliar, relação folha/colmo, densidade volumétrica da forragem e da área foliar. Nesse contexto, comunidades vegetais sob pastejo podem ser consideradas como coleções de indivíduos cujos atributos funcionais e morfológicos atuam de forma integrada, buscando maximizar a captação de recursos para a recuperação da área foliar do dossel após desfolhação. Segundo De Kroon et al. (2005) e Mori e Niinemets (2010), as adaptações morfológicas e fisiológicas em resposta à desfolhação ou às condições ambientais locais são propriedades dos indivíduos da comunidade mais do que da população como um todo. Embora a magnitude das mudanças plásticas nos atributos das plantas seja genética e mecanicamente restrita, modificações em tamanho, forma, número e/ou taxas de processos fisiológicos possuem papel central na velocidade de aclimação da comunidade a um determinado distúrbio (MORI; NIINEMETS, 2010). Nesse sentido, o crescimento e/ou recuperação da área foliar após desfolhação pode ser visto como a integração entre características morfogênicas e estruturais dos perfilhos que compõe a população de plantas na área (HIRATA; PAKIDING, 2002). A magnitude dessas adaptações e das taxas dos processos fisiológicos em ambientes em que a disponibilidade de nutrientes não seja limitante depende da intensidade do distúrbio causado pela remoção da parte aérea, do nível de competição estabelecido pelas estratégias de desfolhação utilizadas e das variações sazonais em fatores climáticos.

Na fase inicial de rebrotação os recursos são alocados quase que exclusivamente para a recuperação da superfície fotossintética por meio do desenvolvimento de estruturas foliares. A velocidade de crescimento nessa fase depende, em maior grau, da área foliar residual e, portanto, da severidade de desfolhação (BRISKE; RICHARDS, 1994; TURNER et al., 2006), idade e arranjo das estruturas foliares remanescentes (BROWN; COOPER; BLASER, 1966) e, em menor grau, do conteúdo de carboidratos de reserva nas raízes e base do colmo (BRISKE; RICHARDS, 1994). Na medida em que o processo de rebrotação avança e a quantidade de assimilados produzidos excede a demanda da planta, os recursos podem ser utilizados para produção e crescimento de novos perfilhos a partir da ativação de gemas axilares ou basais (MOORE; MOSER,

1995), os quais contribuem para a captação de energia luminosa e acúmulo de tecidos foliares pelo dossel.

Considerando que as plantas regulam seus processos de crescimento e desenvolvimento em função de variações nas condições do ambiente local, a fase final do processo de rebrotação representa situações potenciais de competição por recursos produtivos, particularmente luz (PARSONS et al., 1988). Alterações em quantidade e qualidade da luz são percebidas pelos indivíduos (BALLARÉ et al., 1988) e o alongamento de colmos em detrimento ao de folhas passa a ser o principal dreno de assimilados na planta. Adicionalmente, o sombreamento das folhas localizadas na base do dossel e o final do tempo de vida daquelas que atingiram o limite de sua longevidade atuam no aumento dos processos de senescência (DURU; DUCROCQ, 2000ab). Brougham (1956, 1957) apontou uma estreita relação entre essas alterações em características de crescimento e a interceptação de luz pelo dossel, sendo que esses processos são acelerados a partir de 95% de interceptação da radiação incidente (DA SILVA; NASCIMENTO JÚNIOR, 2007). Dessa forma, a duração do período de rebrotação interfere diretamente na produção, valor nutritivo e utilização potencial da forragem produzida, variáveis todas resultantes do fluxo de tecidos que ocorre em perfilhos individuais. Trabalhos recentes conduzidos com gramíneas tropicais ratificaram essa relação (DA SILVA, 2009) e apontaram a interceptação luminosa durante a rebrotação como critério adequado para definição do ponto de colheita e/ou interrupção do período de descanso dos pastos (CARNEVALLI et al., 2006; BARBOSA et al., 2007; ZANINI; SANTOS; SBRISSIA, 2012). Entretanto, o capim-elefante cv. Napier apresenta particularidades nas estratégias de crescimento caracterizadas pelo alongamento de colmos durante o crescimento vegetativo associado à elevação precoce de meristemas apicais (SOUSA, 2012) e expressiva participação de perfilhos aéreos no crescimento do dossel (CORSI; DA SILVA; FARIA, 1996), diferentemente das gramíneas forrageiras tropicais já avaliadas. Dessa forma, estratégias de manejo do pastejo baseadas em combinações de frequência e severidade de desfolhação podem alterar a proporção e o padrão de variação da população de perfilhos aéreos, com eventuais alterações e/ou modificações dos padrões de crescimento e desenvolvimento já descritos.

Baseado na hipótese de que o manejo do pastejo, definido por combinações entre frequência e severidade de desfolhação, interfere no tipo e velocidade das respostas adaptativas desencadeadas pelas plantas, os objetivos deste trabalho foram:

- 1) Avaliar como estão integradas as respostas morfogênicas em indivíduos da comunidade vegetal para a recuperação da área foliar ao longo do processo de rebrotação de capim-elefante cv. Napier;
- 2) Avaliar a importância relativa das características morfogênicas e estruturais de acordo com as metas de IL pré-pastejo e alturas pós-pastejo utilizadas.

3.2 Material e métodos

O experimento foi conduzido no sistema de produção de leite do Centro de Treinamento de Recursos Humanos (CTRH) do Departamento de Zootecnia da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pertencente à Universidade de São Paulo. A referida área está situada no município de Piracicaba, SP, sob as coordenadas geográficas aproximadas 22°43’ de latitude Sul, 47°25’ de longitude Oeste e 554 m de altitude.

A espécie estudada foi o *Pennisetum purpureum* Schum. cv. Napier, em uma área estabelecida originalmente em 1970 que, desde sua implantação, foi utilizada sob pastejo rotativo com vacas leiteiras. O relevo da área experimental caracteriza-se como levemente ondulado e o solo corresponde a um Nitossolo Vermelho Eutroférico (EMBRAPA, 2006), de elevada fertilidade, com as seguintes características químicas na camada 0-20 cm: pH CaCl₂: 5,9; matéria orgânica = 54,9 g.dm⁻³; P (resina trocadora de íons) = 29,43 mg.dm⁻³; Ca = 117,5 mmolc.dm⁻³; Mg = 35,62 mmolc.dm⁻³; K = 3,4 mmolc.dm⁻³; H + Al = 53,93 mmolc.dm⁻³; soma de bases = 148,91 mmolc.dm⁻³; capacidade de troca catiônica = 190,63 mmolc.dm⁻³; saturação por bases = 82%. O clima da região é classificado como Cwa conforme classificação de Koppen, com precipitação média anual de 1328 mm (CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA, 2012).

O experimento iniciou-se em janeiro de 2011 após pastejo seguido de roçada de uniformização a 35 cm e foi conduzido até abril de 2012. Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós- (alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm) e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz pelo dossel forrageiro durante a rebrotação – IL_{95%} e IL_{Máx}) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m²) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições.

Na primeira estação de crescimento, de janeiro a abril de 2011, foram aplicados 250 kg/ha de N, sendo 80 kg/ha aplicados logo após a roçada de uniformização e o restante dividido durante o período de crescimento. Na segunda estação de crescimento, de novembro de 2011 a março de 2012, foram aplicados 300 kg/ha de N divididos ao longo do período de crescimento. As adubações foram realizadas sempre na condição pós-pastejo. Como o intervalo de pastejo não era fixo (forma como os tratamentos foram definidos), a quantidade de N aplicada em cada piquete foi dividida por ciclo de pastejo, sendo proporcional ao período de descanso ocorrido em cada unidade experimental, de forma que, no final do experimento, todos os piquetes recebessem a mesma quantidade de N. Em todas as adubações foi utilizada a fórmula 20-0-10 (N-P₂O₅-K₂O).

Por ocasião do primeiro pastejo, o monitoramento da interceptação luminosa durante a rebrotação foi realizado semanalmente até que fossem atingidos 90% de interceptação de luz. A partir desse ponto as avaliações foram realizadas a cada dois dias como forma de assegurar que as metas $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$ fossem atingidas com precisão. Definiu-se como $IL_{Máx}$ o valor obtido a partir de duas leituras consecutivas iguais, que correspondeu ao valor médio de cerca de 98%. Para a meta $IL_{95\%}$ associada às alturas pós-pastejo 35 e 45 cm, os valores efetivos de IL pré-pastejo foram 95,4 e 95,6%, respectivamente. Para a meta $IL_{Máx}$ os valores correspondentes foram 98,4 e 98,2%, respectivamente. Essas avaliações foram realizadas com aparelho analisador de dossel marca LI-COR modelo LAI 2000 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, EUA). Foram utilizadas seis estações de leitura (amostragem) por piquete, compostas de cinco leituras no nível do solo e uma leitura acima do nível do dossel em cada estação, totalizando 30 leituras por unidade experimental.

A altura do dossel foi determinada utilizando-se bastão graduado, com o qual foram realizadas 80 leituras em cada unidade experimental, tomadas ao longo de quatro linhas transectas (20 pontos por transecta) arranjadas em formato zigue-zague. A altura de cada ponto correspondeu à altura do dossel em torno do bastão (plano de visão) e a média dos 80 pontos correspondeu à altura da unidade experimental (piquete). Para as metas de altura pós-pastejo os valores efetivos registrados no campo foram dependentes da meta pré-pastejo utilizada (Capítulo 1), sendo que nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ os valores ficaram acima do planejado durante todo o período experimental.

Os pastejos foram realizados por vacas leiteiras, secas ou em lactação, ou novilhas, sendo o número de animais dimensionado para que o rebaixamento dos pastos

ocorresse no período diurno em um dia de ocupação utilizando-se a técnica de “*mob grazing*” (GILDERSLEEVE et al., 1987). Foram utilizados os dados somente da segunda estação de crescimento (meados de novembro de 2011 a abril de 2012), uma vez que o período anterior foi considerado de adaptação e criação dos equilíbrios dinâmicos nas comunidades de plantas submetidas aos tratamentos experimentais. O intervalo médio entre pastejos, nas épocas consideradas, diferiu entre as metas de IL e estão descritos na Tabela 1.

Tabela 1 – Intervalo médio entre pastejos em capim-elefante cv. Napier submetidos a estratégias de pastejo rotativo

Altura pós pastejo (cm)	IL _{95%}	IL _{Máx}
Final de Primavera		
35	22	30
45	20	28
Verão II		
35	25	35
45	22	31

As avaliações das características morfogênicas e estruturais foram realizadas em perfilhos especificamente marcados para essa finalidade, sendo seu crescimento monitorado ao longo do processo de rebrotação. Foram escolhidas seis touceiras por unidade experimental (Figura 1A) em locais representativos da condição média dos piquetes (avaliação visual da altura e área basal das touceiras) por ocasião da marcação dos perfilhos. Em cada touceira foram selecionados cinco perfilhos (Figura 1B), sendo no mínimo dois basais, e identificados por meio de anel plástico (BIRCHAM; HODGSON, 1983). Buscou-se representar a condição média da touceira selecionando-se perfilhos tanto do perímetro quanto da região central (WAN; SOSEBEE, 2000). Foram marcados 30 perfilhos por unidade experimental, totalizando 120 perfilhos por tratamento. A cada ciclo de coleta de dados, correspondente a cada período de rebrotação, um novo grupo de perfilhos foi selecionado para avaliação.

Figura 1 – Identificação das touceiras em (A) e perfilho em (B), destinados à avaliação de morfogênese

Durante os períodos de monitoramento dos perfilhos foram realizadas as seguintes avaliações: (a) classificação como basal ou aéreo; (b) numeração e classificação das folhas vivas (Figura 2A); e (c) medida do comprimento do colmo (colmo + bainhas foliares). Cada uma das folhas foi avaliada com relação às seguintes características: (a) classificação como intacta ou desfolhada; (b) medição do comprimento do limbo foliar (Figura 2B); e (c) classificação como folha em expansão, expandida e senescente. As folhas foram consideradas desfolhadas quando parte delas estivesse cortada/decapitada. Folhas foram classificadas como em expansão quando suas lígulas não estavam expostas e sua referência de medida foi a lígula da última folha completamente expandida; expandidas quando a lígula estivesse visível e/ou a variação em comprimento do limbo fosse nula entre duas leituras consecutivas; senescentes quando parte do limbo foliar apresentava sinais de senescência; e mortas quando mais de 50% do limbo foliar estivesse comprometido pela senescência. O comprimento do colmo foi considerado como sendo a distância do solo (ou de seu ponto de inserção, no caso de perfilhos aéreos) até a lígula da última folha completamente expandida (Figura 2C).

Figura 2 – Avaliação de morfogênese: folhas numeradas (A), medida do comprimento do limbo foliar (B) e do colmo (C)

A partir dos dados de campo foram calculadas as seguintes variáveis:

Taxa de aparecimento de folhas e filocrono: A taxa de aparecimento de folhas (TApF, folhas/perfilho.dia) e o filocrono (dias/folha.perfilho) foram calculados conforme as equações (1) e (2) abaixo:

A) $TApF = n^{\circ} \text{ folhas novas surgidas} / n^{\circ} \text{ de perfilhos} \times \text{duração da avaliação}$ (1)

B) $FILOCRONO = 1 / TApF$ (2)

Taxa de alongamento de folhas e de colmos: A taxa de alongamento de folhas (TAIF, cm/perfilho.dia) foi calculada pela diferença entre o comprimento final (CF) e o comprimento inicial (CI) das folhas em expansão dividida pelo número de dias entre as medidas (ND). Da mesma forma, a taxa de alongamento de colmos (TAIC, cm/perfilho.dia) foi calculada pela diferença entre o CF e CI do colmo dividida pelo ND:

C) $TAIF \text{ e } TAIC = (CF - CI) / ND$ (3)

Variações negativas no comprimento de lâminas foliares maduras foram utilizadas para o cálculo das taxas de senescência de folhas.

Número de folhas por perfilho: Determinado por meio de contagem do número médio de folhas em expansão, expandidas e senescentes por perfilho.

Comprimento final das folhas intactas: O comprimento médio do limbo foliar em folhas intactas (CFF, cm) foi obtido a partir da média do comprimento do limbo de folhas expandidas que não sofreram desfolhação em cada perfilho.

Encurtamento de colmos (EC): Nos casos em que uma folha tornava-se expandida e sua lígula localizava-se abaixo da referência de medida anterior – lígula da última folha completamente expandida – caracterizando um encurtamento de bainha foliar (BARBERO, 2011), foi calculada a variável encurtamento de colmo (EC), representado pela variação negativa no comprimento médio do colmo.

Essas características foram determinadas nas fases inicial, intermediária e final do processo de rebrotação com o intuito de descrever os padrões de variação das características morfogênicas e estruturais ao longo do processo de recuperação da área foliar do dossel. Para tanto, os períodos de rebrotação foram divididos em terços que serviram de base para o estabelecimento das fases inicial, intermediária e final de rebrotação. As médias de cada fase referem-se às taxas dos processos ponderadas para o número de perfilhos basais e aéreos presentes na população durante o período de avaliação. Para tanto, a densidade populacional de perfilhos (DPP) foi determinada por meio da contagem do total de perfilhos existentes no interior de três armações metálicas de 0,75 x 1,25 m posicionadas em pontos representativos da condição média do piquete no momento da avaliação (avaliação visual de massa de forragem e altura). Essas contagens foram realizadas sistematicamente nas condições pós-pastejo, intermediária e pré-pastejo (PAIVA, 2013). Durante cada procedimento de contagem foram contabilizados todos os perfilhos contidos no interior do retângulo. Os dados foram então utilizados para o cálculo dos valores médios de DPP em três fases da rebrotação: início (imediatamente após a saída dos animais dos piquetes), intermediária (quando os pastos atingiram a interceptação luminosa que representava o ponto médio entre as condições pré-pastejo do ciclo anterior e pós-pastejo do ciclo considerado) e final (imediatamente antes da entrada dos animais nos piquetes).

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando-se o PROC MIXED do pacote estatístico SAS[®] (*Statistical Analysis System*), versão 8.2 para Windows[®]. Todos os conjuntos de dados foram testados quanto à normalidade da distribuição dos erros e homogeneidade de variâncias. Em alguns casos houve a necessidade de transformação, a qual foi feita de acordo com indicação sugerida pelo SAS[®]. A escolha da matriz de variância e de covariância foi feita utilizando-se o Critério de Informação de Akaike (WOLFINGER, 1993) e a análise de variância feita com base nas seguintes causas de variação: interceptação de luz pré-pastejo, altura pós-pastejo, fase de rebrotação e as interações entre elas. Os efeitos de interceptação de luz pré-pastejo, altura pós-pastejo,

fase de rebrotação e suas interações foram considerados fixos e o efeito de blocos foi considerado aleatório (LITTEL et al., 1996). As médias dos tratamentos foram estimadas utilizando-se o “LSMEANS” e a comparação entre elas, quando necessária, realizada por meio do teste “t” de “Student” e nível de significância de 5%.

3.3 Resultados

Características morfogênicas

As taxas de alongamento (TAIF) e de senescência de folhas (TSenF) variaram apenas com a fase de rebrotação ($P < 0,0001$ e $P < 0,0001$, respectivamente). Maiores valores de TAIF foram registrados nas fases inicial e intermediária e menores na fase final da rebrotação. Houve aumento crescente de senescência do início até o final do período de rebrotação (Tabela 2).

Tabela 2 – Taxa de alongamento e senescência de folhas (cm/perfilho.dia) durante a rebrotação de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

	Fases de rebrotação		
	Inicial	Intermediária	Final
Taxa de alongamento de folhas (cm/perfilho.dia)	11,0 A (0,49) ¹	11,2 A (0,49)	9,6 B (0,49)
Taxa de senescência de folhas (cm/perfilho.dia)	0,70 C (0,075)	1,46 B (0,117)	2,65 A (0,219)

¹ Números entre parênteses representam o erro-padrão da média; ^A Letras maiúsculas semelhantes nas linhas não diferem entre si ($P > 0,05$)

As taxas de alongamento de colmos (TAIC) e de aparecimento de folhas (TApF) variaram com a interceptação luminosa ($P = 0,0007$ e $P = 0,0202$, respectivamente), fase de rebrotação ($P < 0,0001$ e $P < 0,0001$, respectivamente) e com a interação interceptação luminosa x fase de rebrotação ($P = 0,0022$ e $P = 0,0069$, respectivamente). Houve aumento crescente da TAIC ao longo das fases de rebrotação para ambas as metas de IL pré-pastejo avaliadas, sendo os incrementos maiores nos pastos manejados com a meta IL_{Máx}. Diferenças entre as metas de IL pré-pastejo foram registradas a partir da fase intermediária, quando os pastos manejados com meta IL_{Máx} apresentaram maiores valores de TAIC. Padrão inverso de variação foi observado para TApF, com maiores valores registrados nas fases inicial e intermediária, sem diferença entre metas de IL pré-pastejo. Houve redução na TApF na fase final de rebrotação, com maiores valores observados nos pastos manejados com a meta IL_{95%} relativamente àqueles manejados

com a meta $IL_{Máx}$. O filocrono (FIL) variou em função da interceptação luminosa ($P=0,0084$) e da fase de rebrotação ($P<0,0001$), com maiores valores registrados nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ relativamente àqueles manejados com a meta $IL_{95\%}$ (6,6 e 7,6 dias/folha para $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$, respectivamente). Os valores de FIL permaneceram relativamente estáveis nas fases inicial e intermediária de rebrotação, aumentando durante a fase final (6,4; 6,1 e 8,8 dias/folha nas fases inicial, intermediária e final de rebrotação, respectivamente).

O encurtamento de colmo (EC) foi influenciado pela fase de rebrotação ($P=0,0018$) e pela interação interceptação luminosa x fase de rebrotação ($P=0,0034$). Nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ não houve diferença entre as fases inicial e intermediária, com menores valores sendo registrados na fase final de rebrotação. Nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ os maiores valores de EC foram registrados na fase inicial, diminuindo progressivamente ao longo das fases intermediária e final de rebrotação (Tabela 3).

Tabela 3 – Taxa de aparecimento de folhas (folhas/perfilho.dia) e taxas de alongamento e redução de colmos (cm/perfilho.dia) em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

Fase de Rebrotação	$IL_{95\%}$	$IL_{Máx}$
	Taxa de aparecimento de folhas (folha/perfilho.dia)	
Inicial	0,169 ABa (0,0080) ¹	0,176 Aa (0,0080)
Intermediária	0,185 Aa (0,0080)	0,175 Aa (0,0080)
Final	0,159 Ba (0,0080)	0,123 Bb (0,0080)
Fase de Rebrotação	Taxa de alongamento de colmos (cm/perfilho.dia)	
Inicial	0,10 Ca (0,021)	0,09 Ca (0,021)
Intermediária	0,26 Bb (0,047)	0,51 Ba (0,047)
Final	0,78 Ab (0,054)	0,97 Aa (0,054)
Fase de Rebrotação	Encurtamento de colmo (cm/perfilho.dia)	
Inicial	0,110 ABa (0,0364)	0,207 Aa (0,0364)
Intermediária	0,117 Aa (0,0139)	0,097 Ba (0,0139)
Final	0,035 Ba (0,0219)	0,039 Ca (0,0219)

¹ Números entre parênteses representam o erro-padrão da média; ^{Aa} Letras semelhantes, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, não diferem entre si pelo teste t ($P>0,05$)

Características estruturais

O número de folhas expandidas (NFEx) variou com a fase de rebrotação ($P < 0,0001$) e com a interação interceptação luminosa x fase de rebrotação ($P = 0,026$). Diferenças entre metas pré-pastejo foram observadas apenas na fase inicial de rebrotação, com maiores valores registrados nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ relativamente àqueles manejados com a meta $IL_{Máx}$ (2,8 e 2,3 folhas/perfilho, respectivamente). Maior NFEx foi observado na fase intermediária e os menores na fase final de rebrotação. O número de folhas em expansão (NFE) e o número de folhas senescentes (NFS) variaram apenas com a fase de rebrotação ($P = 0,0002$ e $P < 0,0001$, respectivamente). O NFE foi maior nas fases inicial e intermediária, as quais não diferiram entre si, e diminuiu na fase final de rebrotação. O NFS aumentou ao longo do processo de rebrotação, diferindo entre as fases avaliadas. O comprimento final de folhas (CFF, cm) variou apenas com a fase de rebrotação ($P < 0,0001$), sendo registrados valores crescentes a cada uma das fases avaliadas.

Tabela 4 – Número de folhas expandidas (NFEx), em expansão (NFE) e senescentes (NFS) e comprimento final de folhas (CFF, cm) durante a rebrotação de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

Fase de rebrotação	NFEx	NFE	NFS	CFF
Inicial	2,54 C (0,121)	3,51 A (0,071)	0,546 C (0,0327)	19,7 C (1,34)
Intermediária	3,15 A (0,111)	3,41 A (0,071)	0,704 B (0,0469)	40,7 B (2,57)
Final	2,84 B (0,139)	3,25 B (0,071)	0,894 A (0,0815)	53,0 A (1,88)

^A Letras semelhantes nas colunas não diferem entre si ($P > 0,05$)

3.4 Discussão

As metas pós-pastejo não afetaram as respostas morfogênicas e estruturais em capim-elefante cv. Napier, sugerindo que as alturas pós-pastejo não foram severas o suficiente para promover contrastes no fluxo de tecidos. Entretanto, a frequência de desfolhação interferiu sobre a dinâmica dos processos morfogênicos resultando em aumento na taxa de alongamento de colmos e diminuição na taxa de aparecimento de folhas e alongamento foliar por dia de filocrono em pastos manejados sob $IL_{Máx}$. Essas respostas indicam que a competição por recursos luminosos é intensificada gerando

mudanças no padrão de crescimento de perfilhos após o dossel atingir 95% de interceptação de luz.

Após desfolhação, indivíduos mobilizam compostos orgânicos a partir de órgãos de armazenamento como raízes, base dos colmos e bainhas foliares (SYLVESTER; PARKER-CLARK; MURRAY, 2001) para sustentar o crescimento de novas estruturas foliares. Embora de grande importância para a recuperação inicial dos tecidos da planta, a utilização de compostos de reserva ocorre por um curto período após a remoção da parte aérea, sendo que a quantidade e qualidade (idade e potencial fotossintético das estruturas) da área foliar remanescente parecem ser fatores determinantes da velocidade de recuperação do dossel (BRISKE; RICHARDS, 1994). Segundo Donaghy e Fulkerson (1998), em um contexto de sobrevivência, o reestabelecimento da superfície fotossintética após desfolhação assume maior importância que o crescimento radicular e a iniciação e desenvolvimento de novos perfilhos e, portanto, possui prioridade na alocação de recursos. Esse padrão de resposta foi corroborado pela manutenção de elevadas taxas de aparecimento e alongamento de folhas e reduzido alongamento de colmos e senescência foliar durante a fase inicial de rebrotação do capim-elefante cv. Napier neste experimento (Tabelas 2 e 3).

Considerando a densidade populacional de perfilhos como atributo mais ligado à demografia da população, a interação entre a dinâmica e a velocidade dos processos morfogênicos determina as características estruturais do indivíduo, expressas pelo número e comprimento das folhas expandidas (LEMAIRE; CHAPMAN, 1996; LEMAIRES; AGNUSDEI, 2000). Dado um determinado número de folhas crescendo simultaneamente, o comprimento das folhas expandidas é o produto entre as taxas de alongamento e aparecimento foliares (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000). Isso incorre que a prioridade na expansão foliar nas fases iniciais do desenvolvimento vegetativo (MOORE; MOSER, 1995) ou do período de rebrotação determina a expansão de folhas com menor comprimento final (Tabela 4). Wilson & Laidlaw (1985) e Casey et al. (1999) atribuíram ao cartucho formado pelas bainhas foliares remanescentes, além de seu papel no fornecimento de assimilados para o desenvolvimento das novas folhas (MORVAN-BERTRAND et al., 2001), a regulação no tamanho destas. Lemaire e Chapman (1996) e Duru e Ducrocq (2000b) relataram que o comprimento das folhas seria função da distância percorrida dentro do cartucho formado pelas bainhas foliares e, portanto, seria função direta do comprimento destas. Segundo Casey et al. (1999), as bainhas foliares atuam por meio da percepção da mudança no ambiente luminoso e

regulam a atividade celular nas lâminas e bainhas foliares em desenvolvimento em seu interior. Esses autores, utilizando incisão nas bainhas foliares em diferentes alturas em *Lolium perenne* cv. Condesa sem modificações no tamanho médio do pseudocolmo, verificaram que o tamanho das folhas e a iniciação da diferenciação da bainha foliar foram regulados pela altura onde a incisão havia sido feita. Segundo Wilson e Laidlaw (1985) e Casey et al. (1999), o tamanho e o número de células da lâmina foliar são reduzidos e a diferenciação das células da bainha inicia-se mais precocemente quanto menor a altura da incisão. Tais respostas foram atribuídas a um efeito direto do ambiente luminoso sobre a localização e profundidade da zona de alongamento da folha. A redução no comprimento das bainhas foliares foi marcante nas fases inicial e intermediária da rebrotação para ambas as metas de IL pré-pastejo (Tabela 3). Esse padrão de resposta está de acordo com os apontamentos de Wilson e Laidlaw (1985) e Casey et al. (1999), segundo os quais a luz atua como agente modulador dessa resposta morfológica. Dessa forma, a percepção do ambiente luminoso pelas bainhas foliares parece regular processos de diferenciação, divisão e alongamento celular tanto da lâmina quando das bainhas foliares em desenvolvimento com consequências sobre o aparecimento, duração do alongamento foliar e tamanho de folhas e bainhas subsequentes.

O número máximo de folhas vivas por perfilho é função da taxa de aparecimento e longevidade de folhas, e permanece constante após o indivíduo atingir uma condição de equilíbrio em que os processos de aparecimento e morte de folhas são sincronizados (LEMAIRE; CHAPMAN, 1996). Segundo Agnusdei e Assuero (2004), a maioria das espécies tende a manter essa característica estável durante a fase vegetativa e, embora seja um atributo genético, fatores do meio e de manejo podem atuar de forma a diminuir ou acelerar processos de crescimento e senescência determinando variações no número máximo passível de ser mantido pelo indivíduo. Considerando que durante o ciclo de desenvolvimento dos perfilhos cada fitômero encontra-se em um determinado estágio de desenvolvimento, ao longo do eixo do perfilho as folhas encontram-se em condições fisiológicas distintas (VALENTINE; MATTHEW, 1999). Dessa forma, condições de manejo que interfiram sobre o número ou status fisiológico das folhas podem ter grande impacto sobre a produção total de forragem do dossel. Isso é demonstrado pelo maior número de folhas vivas observado nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ comparado àqueles manejados com meta $IL_{Máx}$ (7,1 e 6,8, respectivamente), resultado do maior número de folhas expandidas na fase inicial de rebrotação (2,8 e 2,3 para $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$,

respectivamente). Embora o número de folhas em expansão tenha se mantido elevado e o número de folhas senescentes baixo (Tabela 2) e não tenham sido registradas diferenças entre metas de manejo, a manutenção de um maior número de folhas maduras e, portanto, ativas fotossinteticamente, pode determinar vantagens no crescimento inicial do dossel e ter contribuído para os menores intervalos entre desfolhações verificados nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ (Tabela 1). Brown, Cooper e Blaser (1966) comentaram que a área foliar residual possui pequena importância na recuperação do dossel após desfolhação em função do baixo potencial fotossintético. Entretanto, Pedreira e Pedreira (2007) demonstraram grandes variações em fotossíntese foliar na condição pós-pastejo em pastos de capim-xaraés (*Brachiaria brizantha* cv. Xaraés), com valores quase cinco vezes maiores nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ relativamente àqueles manejados com a meta $IL_{Máx}$. Segundo os autores, o menor intervalo de pastejo associado à menor área foliar média mantida em pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ favoreceu uma arquitetura das folhas em que a disponibilidade de luz no interior do dossel era maior, o que resultou em menor competição por esse importante fator de crescimento.

Embora a desfolhação reduza a habilidade fotossintética da planta pela remoção das superfícies foliares (IQBAL; MASOOD; KHAN, 2012), mecanismos compensatórios como aumento nas taxas fotossintéticas das folhas residuais e retardo nos processos de senescência (NOWAK; CALDWELL, 1984) podem ser disparados como forma de manter o crescimento das novas estruturas. Segundo Stefanov, Ananieva e Yordanov (2011), a mudança nas relações fonte-dreno e as consequentes alterações hormonais decorrentes da desfolhação atuam, de alguma forma, no atraso da senescência foliar, mecanismo este que pode estar envolvido na recuperação do dossel e explicar as baixas taxas de senescência observadas na fase inicial de rebrotação do capim-elefante (Tabela 2).

Não foram observadas diferenças em TAlF entre as metas pré-pastejo avaliadas (Tabela 2). Entretanto, o intervalo entre o aparecimento de folhas sucessivas, o filocrono (FIL), foi menor nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$. Dessa forma, quando analisada a relação entre as taxas de alongamento foliar por dia de filocrono verifica-se diminuições mais drásticas em alongamento foliar nos pastos manejados a meta $IL_{Máx}$ (Figura 3). A relação TAlF:FIL diminuiu ao longo da rebrotação, sendo que menores valores foram verificados nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ a partir da fase intermediária de rebrotação enquanto pastos manejados com meta $IL_{95\%}$

apresentaram aumento na fase intermediária e diminuição somente na fase final. Os valores corresponderam a 1,75 e 1,73 na fase inicial, 1,97 e 1,69 na fase intermediária e 1,30 e 0,93 cm/perfilho por dia de filocrono para as metas $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$, respectivamente.

Figura 3 – Relação entre a taxa de alongamento de folhas e filocrono nas fases inicial (◇), intermediária (□) e final (○) da rebrotação em capim elefante cv. Napier submetidos a estratégias de pastejo rotativo. Símbolos fechados representam $IL_{95\%}$ e símbolos abertos representam $IL_{Máx}$

Essa relação expressa a maior velocidade de crescimento associada ao fluxo de tecidos foliares em dosséis manejados com a meta $IL_{95\%}$. O decréscimo no alongamento foliar nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ ocorreu de forma concomitante à diminuição nas taxas de aparecimento de folhas e aumento no alongamento de colmos (Figura 4). Em espécies de clima temperado, o alongamento de colmos é inexpressivo na fase vegetativa de desenvolvimento das plantas e está associado ao período de transição para o estágio reprodutivo (MOORE; MOSER, 1995). Entretanto, algumas espécies tropicais expressam alongamento de entrenós durante o período vegetativo e, portanto, podem definir grandes diferenças entre as relações de crescimento em indivíduos comparativamente às espécies em que o alongamento de colmos é menos expressivo.

Figura 4 – Relação entre a taxa de alongamento de colmos ($\diamond$) e taxas de aparecimento de folhas ($\circ$) durante a rebrotação de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo. Símbolos fechados representam $IL_{95\%}$ (--) e símbolos abertos representam $IL_{Máx}$ (—)

Ballaré et al. (1988) relataram que a medida em que a área foliar se expande, a quantidade e a qualidade da luz que penetra no dossel são alteradas. A modificação no ambiente luminoso é percebida pelos fotorreceptores, que sinalizam à planta potenciais condições de competição por luz, desencadeando respostas morfológicas e fisiológicas mesmo antes do sombreamento ser estabelecido (MURPHY; BRISKE, 1994). Essas respostas incluem o alongamento de colmos e a consequente mudança no padrão de alocação de assimilados. A fase final de rebrotação expressa, portanto, alterações significativas no padrão de crescimento das plantas. As TAlF e TApF diminuem, a duração do alongamento foliar (DURU; DUCROCQ, 2000b) e o alongamento de colmos aumenta, resultando em diminuição do número de folhas em expansão, pequena redução no número de folhas expandidas e aumento no número de folhas senescentes (Tabela 4), além do aumento nas taxas de senescência (Tabela 2 e Figura 5), independentemente das metas pré- e pós-pastejo avaliadas.

Figura 5 – Relação entre as taxas de alongamento ($\diamond$) e de senescência ($\circ$) de folhas durante a rebrotação em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo. Linhas pontilhadas (---) representam $IL_{95\%}$ e linhas contínuas (—) representam $IL_{Máx}$

A relação senescência:crescimento foliar do dossel aumentou com o avanço no período de rebrotação (Figura 5), com valores de 6,4, 13,1 e 27,6% registrados durante as fases inicial, intermediária e final, respectivamente. Esse padrão de variação entre os fluxos de crescimento e senescência foi descrito por Duru e Ducrocq (2000ab) em pastos de *Dactylis glomerata* L. “Lude” e, segundo os autores, é resultado do desenvolvimento ontogênico normal do indivíduo. Dessa forma, perdas associadas à senescência foliar são maiores na medida em que o período de descanso/rebrotação aumenta. Estratégias de manutenção de recursos nessa fase do crescimento, como aumento na duração de vida das folhas, na duração do alongamento foliar e do filocrono (DURU; DUCROCQ, 2000a, 2000b; MOORE; MOSER, 1995; LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000) podem ser desencadeadas como forma de diminuir os impactos do período de rebrotação sobre a senescência de folhas. Agnusdei e Assuero (2004) comentaram que existem grandes diferenças entre espécies quanto à habilidade em modificar os processos morfogênicos e características estruturais ou padrões demográficos da população, o que define, em última análise, a capacidade de adaptação

das plantas às condições de manejo impostas. Semelhante ao observado para o capim-elefante cv. Napier, trabalhos conduzidos com capim-mulato (BARBERO, 2011) e capim-mombaça (CARNEVALLI, 2003) utilizando protocolos experimentais análogos ao deste experimento demonstraram pouca ou nenhuma diferença entre metas de IL pré-pastejo com relação às taxas de alongamento e senescência foliar em indivíduos. Entretanto, a dinâmica da população (PAIVA, 2013) responde de forma marcante pelas variações observadas em acúmulo de tecidos foliares e senescência no dossel, gerando diferenças na produção total de forragem e dos componentes morfológicos entre as metas $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx.}$

As metas pós-pastejo utilizadas neste experimento resultaram, em média, em remoções de 50 a 60% da altura pré-pastejo dos pastos, não tendo causado impacto sobre as respostas morfogênicas e características estruturais avaliadas. Sousa (2012) avaliou as mesmas variáveis-resposta em capim-elefante cv. Napier manejado com meta $IL_{95\%}$ associada às alturas pós-pastejo 30, 50 e 70 cm. A altura pós-pastejo 30 cm representou remoção de aproximadamente 67% da altura pré-pastejo, e demonstrou ser muito severa, gerando prejuízos à produção de forragem e limitando a capacidade de recuperação da planta. As plantas expressaram menor taxa de alongamento e duração de vida das folhas, menor número de folhas vivas por perfilho e comprimento final de folhas expandidas comparativamente as alturas de 50 e 70 cm. Os resultados observados no presente experimento demonstram que, em condições onde a disponibilidade de fatores de crescimento não é limitante e os teores de N estão acima do nível crítico, a altura de 35 cm não foi severa o suficiente para gerar contrastes nas respostas em indivíduos, de forma que as condições de crescimento aliadas à plasticidade da planta favoreceram sua adaptação às condições de manejo impostas. Isso ratifica a importância da compreensão dos mecanismos envolvidos no processo de recuperação do dossel e na produção de forragem e a definição de metas adequadas de manejo do pastejo, dado o grande número de gramíneas forrageiras tropicais disponíveis e utilizadas nos sistemas de produção animal em pastagens no país.

3.5 Conclusão

Modificações nas características morfogênicas e estruturais ocorrem ao longo do processo de rebrotação. Nas fases inicial e intermediária o crescimento das estruturas foliares é prioritário. Mudanças no padrão morfogênico são verificadas entre o período

intermediário e final da rebrotação, e são caracterizadas pelo aumento no alongamento de colmos e na relação senescência:crescimento. Alongamento de colmos mais intenso e maior redução nas taxas de alongamento foliar por dia de filocrono são verificadas em dosséis manejados com a meta $IL_{Máx}$. Embora pastos de capim-elefante cv. Napier tenham demonstrado elevada capacidade de adaptação em características morfogênicas e estruturais de perfilhos individuais em resposta às condições de manejo impostas, a meta $IL_{95\%}$ favorece a manutenção do elevado fluxo de tecidos foliares, particularmente a partir da fase intermediária de rebrotação, o que pode conferir vantagens no acúmulo de folhas do dossel durante a época de crescimento.

Referências

- AGNUSDEI, M.G.; ASSUERO, S.G. Leaf tissue flows under grazing and sward structure of different temperate forage grasses in the humid pampas of Argentina. In: GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 2., 2004, Curitiba. **Anais...** Curitiba: UFPR, 2004. 1 CD-ROM.
- BALLARÉ, C.L.; SÁNCHEZ, R.A.; SCOPEL, A.L.; GHERSA, C.M. Morphological responses of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbours: their relationships with canopy microclimate. **Oecologia**, Berlin, v. 76, n. 2, p. 288-293, 1988.
- BARBERO, L.M. **Respostas morfogênicas e características estruturais do capim-mulato submetido a estratégias de pastejo rotativo**. 2011. 112 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.
- BARBOSA, R.A.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; ZIMMER, A.H.; TORRES JÚNIOR, R.A.A. Capim Tanzânia submetido a combinações entre intensidade e frequência de pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 329-340, 2007.
- 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.
- BROUGHAM, R.W. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. **Crop and Pasture Science**, Queensland, v. 7, n. 5, p. 377-387, 1956.
- _____. Pasture growth rate studies in relation to grazing management. **New Zealand Society of Animal Production**, Wellington, v. 17, p. 46-55, 1957.
- BROWN, R.H.; COOPER, R.B.; BLASER, R.E. Effects of leaf age on efficiency. **Crop Science**, Madison, v. 6, n. 2, p. 206-209, 1966.

BRISKE, D.D.; RICHARDS, J.H. Physiological responses of individual plants to grazing: Current status and ecological significance. In.: VAVRA, M.; LAYCOCK, W.A.; PIEPER, R.D. (Ed.) **Ecological implications of livestock herbivory in the West**. Denver: Society for Range Management, 1994. p. 147-176.

CARNEVALLI, R.A. **Dinâmica da rebrotação em pastos de capim-mombaça submetidos a regimes de desfolhação intermitente**. 2003. 136 p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

CARNEVALLI, R.A.; DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O.; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; SILVA, G.N.; MORAIS, J.P.G. Herbage production and grazing losses in *Panicum maximum* cv. Mombaça under four grazing management. **Tropical Grassland**, Queensland, v. 40, n. 3, p. 165-176, 2006.

CASEY, I.A.; BRERETON, A.J.; LAIDLAW, A.S.; MCGILLOWAY, D.A. Effects of the sheath tube length on leaf development in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 134, n. 2, p. 251-257, 1999.

CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_436.html>. Acesso em: 27 dez. 2012.

CORSI, M., SILVA, S.C., FARIA, V. P. Princípios de manejo do capim-elefante sob pastejo. In: PEIXOTO, A.M., MOURA, J.C., FARIA, V.P. (Ed.). **Pastagens de capim-elefante: utilização intensiva**. Piracicaba: FEALQ, 1996. p. 51-70.

DA SILVA, S.C. Conceitos básicos sobre sistemas de produção animal em pasto. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 25., 2009, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 2009. p. 7-36.

DA SILVA, S.C.; NASCIMENTO JR., D. Avanços na pesquisa com plantas forrageiras tropicais em pastagens: características morfofisiológicas e manejo do pastejo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 36, n. 4, p. 121-138, 2007. Suplemento especial.

DE KROON, H.; HUBER, H.; STUEFER, J.F.; VAN GROENENDAEL, J.M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. **New Phytologist**, Lancaster, v. 166, n. 1, p. 73-82, 2005.

DONAGHY, D.J.; FULKERSON, W.J. Priority for allocation of water-soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 53, n. 3, p. 211-218, 1998.

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. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2. ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2006. 306 p.

GILDERSLEEVE, R.R.; OCUMPAUGH, W.R.; QUESENBERRY, K.H.; MOORE, J.E. Mob-grazing of morphologically different *Aeschynomene* species. **Tropical Grasslands**, Queensland, v. 21, n. 3, p. 123-132, 1987.

HIRATA, M.; PAKIDING, W. Dynamics in tiller weight and its association with herbage mass and tiller density in a bahia grass (*Paspalum Notatum*) pasture under cattle grazing. **Tropical Grassland**, Queensland, v. 36, n. 1, p. 24-32, 2002.

IQBAL, N.; MASSOD, A.; KHAN, N.A. Analyzing the significance of defoliation in growth, photosynthetic compensation and source-sink relations. **Photosynthetica**, Praga, v. 50, n. 2, p. 161-170, 2012

LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbage utilization. In: LEMAIER, 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.

MOORE, K.J.; MOSER, L.E. Quantifying developmental morphology of perennial grasses. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 1, p. 37-43, 1995.

MORI, A.; NIINEMETS, U. Plant responses to heterogeneous environments: scaling from shoot modules and whole-plant functions to ecosystem processes. **Ecological Research**, Kyoto, v. 25, n. 4, p. 691-692, 2010.

MORVAN-BERTRAND, A.; BOUCAUD, J.; LE SAOS, J.; PRUD'HOMME, M.P. Roles of the fructans from leaf sheaths and from the elongation leaf bases in the regrowth following defoliation of *Lolium perenne* L. **Planta**, London, v. 213, n. 1, p. 109-120, 2001.

NOWAK, R.S.; CALDWELL, M.M. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. **Oecologia**, Berlin, v. 61, n. 3, p. 311-318, 1984.

PAIVA, A.J. **Dinâmica da população de perfilhos e de touceiras em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo**. 2013. 127 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

PEDREIRA, B.C.; PEDREIRA, C.G.S. Fotossíntese foliar do capim-xaraés [*Brachiaria brizantha* (A. Rich.) Stapf. cv. Xaraés] e modelagem da assimilação potencial de dosséis sob estratégias de pastejo rotativo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 36, n. 4, p. 773-779, 2007.

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.

SOUSA, B.M.L. **Morfogênese e dinâmica do acúmulo de forragem em pastos de capim-elefante submetidos a estratégias de pastejo rotativo**. 2012. 95 p. Tese (Doutorado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2012.

STEFANOV, D.; ANANIEVA, K.; YORDANOV, I. Decapitation and defoliation as approaches to study control mechanisms of leaf senescence and its reversibility. **Genetics and Plant Physiology**, Sofia, v. 1, n. 1, p. 3-30, 2011.

SYLVESTER, A.W.; PARKER-CLARK, V.; MURRAY, G.A. leaf shape and anatomy as indicators of phase change in the grasses: comparison of maize, rice, and bluegrass. **American Journal of Botany**, Missouri, v. 88, n. 12, p. 2157-2167, 2001.

TURNER, L.R.; DONAGHY, D.J.; LANE, P.A.; RAWNSLEY, R.P. Effect of defoliation interval on water-soluble carbohydrate and nitrogen energy reserves, regrowth of leaves and roots, and tiller number of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) plants. **Australian Journal of Agricultural Research**, Queensland, v. 57, n. 2, p. 243-249, 2006.

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.

WAN, C.; SOSEBEE, R.E. Central dieback of the dryland bunchgrass *Eragrostis curvula* (weeping lovegrass) re-examined: the experimental clearance of tussock centres. **Journal of Arid Environments**, Trelew, v. 46, n. 1, p. 69-78, 2000.

WILSON, R.E.; LAIDLAW, A.S. The role of the sheath tube in the development of expanding leaves in perennial ryegrass. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 106, n. 2, p. 385-391, 1985.

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.

ZANINI, G.D.; SANTOS, G.T.; SBRISIA, A.F. Frequencies and intensities of defoliation in Aruana guineagrass swards: morphogenetic and structural characteristics. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 41, n. 8, p. 1848-1857, 2012.

4 RESPOSTAS MORFOGÊNICAS DE PERFILHOS BASAIS E AÉREOS DE CAPIM- ELEFANTE CV. NAPIER SUBMETIDO A ESTRATÉGIAS DE PASTEJO ROTATIVO

Resumo

O fluxo de tecidos em perfilhos basais e aéreos sofre influência das relações de competição e de cooperação entre indivíduos, as quais podem variar em intensidade segundo as práticas de manejo. Baseado na hipótese de que o manejo do pastejo interfere de forma distinta sobre o fluxo de tecidos segundo a classe de perfilho, o objetivo deste trabalho foi determinar o impacto de estratégias de pastejo rotativo sobre a expressão de características morfogênicas e estruturais de perfilhos basais e aéreos de capim-elefante cv. Napier. Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós- (alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm) e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz durante a rebrotação – $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m²) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições. Foram avaliadas as seguintes variáveis-resposta: taxa de aparecimento (TApF) e alongamento de folhas (TAIF) e de colmos (TAIC), taxa de senescência foliar (TSenF), relação senescência/crescimento (S/C), encurtamento de colmos (EC), número de folhas em expansão (NFE), expandidas (NFEx), senescentes (NFS) e número de folhas vivas por perfilho (NFV), comprimento final das folhas expandidas (CFF) e de colmos (CC) em perfilhos basais e aéreos. A velocidade de crescimento, expressa pelas características morfogênicas TAIF, TApF e TAIC foi maior em perfilhos basais relativamente a perfilhos aéreos. Da mesma forma, perfilhos basais mantiveram maior NFE, NFEx e NFV, além de maiores valores de CFF e CC relativamente a perfilhos aéreos. A interferência intraclonal deve ter sido mais intensa nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, uma vez que o período de rebrotação foi mais longo e a competição por nutrientes e recursos luminosos mantida por mais tempo, resultando em maior relação S/C e CC e menor TApF em perfilhos aéreos sob essa condição de manejo. Perfilhos basais, nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, expressaram maior TAIF, TApF, TAIC, NFE, NFEx e NFV relativamente à meta $IL_{95\%}$ para a altura pós-pastejo 45 cm, e maior CFF e CC relativamente à meta $IL_{95\%}$ para ambas as metas pós-pastejo avaliadas. Estratégias de manejo caracterizadas por longos períodos de rebrotação, representadas pela meta $IL_{Máx}$ neste experimento, favorecem a decapitação de meristemas apicais e atuam como estímulo ao perfilhamento aéreo. As perdas decorrentes da menor velocidade de crescimento e maior intensidade de competição intraclonal em perfilhos aéreos pode não compensar a maior velocidade de crescimento em perfilhos basais nessa meta e resultar em menor potencial de produção dos pastos.

Palavras-chave: Alongamento de folhas; Interceptação luminosa; Manejo do pastejo; *Pennisetum purpureum*; Senescência foliar

Abstract

The turnover of tissues in basal and aerial tillers is influenced by the competition and cooperation relations among individuals, which may vary in intensity according to management practices. Based on the hypothesis that grazing management interferes in

distinct forms with the tissue turnover depending of tiller class, the objective of this experiment was to evaluate the impact of combinations between frequency and severity of grazing on the expression of morphogenetic and structural characteristics of basal and aerial tillers of elephant grass cv. Napier. Treatments corresponded to combinations between two post- (post-grazing heights of 35 and 45 cm) and two pre-grazing conditions (95% and maximum canopy light interception during regrowth – $LI_{95\%}$ and LI_{Max}), and were allocated to experimental units (850 m² paddocks) according to a 2x2 factorial arrangement in a randomised complete block design, with four replications. The following response variables were evaluated: rates of leaf appearance (LAR), elongation (LER) and senescence (LSR), stem elongation (SER), leaf senescence-to-growth ratio (S/G), shortening of stems (SS), number of expanding (NEL), expanded (NExL), senescing (NSL) and live (NLL) per tiller, final leaf lamina (FLL) and stem (SL) length of basal and aerial tillers. Plant growth, characterised by the morphogenetic responses LER, LAR and SER, was larger for basal relative to aerial tillers. Basal tillers showed larger NEL, NExL and NLL as well as larger FLL and SL than aerial tillers. Intracolonial competition may have been more intense on swards managed with the LI_{Max} target, since regrowth period was longer and competition for nutrients and light lasted longer, resulting in higher S/G ratio, larger SL and lower LAR in aerial tillers under those conditions. Basal tillers, on swards managed with the LI_{Max} target, showed higher LAR, LER and SER, larger NEL, NExL and NLL than those managed with the $LI_{95\%}$ target when combined with post-grazing height of 45 cm, and larger FLL and SL for both post-grazing height targets. Grazing management strategies characterised by long regrowth periods, represented by the LI_{Max} target in this experiment, favour the decapitation of apical meristems and stimulate aerial tillering. Losses resulting from slower growth rate and higher intensity of intracolonial competition in aerial tillers can not compensate the higher growth rate in basal tillers on that target and result in lower potential of pasture production.

Keywords: Leaf elongation; Light interception; Grazing management; *Pennisetum purpureum*, Leaf senescence

4.1 Introdução

A desfolhação representa importante distúrbio na comunidade vegetal e é responsável por desencadear uma série de respostas morfológicas e fisiológicas em nível celular, de perfilhos e na comunidade de plantas com o objetivo de promover recuperação da área foliar removida. Adaptações dos indivíduos a esse ambiente acontecem em uma escala de tempo muito mais curta e em dimensões espaciais muito menores que adaptações em populações de plantas (BRISKE; RICHARDS, 1994). A rebrotação após pastejo se dá a partir do crescimento foliar em perfilhos remanescentes e/ou recrutamento de novos perfilhos a partir de gemas axilares ou basais, os quais vão apresentar seu próprio crescimento, contribuindo com a rebrotação. Segundo Briske (1986), o crescimento é mais rápido a partir dos meristemas intercalares, posicionados

na base das lâminas foliares pré-existent (folhas parcialmente desfolhadas), intermediário a partir dos primórdios foliares (folhas que ainda não apareceram, mas estão em início de desenvolvimento no meristema apical) e mais lento quando proveniente do estímulo ao crescimento das gemas axilares, estimulado principalmente quando da decapitação de meristemas apicais (perfilhamento aéreo). Embora este último recurso de crescimento seja mais lento, o perfilhamento aéreo pode contribuir com até 30 a 50% da densidade populacional total de perfilhos (CARVALHO et al., 2006; DIFANTE et al., 2008) e até 60% do acúmulo de forragem (PACCIULLO et al., 2003; CARVALHO et al., 2006) dos pastos.

Os perfilhos aéreos crescem a partir da ativação e desenvolvimento de gemas localizadas nas axilas das folhas (BRISKE, 1986). O número e a viabilidade de gemas axilares potencialmente disponíveis para crescimento confere grande habilidade competitiva em espécies de *Agropyron desertorum* (Fischer ex Link) Shultes e *Agropyron spicatum* (Pursh.) Scribn. and J.G. Sm. (BUSSO; MUELLER; RICHARDS, 1989), ambas espécies de crescimento cespitoso, embora o aumento na participação de perfilhos axilares não necessariamente resulte em aumento na capacidade produtiva do dossel. A ativação e o desenvolvimento inicial de gemas axilares estão sob controle genético (HENDRICKSON; BRISKE, 1997; DOUST, 2007) e hormonal (SHIMIZU-SATO; MORI, 2001) e, adicionalmente, sofrem influência da disponibilidade de nutrientes e/ou assimilados (McSTEEN, 2009) e do ambiente luminoso (CASAL; SANCHEZ; DEREGIBUS, 1986). O sombreamento é apontado como uma das principais causas da supressão do crescimento de gemas axilares, pois limita a fotossíntese, reduzindo a quantidade de carbono disponível para crescimento (MIGUEL et al., 1998). Entretanto, o suprimento de carbono pode não ser a principal causa da redução em crescimento. Alterações na qualidade, mais do que na quantidade de luz (CASAL; SANCHEZ; DEREGIBUS, 1986), interferem no crescimento dos perfilhos e no padrão de alocação de assimilados para determinados componentes da parte aérea (crescimento de folhas ou alongamento de colmos, por exemplo). Variações em qualidade de luz, detectadas pelos fitocromos (receptores específicos para cada comprimento de onda), atuam como sinal precoce da competição na comunidade, sendo que esse efeito pode ocorrer antes mesmo de qualquer redução na quantidade de radiação fotossinteticamente ativa que chega ao dossel (APHALO; BALLARÉ, 1995). Busso et al. (2011) demonstraram que aumentos na frequência de desfolhação não interferem sobre o número total de gemas axilares, gemas metabolicamente ativas ou

gemas dormentes e mortas. A localização da planta na touceira (centro ou periferia) possui efeito sobre a viabilidade das gemas (BECKER; BUSSO; MONTANI, 1997), e pode interferir no crescimento posterior dos indivíduos (BRISKE; BUTLER, 1989). Busso, Mueller e Richards (1989) demonstraram que um mínimo de superfície de área foliar fotossintética é necessário para manutenção das gemas metabolicamente ativas, sugerindo que a severidade de desfolhação pode interferir na sua ativação e desenvolvimento inicial.

Os mecanismos envolvidos no crescimento de perfilhos axilares após sua ativação são pouco conhecidos. Segundo Kebrom, Spielmeyer e Finnegan (2013), perfilhos aéreos dependem dos perfilhos basais dos quais se originaram para suprimento de água e de nutrientes, embora o desenvolvimento de raízes adventícias em algumas espécies possa mantê-los vivos após a morte do colmo principal. Colvill e Marshall (1981) demonstraram que cerca de 20% da quantidade total de assimilados exportados do colmo principal são utilizados no crescimento inicial de perfilhos axilares em azevém perene (*Lolium perenne* L.). Entretanto, a dependência dos perfilhos axilares com relação ao colmo principal parece diminuir na medida em que aumentam em tamanho e se tornam capazes de suprir o próprio crescimento (WELKER et al., 1985), o que ocorre quando existe uma ou duas folhas completamente expandidas. Em situações de sombreamento, onde a competição por luz é intensa, a relativa “independência” dos perfilhos axilares pode ser retardada e o suprimento a partir do colmo principal prolongado.

Pastos de capim-elefante são caracterizados pelo abundante perfilhamento basal e aéreo. Corsi, Da Silva e Faria (1998) indicaram a necessidade de remoção do meristema apical da planta nos primeiros pastejos da primavera como forma de favorecer o perfilhamento aéreo. Segundo os autores, essa estratégia de manejo favoreceria a produção de forragem e diminuiria problemas relacionados ao acúmulo excessivo de colmos, já que perfilhos aéreos apresentariam menor potencial de alongamento de colmos comparativamente a perfilhos basais. Simons, Davies e Troughton (1974), entretanto, comentaram que o perfilhamento aéreo resulta em diminuição da produção de forragem em pastos de azevém perene (*Lolium perenne* L.). Resultados de pesquisa com gramíneas tropicais demonstram que perfilhos aéreos possuem maiores taxas de mortalidade e menor longevidade (GIACOMINI, 2007), o que poderia contribuir sobremaneira para os fluxos de senescência do dossel. Sousa (2012) avaliou as respostas morfogênicas de perfilhos basais e aéreos em capim-elefante

cv. Napier manejado sob pastejo rotativo com três alturas pós-pastejo. Os resultados demonstraram maiores taxas de alongamento, aparecimento e comprimento final de folhas em perfilhos basais relativamente a perfilhos aéreos. Embora as taxas de senescência foliar tenham sido menores para perfilhos aéreos, maiores taxas de acúmulo e de crescimento total foram provenientes de perfilhos basais. Pacciulo et al. (2003) também demonstraram respostas semelhantes em capim-elefante manejado com período de descanso fixo de 30 dias, ressaltando as diferenças em características morfogênicas e estruturais entre classes de perfilhos. Dessa forma, estratégias de manejo que favoreçam a manutenção de elevadas proporções de perfilhos aéreos na população poderiam não ser aquelas que resultam em maior acúmulo de forragem e, portanto, o controle do acúmulo excessivo de colmos deveria ser feito por meio de outra estratégia. Nesse sentido, os objetivos deste experimento foram:

- 1) Avaliar o potencial de crescimento de distintas classes de perfilhos (basais ou aéreos) de capim-elefante cv. Napier a partir da expressão de suas características morfogênicas e estruturais;
- 2) Determinar o impacto de combinações entre frequência e severidade de pastejo sobre as características morfogênicas e estruturais de perfilhos basais e aéreos de capim-elefante cv. Napier.

4.2 Material e métodos

O experimento foi conduzido no sistema de produção de leite do Centro de Treinamento de Recursos Humanos (CTRH) do Departamento de Zootecnia da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pertencente à Universidade de São Paulo. A referida área está situada no município de Piracicaba, SP, sob as coordenadas geográficas aproximadas 22°43’ de latitude Sul, 47°25’ de longitude Oeste e 554 m de altitude (CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA, 2012). A espécie estudada foi o *Pennisetum purpureum* Schum. cv. Napier, em uma área estabelecida originalmente em 1970 que, desde sua implantação, foi utilizada sob pastejo rotativo com vacas leiteiras. O relevo da área experimental caracteriza-se como levemente ondulado e o solo corresponde a um Nitossolo Vermelho Eutroférico (EMBRAPA, 2006), de elevada fertilidade, com as seguintes características químicas na camada 0-20 cm: pH CaCl₂: 5,9; matéria orgânica = 54,9 g.dm⁻³; P (resina trocadora de íons) = 29,43 mg.dm⁻³; Ca = 117,5 mmolc.dm⁻³;

$Mg = 35,62 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; $K = 3,4 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; $H + Al = 53,93 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; soma de bases = $148,91 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; capacidade de troca catiônica = $190,63 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; saturação por bases = 82%. O clima da região é classificado como Cwa conforme classificação de Koppen, com precipitação média anual de 1328 mm.

O experimento iniciou-se em janeiro de 2011 após pastejo seguido de roçada de uniformização a 35 cm e foi conduzido até abril de 2012. Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós- (alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm) e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz pelo dossel forrageiro durante a rebrotação – $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m^2) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições.

Na primeira estação de crescimento, de janeiro a abril de 2011, foram aplicados 250 kg/ha de N, sendo 80 kg/ha aplicados logo após a roçada de uniformização e o restante dividido durante o período de crescimento. Na segunda estação de crescimento, de novembro de 2011 a março de 2012, foram aplicados 300 kg/ha de N divididos ao longo do período de crescimento. As adubações foram realizadas sempre na condição pós-pastejo. Como o intervalo de pastejo não era fixo (forma como os tratamentos foram definidos), a quantidade de N aplicada em cada piquete foi dividida por ciclo de pastejo, sendo proporcional ao período de descanso ocorrido em cada unidade experimental, de forma que, no final do experimento, todos os piquetes recebessem a mesma quantidade de N. Em todas as adubações foi utilizada a fórmula 20-0-10 (N- P_2O_5 - K_2O).

Por ocasião do primeiro pastejo, o monitoramento da interceptação luminosa durante a rebrotação foi realizado semanalmente até que fossem atingidos 90% de interceptação de luz. A partir desse ponto as avaliações foram realizadas a cada dois dias como forma de assegurar que as metas $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$ fossem atingidas com precisão. Definiu-se como $IL_{Máx}$ o valor obtido a partir de duas leituras consecutivas iguais, que correspondeu ao valor médio de cerca de 98%. Para a meta $IL_{95\%}$ associada às alturas pós-pastejo 35 e 45 cm, os valores efetivos de IL pré-pastejo foram 95,4 e 95,6%, respectivamente. Para a meta $IL_{Máx}$ os valores correspondentes foram 98,4 e 98,2%, respectivamente. Essas avaliações foram realizadas com aparelho analisador de dossel marca LI-COR modelo LAI 2000 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, EUA). Foram utilizadas seis estações de leitura (amostragem) por piquete, compostas de cinco leituras

no nível do solo e uma leitura acima do nível do dossel em cada estação, totalizando 30 leituras por unidade experimental.

A altura do dossel foi determinada utilizando-se bastão graduado, com o qual foram realizadas 80 leituras em cada unidade experimental, tomadas ao longo de quatro linhas transectas (20 pontos por transecta) arranjadas em formato zigue-zague. A altura de cada ponto correspondeu à altura do dossel em torno do bastão (plano de visão) e a média dos 80 pontos correspondeu à altura da unidade experimental (piquete). Para as metas de altura pós-pastejo os valores efetivos registrados no campo foram dependentes da meta pré-pastejo utilizada (Capítulo 1), sendo que nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ os valores ficaram acima do planejado durante todo o período experimental.

Os pastejos foram realizados por vacas leiteiras, secas ou em lactação, ou novilhas, sendo o número de animais dimensionado para que o rebaixamento dos pastos ocorresse no período diurno em um dia de ocupação utilizando-se a técnica de “*mob grazing*” (GILDERSLEEVE et al., 1987). Foram utilizados os dados somente da segunda estação de crescimento (meados de novembro de 2011 a abril de 2012), uma vez que o período anterior foi considerado de adaptação e criação dos equilíbrios dinâmicos nas comunidades de plantas submetidas aos tratamentos experimentais. O intervalo médio entre pastejos, nas épocas consideradas, diferiu entre as metas de IL e estão descritos na Tabela 1.

Tabela 1 – Intervalo médio entre pastejos em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

Altura pós pastejo (cm)	$IL_{95\%}$	$IL_{Máx}$
Final de Primavera		
35	22	30
45	20	28
Verão II		
35	25	35
45	22	31

As avaliações das características morfogênicas e estruturais foram realizadas em perfilhos especificamente marcados para essa finalidade, sendo seu crescimento monitorado ao longo do processo de rebrotação. Foram escolhidas seis touceiras por unidade experimental em locais representativos da condição média dos piquetes (avaliação visual da altura e área basal das touceiras) por ocasião da marcação dos perfilhos. Em cada touceira foram selecionados cinco perfilhos (Figura 1A), sendo no mínimo dois basais (Figura 1B e C), os quais foram identificados por meio de anel

plástico (BIRCHAM; HODGSON, 1983). Buscou-se representar a condição média da touceira selecionando-se perfilhos tanto do perímetro quanto da região central (WAN; SOSEBEE, 2000). Foram marcados 30 perfilhos por unidade experimental, totalizando 120 perfilhos por tratamento. A cada ciclo de coleta de dados, correspondente a cada período de rebrotação, um novo grupo de perfilhos foi selecionado para avaliação.

Figura 1 – Identificação das folhas (A) em perfilhos aéreos (B) e perfilhos basais (C) destinados à avaliação de morfogênese

Durante os períodos de monitoramento dos perfilhos foram realizadas as seguintes avaliações: (a) classificação como basal ou aéreo; (b) numeração e classificação das folhas vivas (Figura 2A); e (c) medida do comprimento do colmo (colmo + bainhas foliares). Cada uma das folhas foi avaliada com relação às seguintes características: (a) classificação como intacta ou desfolhada; (b) medição do comprimento do limbo foliar (Figura 2B); e (c) classificação como folha em expansão, expandida e senescente. As folhas foram consideradas desfolhadas quando parte delas estivesse cortada/decapitada. Folhas foram classificadas como em expansão quando suas lígulas não estavam expostas e sua referência de medida foi a lígula da última folha completamente expandida; expandidas quando a lígula estivesse visível e/ou a variação em comprimento do limbo fosse nula entre duas leituras consecutivas; senescentes quando parte do limbo foliar apresentava sinais de senescência; e mortas quando mais de 50% do limbo foliar estivesse comprometido pela senescência. O comprimento do colmo foi considerado como sendo a distância do solo (ou de seu ponto de inserção, no caso de perfilhos aéreos) até a lígula da última folha completamente expandida (Figura 2C).

Figura 2 – Avaliação de morfogênese: folhas numeradas (A), medida do comprimento do limbo foliar (B) e do pseudocolmo (C)

A partir dos dados de campo foram calculadas as seguintes variáveis:

Taxa de aparecimento de folhas: A taxa de aparecimento de folhas (TApF, folhas/perfilho.dia) foi calculada conforme a equação abaixo:

$$TApF = n^{\circ} \text{ folhas novas surgidas} / n^{\circ} \text{ de perfilhos} \times \text{duração da avaliação} \quad (1)$$

Taxa de alongamento de folhas e de colmos: A taxa de alongamento de folhas (TAIF, cm/perfilho.dia) foi calculada pela diferença entre o comprimento final (CF) e o comprimento inicial (CI) das folhas em expansão dividida pelo número de dias entre as medidas (ND). Da mesma forma, a taxa de alongamento de colmos (TAIC, cm/perfilho.dia) foi calculada pela diferença entre o CF e CI do colmo dividida pelo ND:

$$D) \text{ TAIF e TAIC} = (CF - CI) / ND \quad (2)$$

Taxa de senescência de folhas: A taxa de senescência de folhas (TSenF, cm/perfilho.dia) foi calculada a partir de variações negativas entre medidas de comprimento de lâminas foliares expandidas dividida pelo número de dias entre as medidas (ND).

Número de folhas por perfilho: Determinado por meio de contagem do número médio de folhas em expansão, expandidas e senescentes por perfilho.

Comprimento final das folhas expandidas e colmos: O comprimento do limbo foliar em folhas intactas (CFF, cm) foi obtido a partir da média do comprimento do limbo de folhas expandidas que não sofreram desfolhação em cada perfilho. O comprimento final

de colmos (CFC) foi obtido pela média do comprimento de colmos dos perfilhos presentes na última data de avaliação.

Encurtamento de colmos (EC): Nos casos em que uma folha tornava-se expandida e sua lígula localizava-se abaixo da referência de medida anterior – lígula da última folha completamente expandida – caracterizando um encurtamento de bainha foliar (BARBERO, 2011), foi calculada a variável encurtamento de colmo (EC), representado pela variação negativa no comprimento médio do colmo.

Essas características foram determinadas para ambas as categorias de perfilhos, basais e aéreos, com o intuito de descrever seus padrões morfogênicos. Perfilhos adicionais surgidos em cada planta selecionada (basais ou aéreos) foram avaliados a partir da expansão da primeira folha até o final do período de rebrotação. A participação de perfilhos adicionais àqueles originalmente marcados foi marcante apenas no final do período de rebrotação para ambas as metas de IL pré-pastejo. Para fins de padronização, os dados desses perfilhos não foram utilizados no cálculo das variáveis deste capítulo.

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando-se o PROC MIXED do pacote estatístico SAS[®] (*Statistical Analysis System*), versão 8.2 para Windows[®]. Todos os conjuntos de dados foram testados quanto à normalidade da distribuição dos erros e homogeneidade de variâncias. Em alguns casos houve a necessidade de transformação, a qual foi feita de acordo com indicação sugerida pelo SAS[®]. A escolha da matriz de variância e de covariância foi feita utilizando-se o Critério de Informação de Akaike (WOLFINGER, 1993) e a análise de variância feita com base nas seguintes causas de variação: interceptação de luz pré-pastejo, altura pós-pastejo, fase de rebrotação e as interações entre elas. Os efeitos de interceptação de luz pré-pastejo, altura pós-pastejo, categoria de perfilho e suas interações foram considerados fixos e o efeito de blocos foi considerado aleatório (LITTEL et al., 1996). As médias dos tratamentos foram estimadas utilizando-se o “LSMEANS” e a comparação entre elas, quando necessária, realizada por meio do teste “t” de “Student” e nível de significância de 5%.

4.3 Resultados

Características morfogênicas:

A taxa de alongamento de folhas (TAIF) variou com a interceptação luminosa ($P=0,0293$), categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e com as interações interceptação

luminosa x categoria de perfilhos ($P=0,0003$) e interceptação luminosa x altura pós-pastejo x categoria de perfilhos ($P=0,087$). Perfilhos basais e aéreos demonstraram maiores TAlF para altura pós-pastejo de 35 cm quando associados a meta $IL_{95\%}$. Para a meta $IL_{Máx}$ não houve diferença entre alturas pós-pastejo para perfilhos basais, mas maiores TAlF em perfilhos aéreos foram registradas nos pastos manejados a 35 cm relativamente àqueles manejados a 45 cm. Diferenças entre metas de IL pré-pastejo foram registradas apenas em perfilhos basais quando a altura pós-pastejo foi de 45 cm, com maiores valores registrados nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$. A taxa de aparecimento de folhas (TApF) variou com a categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e com as interações interceptação luminosa x altura pós-pastejo ($P=0,0056$), interceptação luminosa x categoria de perfilhos ($P=0,0042$) e interceptação luminosa x altura pós-pastejo x categoria de perfilhos ($P=0,0037$). Houve diferença entre alturas pós-pastejo em cada meta de IL para a TApF de perfilhos basais, com maiores valores registrados nos pastos manejados a 35 cm para a meta $IL_{95\%}$ e 45 cm para a meta $IL_{Máx}$. Em perfilhos aéreos maiores valores foram registrados nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ em ambas aturas pós-pastejo (Tabela 2).

Tabela 2 – Taxas de alongamento e aparecimento de folhas em perfilhos basais e aéreos de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

Alturas pós-pastejo (cm)	Basais		Aéreos	
	$IL_{95\%}$	$IL_{Máx}$	$IL_{95\%}$	$IL_{Máx}$
Taxa de alongamento de folhas (cm/perfilho.dia)				
35	15,3 Aa	16,0 Aa	9,4 Aa	9,2 Aa
45	13,4 Bb	17,8 Aa	8,5 Ba	8,4 Ba
EPM ¹	0,82	0,82	0,38	0,38
Taxa de aparecimento de folhas (folhas/perfilho.dia)				
35	0,21 Aa	0,19 Bb	0,16 Aa	0,14 Ab
45	0,18 Bb	0,22 Aa	0,15 Aa	0,13 Ab
EPM	0,009	0,009	0,006	0,006

¹EPM, erro padrão da média; ^{Aa}Letras semelhantes, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, não diferem entre si ($P>0,05$)

A taxa de alongamento de colmos (TAIC) variou com a interceptação luminosa ($P=0,0005$), categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e com a interação interceptação luminosa x categoria de perfilhos ($P=0,0034$). De forma geral, maiores valores foram registrados para perfilhos basais, independentemente da meta de IL pré-pastejo. Nessa categoria, com maiores TAIC foram registradas nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$. Não houve diferença entre metas de IL pré-pastejo para perfilhos aéreos (Tabela 3).

Tabela 3 – Taxa de alongamento de colmos em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

Metas de IL pré-pastejo	Categoria		Erro padrão
	Basais	Aéreos	
IL _{95%}	0,66 Ba	0,24 Ab	0,065
IL _{Máx}	1,18 Aa	0,41 Ab	0,065

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

As taxas de senescência foliar (TSF) e de encurtamento de colmos (EC) variaram apenas com a categoria de perfilhos ($P<0,0001$ para ambas as variáveis), com maiores valores registrados em perfilhos aéreos relativamente à perfilhos basais (Tabela 4).

Tabela 4 – Taxas de senescência foliar e de encurtamento de colmos em perfilhos basais e aéreos de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

	Categoria		Erro padrão
	Basais	Aéreos	
Taxa de senescência foliar (cm/perfilho.dia)	1,60 B	2,30 A	0,171
Taxa de encurtamento de colmos (cm/perfilho.dia)	0,05 B	0,09 A	0,009

^{Aa} Letras maiúsculas semelhantes nas linhas não diferem entre si ($P>0,05$)

A relação senescência/crescimento (S/C) variou com a categoria de perfilhos ($P=0,0002$) e com a interação interceptação luminosa x categoria de perfilhos ($P=0,0016$). Valores semelhantes de S/C entre metas pré-pastejo foram registradas em perfilhos basais, enquanto maiores valores foram observados nos pastos manejados com a meta IL_{Máx} relativamente àqueles manejados com a meta IL_{95%} em perfilhos aéreos (Tabela 5).

Tabela 5 – Relação senescência x crescimento foliar em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

Metas de IL pré-pastejo	Categoria		Erro padrão
	Basais	Aéreos	
IL _{95%}	0,15 Aa	0,16 Ba	0,019
IL _{Máx}	0,15 Ab	0,21 Aa	0,019

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

Características estruturais:

O número de folhas em expansão (NFE) variou com a interceptação luminosa ($P=0,0456$), categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e com as interações interceptação luminosa x categoria de perfilhos ($P=0,0469$) e interceptação luminosa x altura pós-pastejo x categoria de perfilhos ($P=0,0443$). Para perfilhos basais, houve diferença somente entre metas de IL pré-pastejo nos pastos manejados a 45 cm, com maiores valores registrados para a meta IL_{Máx}. Para perfilhos aéreos, houve diferença entre metas de IL pré-pastejo nos pastos manejados a 35 cm, com maiores valores registrados para a meta IL_{Máx}. Adicionalmente, houve diferença entre alturas pós-pastejo nos pastos manejados com a meta IL_{Máx}, com maiores valores registrados para a altura 35 cm (Tabela 6).

Tabela 6 – Número de folhas em expansão, expandidas e número total de folhas por perfilho e comprimento final de folhas expandidas e colmos em perfilhos basais e aéreos de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo

Alturas pós-pastejo (cm)	Basais		Aéreos	
	IL _{95%}	IL _{Máx}	IL _{95%}	IL _{Máx}
Número de folhas em expansão				
35	3,9 Aa	4,1 Aa	3,2 Ab	3,3 Aa
45	3,8 Ab	4,2 Aa	3,2 Aa	3,1 Ba
EPM ¹	0,10	0,10	0,06	0,06
Número de folhas expandidas				
35	3,4 Aa	3,1 Ba	2,9 Aa	2,3 Ab
45	3,0 Ab	3,9 Aa	2,8 Aa	2,7 Aa
EPM	0,25	0,25	0,17	0,17
Número de folhas por perfilho				
35	8,2 Aa	8,2 Ba	6,7 Aa	6,5 Aa
45	7,7 Ab	9,0 Aa	6,8 Aa	6,6 Aa
EPM	0,25	0,25	0,11	0,11
Comprimento final de folhas (cm)				
35	43,2 Bb	61,2 Aa	34,0 Aa	36,8 Ba
45	50,1 Ab	58,3 Aa	30,7 Ab	44,3 Aa
EPM	2,62	2,62	3,03	3,03
Comprimento final de colmos (cm)				
35	43,8 Ab	72,8 Aa	19,9 Ab	36,9 Aa
45	39,5 Ab	75,7 Aa	19,0 Ab	30,9 Ba
EPM	2,61	2,61	1,86	1,86

¹EPM, erro padrão da média; ^{Aa}Letras iguais, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, não diferem entre si ($P>0,05$)

O número de folhas expandidas (NFEx) variou com a categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e com as interações interceptação luminosa x altura pós-pastejo ($P=0,0098$), interceptação luminosa x categoria de perfilhos ($P=0,0011$) e interceptação luminosa x

altura pós-pastejo x categoria de perfilhos ($P=0,0169$). Para perfilhos basais, houve diferença entre metas de IL pré-pastejo nos pastos manejados a 45 cm, com maiores valores registados para a meta $IL_{Máx}$. Adicionalmente, houve diferença entre alturas pós-pastejo nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, com maiores valores registados para a altura 45 cm. Para perfilhos aéreos, houve diferença entre metas de IL pré-pastejo somente nos pastos manejados a 35 cm, com maiores valores registados para a meta $IL_{95\%}$ (Tabela 6).

O número de folhas senescentes (NFS) variou apenas com a categoria de perfilhos ($P<0,0001$), com maiores valores registados para perfilhos aéreos relativamente a basais ($0,93\pm0,081$ e $0,75\pm0,081$, respectivamente). O número de folhas por perfilho (NFV) variou com a categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e com as interações interceptação luminosa x altura pós-pastejo ($P=0,0066$), interceptação luminosa x categoria de perfilhos ($P=0,0003$) e interceptação luminosa x altura pós-pastejo x categoria de perfilhos ($P=0,0041$). Para perfilhos basais, houve diferença entre metas de IL pré-pastejo nos pastos manejados a 45 cm, com maiores valores registados para a meta $IL_{Máx}$. Adicionalmente, houve diferença entre alturas pós-pastejo nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, com maiores valores registados para a altura 45 cm. Para aéreos não houve diferença entre tratamentos (Tabela 6).

O comprimento final de folhas expandidas (CFF) variou com a interceptação luminosa ($P=0,0006$), categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e com a interação interceptação luminosa x altura pós-pastejo x categoria de perfilhos ($P=0,0003$). Para perfilhos basais, houve diferença entre metas de IL pré-pastejo para ambas as alturas pós-pastejo, com maiores valores registados para a meta $IL_{Máx}$. Adicionalmente, houve diferença entre alturas pós-pastejo nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$, com maiores valores registados para a altura 45 cm. Para perfilhos aéreos, houve diferença entre metas de IL pré-pastejo nos pastos manejados a 45 cm, com maiores valores registados para a meta $IL_{Máx}$. Adicionalmente, houve diferença entre alturas pós-pastejo nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, com maiores valores registados para a altura 45 cm (Tabela 6).

O comprimento final de colmos (CFC) variou com a interceptação luminosa ($P<0,0001$), categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e com as interações interceptação luminosa x categoria de perfilhos ($P<0,0001$) e interceptação luminosa x altura pós-pastejo x categoria de perfilhos ($P=0,0074$). Para perfilhos basais, houve diferença entre metas de IL pré-pastejo para ambas as alturas pós-pastejo, com maiores valores registados para a meta $IL_{Máx}$. Para perfilhos aéreos, ocorreu o mesmo, sendo que

também foi registrada diferença entre alturas pós-pastejo nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, com maiores valores registrados para a altura 35 cm (Tabela 6).

4.4 Discussão

Perfilhos basais e aéreos apresentaram diferenças marcantes com relação ao fluxo de tecidos. A velocidade de crescimento, expressa pelas características morfogênicas TAlF, TApF e TAlC (Tabelas 2, 3 e 4), assim como o número de folhas por perfilho e o comprimento final de folhas e de colmos foram maiores em perfilhos basais relativamente a perfilhos aéreos (Tabela 6), fator indicativo de maior eficiência de captação ou alocação prioritária de recursos para crescimento e recuperação da área foliar em perfilhos basais. Embora os mecanismos que poderiam explicar distintos potenciais de crescimento entre classes de perfilhos em gramíneas cespitosas não estejam bem esclarecidos, as diferenças observadas podem envolver a alocação restrita de recursos de perfilhos basais para aéreos, provavelmente mediadas por fatores hormonais de regulação (MURPHY; BRISKE, 1992) e limitações no transporte e alocação de nutrientes, seja por meio de rotas preferenciais determinadas pelas relações fonte-dreno (WELKER; BRISKE; WEAVER, 1991) ou por meio de restrições impostas pelas conexões no sistema vascular (PRICE; MARSHALL; HUTCHINGS, 1992).

Com relação à possibilidade de restrição na alocação de recursos do perfilho basal para os aéreos, a atividade e tamanho do meristema apical dão fortes indícios de que a força-dreno nesse tecido conduziria à priorização de recursos e, dessa forma, o desenvolvimento e crescimento seriam mais lentos em perfilhos axilares (BIRCH; HUTCHINGS, 1999). Murphy e Briske (1992) comentaram que a competição por recursos entre os meristemas axilares e o meristema apical seria o principal fator de regulação do número de indivíduos passível de ser mantido pela planta e de sua velocidade de crescimento. O desenvolvimento inicial dos perfilhos aéreos é mantido a partir de recursos provenientes do perfilho parental até que uma área foliar mínima seja produzida e supra a própria demanda fotossintética (WELKER et al., 1985), estágio a partir do qual o indivíduo poderia torna-se independente. O termo independência foi definido como o estágio de desenvolvimento em que o carbono não é mais importado a partir das gerações mais velhas (WELKER et al., 1985). Embora possam adquirir autonomia em termos de produção de assimilados para sustentar seu crescimento, perfilhos aéreos em plantas cespitosas continuam dependentes da estrutura de

sustentação para aquisição de água e nutrientes provenientes do solo, uma vez que o sistema radicular geralmente não se desenvolve o que, diferentemente do observado em plantas estoloníferas (BIRCH; HUTCHINGS, 1999), mantém certa dependência entre as classes de perfilhos. Essa semi-autonomia foi descrita por Welker et al. (1985) e Welker, Briske e Weaver (1991), que demonstraram a contínua importação de pequenas quantidades de carbono e de nitrogênio de perfilhos parentais para as demais hierarquias em *Paspalum plicatulum* Michx. e *Schizachyrium scoparium* Hubb., ambas espécies de hábito de crescimento cespitoso, mesmo depois das gerações mais jovens terem atingido certo grau de maturidade. Segundo os autores, essa pequena quantidade de recursos teria a função de manter a funcionalidade do sistema vascular de forma que, em situações de estresse (eg. desfolhação), a reintegração entre as classes de perfilhos pudesse acontecer. Kun e Oborny (2003) denominaram plantas integradoras (*genet integrators*) as espécies cujas conexões entre gerações persistiam, e comentaram que mesmo nessas espécies algum grau de fragmentação entre gerações pode acontecer. Discussões sobre independência ou semi-autonomia e a possibilidade de reintegração entre perfilhos têm ocorrido desde a década de 1960 (WELKER; BRISKE; WEAVER, 1991) e, embora grande número de informações em espécies rizomatosas e estoloníferas tenha permitido avançar bastante na compreensão das relações entre indivíduos nessas espécies, poucos trabalhos estão disponíveis com espécies cespitosas como o capim-elefante cv. Napier. Os resultados verificados neste experimento sugerem que a dependência estrutural e a ausência de sistema radicular possam ter determinado um alto grau de integração fisiológica entre perfilhos basais e aéreos. Isso pode determinar restrições ao desenvolvimento e crescimento de perfilhos axilares na medida em que raciona recursos entre as estruturas em crescimento do perfilho parental e gerações dependentes, sendo esse um dos fatores determinantes das diferenças no fluxo de tecidos e nas características estruturais entre as classes de perfilhos (Tabelas 2, 3, 4 e 6).

Na medida em que a superfície foliar se desenvolve na população e o processo de rebrotação avança, relações de competição entre vizinhos ou entre grupos de perfilhos em um fragmento clonal podem modular a velocidade de crescimento dos indivíduos. A capacidade limitada de aquisição de recursos associada às diferenças estruturais marcantes com relação aos perfilhos basais (Tabela 6) caracteriza os perfilhos aéreos como drenos fracos. Nesse sentido, em função das restrições à fotossíntese, decorrentes da remoção da área foliar no início da rebrotação, e em situações de competição por luz e nutrientes, resultantes do crescimento do dossel no

final da rebrotação, o crescimento de perfilhos aéreos assumiria menor prioridade em relação ao crescimento e desenvolvimento das estruturas foliares do próprio perfilho parental.

Briske e Butler (1989) comentaram que a integração fisiológica observada entre as gerações parentais e os perfilhos axilares associados facilita a longevidade da UFI e a ocupação de “sítios” por promover suporte estrutural para o estabelecimento de perfilhos aéreos, além de incrementar a habilidade competitiva da UFI com relação às plantas vizinhas. Entretanto, a integração clonal tende a equalizar a concentração de substâncias entre indivíduos e, através de mecanismos compensatórios, pode modificar a plasticidade em um dado nível de organização fisiológica (órgãos, perfilhos, fragmentos clonais etc.), com pouco ou nenhum efeito em outros (DONG, 1995). Dessa forma, ajustes em número de indivíduos podem compensar o fluxo de tecidos mais lento em perfilhos aéreos mantendo relativa estabilidade em nível de UFI. Esse mecanismo caracteriza o processo de regulação densidade-dependente e inclui interferências mediadas pela competição entre UFI's e entre indivíduos na UFI (BRISKE; BUTLER, 1989; DERNER; BRISKE; POLLEY, 2012). A competição entre UFI's foi definida por Briske e Butler (1989) como um processo de interferência interclonal, enquanto as relações entre indivíduos pertencentes a mesma UFI são mediadas pela interferência intraclonal. Na comunidade vegetal ambas operam, entretanto, a interferência intraclonal parece exercer igual ou maior efeito do que a interferência interclonal na regulação do crescimento e dinâmica de indivíduos em um fragmento clonal, embora a importância relativa de um ou outro efeito possa variar com a espécie e com modificações na disponibilidade de fatores climáticos (WELKER; BRISKE; WEAVER, 1991). Segundo Briske e Butler (1989), a interferência intraclonal tem sido avaliada em um reduzido número de gramíneas cespitosas e parece diminuir o crescimento dos indivíduos, fator contrastante com o efeito predominantemente benéfico da integração fisiológica. Paiva (2013), em experimento concomitante na mesma área experimental, observou que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ mantiveram maior número de perfilhos basais relativamente a aéreos. Embora o número de perfilhos aéreos não tenha diferido entre as metas de IL pré-pastejo, a relação entre o número de perfilhos aéreos por estrutura de sustentação (basais + vasos condutores) foi sugestiva de que pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ apresentaram maior número de indivíduos por UFI enquanto pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ mantiveram maior número de UFI's, demonstrando que o crescimento e desenvolvimento de perfilhos a partir de gemas

axilares consiste em importante estratégia plástica utilizada como meio de maximização da captura de recursos luminosos em situações restritivas, principalmente em estratos verticais do dossel. Briske e Butler (1989) comentaram que existe uma separação temporal entre a interferência interclonal e a intraclonal, sendo que esta última se intensifica na medida em que o número e a área foliar dos indivíduos da UFI aumentam. Dessa forma, a interferência intraclonal é provavelmente mais intensa nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, uma vez que o período de rebrotação e a competição por nutrientes e recursos luminosos se mantêm por mais tempo. Essa dinâmica possui impactos relativos maiores sobre o fluxo de tecidos em perfilhos axilares, o que é ratificado pela maior relação senescência/crescimento (Tabela 5) e os menores valores de TApF (Tabela 2) e maior CC (Tabela 6) observados para essa classe de perfilhos nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$.

Outra possível restrição ao crescimento dos perfilhos aéreos está relacionada aos mecanismos de transporte e alocação de nutrientes determinados pelo sistema vascular. Patrick (1972) comentou que a estrutura do sistema vascular maduro de *Triticum aestivum* L. apresenta poucas restrições ao movimento de assimilados em qualquer direção, mas tais restrições podem adquirir importância relativa maior em plantas com sistema vascular imaturo. Welker, Briske e Weaver (1991) comentaram que existe alocação acropetal¹ de recursos em indivíduos pertencentes à mesma hierarquia (eg. primários: aqueles conectados diretamente ao colmo principal; secundários: conectados aos primários) e que a alocação de recursos entre indivíduos de hierarquias distintas requer transporte basipetal². Em plantas de *Schizachyrium scoparium* Hubb. cerca de 93% do ¹⁵N introduzido em uma dada hierarquia (primários, secundários e terciários) permaneceu na própria hierarquia, indicando que o N absorvido foi incorporado em compostos metabólicos. O nitrogênio alocado entre hierarquias seguiu a direção acropetal, onde perfilhos primários alocaram preferencialmente para os secundários e estes para os terciários. Apenas 1% da massa de ¹⁵N foi alocada no sentido basipetal (de hierarquias mais jovens para mais velhas). Em plantas de *Glechoma hederacea* L., que apresenta hábito de crescimento estolonífero, tanto o transporte acropetal quanto basipetal ocorre ao longo do estolão. Nessa espécie a segmentação do estolão favorece o estabelecimento de novos ramos autônomos e seria uma estratégia da planta para

¹ Movimento ascendente, no sentido raiz-parte aérea; ² Movimento descendente, no sentido parte aérea-raiz

maximizar a exploração de recursos e sobrevivência após desfolhação (BIRCH; HUTCHINGS, 1999). Isso pontua diferenças marcantes nas relações entre indivíduos morfológicamente conectados e de respostas ecofisiológicas em espécies estoloníferas e cespitosas. Adicionalmente, Kun e Oborny (2003) comentaram que a mortalidade de indivíduos em um segmento clonal pode causar descontinuidade entre as conexões vasculares. Dada a intensidade de competição intraclonal e prioridade secundária na alocação de recursos, perfilhos aéreos estão sujeitos a maiores taxas de mortalidade (PAIVA, 2013), o que impõe um fator restritivo a mais no crescimento daqueles que se mantêm associados ao perfilho parental.

Embora a decapitação possa servir de estímulo ao recrutamento de gemas axilares (MURPHY; BRISKE, 1992), a ausência do meristema apical parece não promover maior crescimento nessa categoria, já que houve mais semelhanças do que diferenças entre perfilhos aéreos nos pastos manejados com as metas $IL_{Máx}$ e $IL_{95\%}$. Considerando o meristema apical e o crescimento foliar no perfilho parental como importante força-dreno atuando na produção de assimilados e absorção de nutrientes a partir do sistema radicular, grande parte da capacidade de assimilação de nutrientes é perdida pela decapitação. Nesse caso, a força indutiva na absorção de nutrientes e água do solo passa a ser a atividade associada ao crescimento dos meristemas axilares. Considerando que o colmo principal passa a ser uma estrutura de sustentação e de condução, possíveis restrições na estrutura e organização do sistema vascular podem dificultar a ação direta dessa nova força-dreno de perfilhos aéreos sob o sistema radicular do perfilho parental decapitado. Associado a isso, a interferência intraclonal pode adquirir importância relativa maior, e ambos os fatores condicionarem o menor crescimento de perfilhos aéreos.

A altura pós-pastejo de 35 cm resultou em maior impacto sobre características de crescimento de perfilhos aéreos (TAIF, NFE e NFEx), enquanto maiores variações em perfilhos basais (TAIF, TApF, NFE, NFEx e NFV) foram observadas para a altura pós-pastejo de 45 cm. Pastos manejados com a altura pós-pastejo 35 cm apresentaram maior número de vasos condutores relativamente àqueles manejados a 45 cm (PAIVA, 2013), indicando maior número de perfilhos decapitados e, portanto, as respostas verificadas em perfilhos aéreos refletem a intensa utilização de meristemas axilares como recurso de crescimento para recuperação da área foliar durante a rebrotação sob condições de pastejo severo. Perfilhos aéreos em pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$, mesmo submetidos a maiores severidades de desfolhação (35 cm), apresentaram maior

longevidade (PAIVA, 2013), o que explica o maior NFEx e menor NFE (Tabela 6) relativamente ao manejo com $IL_{Máx}$. Diferenças em características morfogênicas e estruturais de perfilhos basais entre metas de IL pré-pastejo foram acentuadas quando a altura pós-pastejo foi 45 cm, com maiores valores de TAlF, TApF, NFE, NFEx, NFV, CFF e CC registrados para a meta $IL_{Máx}$. As maiores TApF, TAlF e CC indicam uma possível elevação de meristemas apicais nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$. Associadas a essas respostas, houve maior NFE, NFEx e, conseqüentemente, NFV, o que refletiu, basicamente, os maiores períodos de rebrotação para a meta $IL_{Máx}$. Esses resultados, aliados às variações em densidade populacional de perfilhos basais e aéreos apontam para a existência de mecanismos de compensação tamanho-densidade entre metas de IL pré-pastejo e entre classes de perfilhos, hipótese que não é objeto de estudo deste trabalho.

Os resultados deste experimento demonstram que o perfilhamento aéreo consiste em uma resposta adaptativa da planta e tem a função de participar como estrutura adicional no desenvolvimento da área foliar e captação de recursos luminosos, principalmente em situações onde ocorre decapitação do perfilho parental. Esse recurso constitui-se em estratégia essencial ao capim-elefante cv. Napier dada sua característica de alongamento precoce de meristemas apicais. O manejo atua como modulador na intensidade de renovação da população. Em estratégias de manejo cuja interrupção da rebrotação ocorre após o dossel atingir 95% de interceptação luminosa ocorre favorecimento da competição por luz, induzindo o alongamento de colmos e aumentando a probabilidade de decapitação de meristemas apicais, o que estimula o perfilhamento aéreo como estratégia de crescimento. A priorização dessa classe de perfilhos na população, apesar de efetiva para restauração da área foliar dos pastos, pode não resultar em maior produção de forragem, já que estão sujeitos a maiores intensidades de competição, principalmente intraclonal. O fluxo de tecidos mais lento associado à maior relação senescência/crescimento indica menor plasticidade em respostas morfogênicas e estruturais de perfilhos aéreos e, portanto, a principal via de regulação nessa classe pode estar associada a variações no número de indivíduos. Nessa condição, o controle do desenvolvimento e acúmulo de colmos nos pastos seria mais efetivo por meio de redução da intensidade do agente causador da competição por luz, ou seja, ajuste da frequência de pastejo assumindo como meta para controle da interrupção da rebrotação a condição de 95% de interceptação de luz pelo dossel forrageiro.

4.5 Conclusão

Existem diferenças marcantes entre classes de perfilhos quanto a respostas morfogênicas e características estruturais, sendo que perfilhos basais apresentam maior potencial de crescimento que perfilhos aéreos. Ambas as classes conseguem adaptar o fluxo de tecidos às condições de manejo vigentes. Entretanto, a escolha de uma determinada meta deve levar em conta os reflexos sobre a estabilidade e persistência da população e acúmulo de forragem.

Referências

APHALO, P.J.; BALLARÉ, C.L. On the importance of acquiring systems in plant–plant interactions. **Functional Ecology**, London, v. 9, n. 1, p. 5–14, 1995.

BARBERO, L.M. **Respostas morfogênicas e características estruturais do cpaim-mulato submetido a estratégias de pastejo rotativo**. 2011. 112 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.

BECKER, G.F.; BUSSO, C.A.; MONTANI, T. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages: axillary bud viability and growth. **Journal of Arid Environments**, Trelew, v. 35, n. 2, p. 233-250, 1997.

BIRCH, C.P.D.; HUTCHINGS, M.J. Clonal segmentation. The development of physiological independence within stolons of *Glechoma hederacea* L. **Plant Ecology**, Perth, v. 141, p.21-31, 1999.

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. Plant response to defoliation: Morphological considerations and allocation priorities. In: JOSS, P.J.; LYNCH, P.W.; WILLIAMS, O.B. (Ed.). **Rangelands: a resource under siege**. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. p. 425-427,

BRISKE, D.D.; BUTLER, J.T. Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: Interclonal versus intracolonial interference. **Journal of Ecology**, London, v. 77, n. 4, p. 963-974, 1989.

BRISKE, D.D.; RICHARDS, J.H. Physiological responses of individual plants to grazing: current status and ecological significance. In: VAVRA, M.; LAYCOCK, W.A.; PIEPER, R.D. (Ed.). **Ecological implications of livestock herbivory in the West**. Denver: Society for Range Management, 1994. p. 147-176.

BUSSO, C.A.; MUELLER, R.J.; RICHARDS, J.H. Effects of drought and defoliation on bud viability in two caespitose grasses. **Annals of Botany**, Oxford, v. 63, n. 4, p. 477-485, 1989.

BUSSO, C.A.; GITTINS, C.; BECKER, G.F.; GHERMANDI, L. Tiller hierarchy and defoliation frequency determine bud viability in the grass *Poa ligularis*. **Ecological Research**, Kyoto, v. 26, n. 5, p. 985-997, 2011.

CARVALHO, C.A.B.; PACIULLO, D.S.C.; ROSSIELLO, R.O.P.; DERESZ, F. Dinâmica do perfilhamento em capim-elefante sob influência da altura do resíduo pós-pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 1, p. 145-152, 2006.

CASAL, J.J.; SANCHEZ, R.A.; DEREGIBUS, V.A. The effect of plant density on tillering: involvement of r/fr ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 26, n. 4, p. 365-371, 1986.

CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_436.html>. Acesso em: 27 dez. 2012.

COLVILL, K.E.; MARSHALL, C. The patterns of growth, assimilation of ^{14}C , and distribution of ^{14}C -assimilate within vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 99, n. 2, p. 179-190, 1981.

CORSI, M.; Da SILVA, S.C.; FARIA, V.P. Princípios de manejo do capim-elefante sob pastejo. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 19, n. 192, p. 36-43, 1998.

DERNER, J.D.; BRISKE, D.D.; POLLEY, H.W. Tiller organization within the tussock grass *Schizachyrium scoparium*: a field assessment of competition–cooperation tradeoffs. **Botany**, Ottawa, v. 90, n. 8, p. 669-677, 2012.

DIFANTE, G.S.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; DA SILVA, S.C.; EUCLIDES, V.P.B.; ZANINE, A.M.; ADESE, B. Dinâmica do perfilhamento do capim-marandu cultivado em duas alturas e três intervalos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 37, n. 2, p. 189-196, 2008.

DONG, M. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. **Oecologia**, Berlin, v. 101, n. 3, p. 282-288, 1995.

DOUST, A.N. Grass architecture: genetic and environmental control of branching. **Current Opinion in Plant Biology**, Cambridge, v. 10, n. 1, p. 21–25, 2007.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2 ed. Rio de Janeiro, 2006. 306 p.

GIACOMINI, A.A. **Demografia do perfilhamento e produção de forragem em pastos de capim-marandu submetidos a regimes de lotação intermitente por bovinos de corte**. 2007. 175p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.

GILDERSLEEVE, R.R.; OCUMPAUGH, W.R.; QUESENBERRY, K.H.; MOORE, J.E. Mob-grazing of morphologically different *Aeschynomene* species. **Tropical grasslands**, Queensland, v. 21, n. 3, p. 123-132, 1987.

HENDRICKSON, J.R.; BRISKE, D. Axillary bud banks of two semiarid perennial grasses: occurrence, longevity, and contribution to population persistence. **Oecologia**, Berlin, v. 110, n. 4, p. 584-591, 1997.

KEBROM, T.H.; SPIELMEYER, W.; FINNEGAN, E.J. Grasses provide new insights into regulation of shoot branching. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 18, n. 1, p. 41-48, 2013.

KUN, Á.; OBORNI, B. Survival and competition of clonal plant population in spatially and temporally heterogeneous habitat. **Community Ecology**, Budapest, v. 4, n. 1, p. 1-20, 2003.

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

McSTEEN, P. Hormonal regulation of branching in grasses. **Plant Physiology**, Waterbury, v. 149, n. 1, p. 46-55, 2009.

MIGUEL, L.C.; LONGNECKER, N.E.; MA, Q.; OSBORNE, L.; ATKINS, C.A. Branch development in *Lupinus angustifolius* L. I. Not all branches have the same potential growth rate. **Journal of Experimental Botany**, New York, v. 49, n. 320, p. 547-553, 1998.

MURPHY, J.S.; BRISKE, D.D. Regulation of tillering by apical dominance: chronology, interpretative value and current perspectives. **Journal of Range Management**, Wheat Ridge, v. 45, n. 5, p. 419-429, 1992.

PACIULLO, D.S.C.; DERESZ, F.; AROEIRA, L.J.M.; MORENZ, M.J.F.; VERNEQUE, R.S. Morfogênese e acúmulo de biomassa foliar em pastagem de capim-elefante avaliada em diferentes épocas do ano. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 7, p. 881-887, 2003.

PAIVA, A.J. **Dinâmica da população de perfilhos e de touceiras em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo**. 2013. 127 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

PATRICK, J.W. Vascular System of the stem of the wheat plant. I. Mature state. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v.20, n.1, p.49-63, 1972.

PRICE, E.A.C.; MARSHALL, C.; HUTCHINGS, M.J. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea*. I. Patterns of physiological integration. **Journal of Ecology**, London, v. 80, n. 1, p. 25-38, 1992.

SHIMIZU-SATO, S.; MORI, H. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. **Plant Physiology**, Waterbury, v. 127, n. 3, p. 1405-1413, 2001.

SIMONS, R.G.; DAVIES, A.; TROUGHTON, A. The effect of cutting height and mulching on aerial tillering in two contrasting genotypes of perennial ryegrass. **The Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 83, n. 2, p. 267-273, 1974.

SOUSA, B.M.L. **Morfogênese e dinâmica do acúmulo de forragem em pastos de capim-elefante submetidos a estratégias de pastejo rotativo**. 2012. 95 p. Tese (Doutorado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2012.

WAN, C.; SOSEBEE, R.E. Central dieback of the dryland bunchgrass *Eragrostis curvula* (weeping lovegrass) re-examined: the experimental clearance of tussock centres. **Journal of Arid Environments**, Trelew, v. 46, n. 1, p. 69-78, 2000.

WELKER, J.M.; BRISKE, D.D.; WEAVER, R.W. Intracolonial nitrogen allocation in the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* Hubb.: an assessment of the physiological individual. **Functional Ecology**, London, v. 5, n. 3, p. 433-440, 1991.

WELKER, J.M.; RYKIEL JR., E.J.; BRISKE, D.D.; GOESCHEL, J.D. Carbon import among vegetative tillers within two bunchgrasses: assessment with carbon-11 labelling. **Oecologia**, Berlin, v. 67, n. 2, p. 209-212, 1985.

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.

5 COMPONENTES DO ACÚMULO DE FORRAGEM EM CAPIM-ELEFANTE CV. NAPIER SUBMETIDO A ESTRATÉGIAS DE PASTEJO ROTATIVO

Resumo

A produção de forragem é determinada pelo fluxo de tecidos em plantas individuais e pelos padrões de regulação do número de indivíduos da população, os quais atuam de forma conjunta na adaptação do dossel às variações em condições de crescimento e de manejo do pastejo. Baseado na hipótese de que estratégias de pastejo rotativo modificam a proporção entre perfilhos basais e aéreos e, como consequência, o acúmulo de forragem do dossel, o objetivo deste trabalho foi avaliar os componentes do acúmulo de forragem em capim-elefante cv. Napier de janeiro de 2011 a abril de 2012. Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós (alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm) e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz – $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m²) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições. Foram avaliadas as seguintes variáveis-resposta: número de perfilhos aéreos por estrutura de sustentação (basais + vasos condutores) (A/B+VC), taxa de crescimento de folhas (TCF) e de colmos (TCC), taxa de senescência foliar (TSF), taxa de acúmulo líquido de folhas (TAcL) e contribuição de perfilhos basais e aéreos nos fluxos de crescimento e senescência do dossel. Estratégias distintas foram utilizadas pelo capim-elefante em resposta às metas de IL pré-pastejo. Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ apresentaram maior relação A/B+VC, resultando em maior participação de perfilhos aéreos nos fluxos de crescimento e senescência do dossel. Essa estratégia de crescimento resultou em maior TCC e menor TCF e TAcL relativamente aos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$. As metas pós-pastejo afetaram somente a TCC, com maiores valores registrados nos pastos manejados a 35 cm. As metas de IL pré-pastejo possuem papel central na definição dos mecanismos compensatórios determinantes da habilidade competitiva do capim-elefante, expressa principalmente por meio de variações entre classes de perfilhos, e afetam sobremaneira os componentes do acúmulo e a produção total de forragem dos pastos.

Palavras-chave: Acúmulo de colmos; Crescimento foliar; Interceptação luminosa; Manejo do pastejo

Abstract

Herbage accumulation is determined by the tissue turnover on individual plants and by the regulation patterns of the number of individuals in plant population, which act jointly for enabling swards to adapt to variations in growth and management conditions. Based in the hypothesis that rotational grazing strategies change the proportion of basal and aerial tillers and, as a result, sward herbage accumulation, the objective of this experiment was to evaluate the components of herbage accumulation in elephant grass cv. Napier from January 2011 to April 2012. Treatments corresponded to combinations between two post- (post-grazing heights of 35 and 45 cm) and two pre-grazing conditions (95% and maximum canopy light interception during regrowth – $LI_{95\%}$ and $LI_{Máx}$), and were allocated to experimental units (850 m² paddocks) according to a 2x2 factorial arrangement in a randomised complete block design, with four

replications. The following response variables were evaluated: population density of basal (TPDb) and aerial (TPDa) tillers, ratio number of aerial tillers per supporting unit (basal tillers + vascular connections) (A/B+VC), leaf (LGR) and stem (SGR) growth rate, leaf senescence rate (LSR), net leaf accumulation rate (LAR) and contribution of basal and aerial tillers to sward growth and senescence. Swards managed with the $LI_{95\%}$ target had larger TPDb than those managed with the $LI_{Máx}$ target, but no difference was recorded between LI pre-grazing targets for TPDa. The larger A/B+VC ratio recorded on swards managed with the $LI_{Máx}$ target resulted in higher contribution of aerial tillers to growth and senescence of swards. Such growth strategy resulted in higher SGR and lower LGR and LAR on swards managed with the $LI_{Máx}$ target relative to those managed with the $LI_{95\%}$ target. Targets of sward post-grazing height affected LGR during winter and summer II and SGR only, with higher values recorded on swards managed at 35 cm. Targets of LI pre-grazing played a central role in defining the compensatory mechanisms responsible for the competitive ability of plants, which were mainly expressed by variation in the proportion of basal and aerial tillers in tiller population and interfered with the components of herbage accumulation and total herbage yield of swards.

Keywords: Stem accumulation; Leaf growth; Light interception, Grazing management

5.1 Introdução

A produção de forragem é determinada pelo fluxo de tecidos em plantas individuais e pelos padrões de regulação do número de indivíduos na população – aparecimento e morte de perfilhos. Ambos atuam de forma conjunta na adaptação do dossel às variações em condições de crescimento e de manejo do pastejo. O fluxo de tecidos em plantas individuais obedece às prioridades de alocação de assimilados, de forma que o principal dreno na fase vegetativa são os meristemas foliares, cujos padrões de crescimento são governados pela morfogênese (LEMAIRE; AGNUSDEI, 2000). A população, por sua vez, é composta de indivíduos que interagem entre si e são afetados por e reagem a condições e mudanças no ambiente, modificando sua forma e função (LEMAIRE, 2001), caracterizando um ciclo contínuo de interações. Nessa comunidade, a população é composta por perfilhos basais e aqueles provenientes da ativação e desenvolvimento de gemas laterais ou axilares, os perfilhos aéreos (LANGER, 1970). Em gramíneas formadoras de touceiras, a integração entre perfilhos aéreos e o perfilho de origem ou perfilho “parental” resulta nas chamadas unidades fisiológicas integradas (UFI's), as quais possuem autonomia em termos de compartilhamento e alocação de assimilados entre indivíduos (WATSON; CASPER, 1984). Essa autonomia é determinada pelas conexões vasculares e sistema radicular comum entre plantas em

cada UFI, onde os recursos parecem ser disponibilizados de forma a manter indivíduos com potenciais de crescimento semelhantes (DERNER; BRISKE; POLLEY, 2012).

Para Lemaire e Chapman (1996) as respostas das plantas aos distúrbios promovidos pela desfolhação podem ser entendidas como forma de restabelecer e manter padrões “homeostáticos” de crescimento, segundo os quais todos os recursos são utilizados buscando um caminho ótimo para o crescimento da planta. Nesse sentido, os mecanismos de recuperação da superfície fotossintética podem envolver aumento no número de UFI's ou aumento no número de perfilhos por UFI (DERNER; BRISKE; POLLEY, 2012). A importância relativa de um ou outro mecanismo como estratégia de recuperação da área foliar parece estar ligada a fatores de meio e de manejo, os quais modificam as relações luminosas no dossel ou de dominância apical e, consequentemente, entre drenos na planta, atuando sobre a ativação de gemas axilares (MURPHY; BRISKE, 1992). Estratégias de desfolhação que favorecem a decapitação de meristemas apicais, tais como períodos de descanso muito longos associados ou não a pastejos severos podem favorecer o aumento do número de indivíduos por UFI na medida em que propiciam maior competição por recursos luminosos (CASAL; SANCHEZ; DEREGIBUS, 1986). Nessa situação, os processos de alongamento de colmos e maior deposição de material senescente no centro e base das touceiras (WAN; SOSEBEE; 2002) favoreceriam a ativação de meristemas axilares em detrimento da formação e desenvolvimento de perfilhos basais.

Trabalhos desenvolvidos com *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk sob lotação contínua demonstraram que, embora geneticamente semelhantes, em função da dependência estrutural e características de compartilhamento de recursos pelos indivíduos dentro das UFI's, perfilhos basais e aéreos possuem características morfológicas, potencial de crescimento e padrões de reposição na população distintos (SANTOS et al., 2010), o que pode resultar em variações no fluxo de tecidos foliares e senescência do dossel e interferir sobre o acúmulo total e líquido de forragem. Segundo Eissenstat e Caldwell (1987), espécies cespitosas, embora possam apresentar características semelhantes em termos de padrões fenológicos e de alocação de biomassa, eficiência no uso de água e de nutrientes, padrões sazonais de perfilhamento e captura de recursos luminosos, podem diferir de forma significativa quanto à habilidade competitiva segundo a velocidade e a forma de ocupação do espaço após determinado distúrbio. Nesse sentido, espécies ou estratégias de manejo que propiciam o estabelecimento de maior número de UFI's em detrimento do número de indivíduos por

UFI poderiam resultar em aumento da capacidade de ocupação do espaço (reduzindo o risco potencial de erosão e ocupação por espécies indesejáveis), maior eficiência na captação de recursos do solo via sistema radicular, menor competição entre indivíduos dentro das UFI's (DERNER; BRISKE; POLLEY, 2012) e, portanto, maior acúmulo de forragem.

O capim-elefante é uma espécie cespitosa, cujos colmos eretos formam touceiras bem definidas (ALCÂNTARA; BUFARAH, 1983). O abundante perfilhamento e a expressividade na participação de perfilhos aéreos (CORSI; DA SILVA; FARIA, 1996) sugere que o manejo do pastejo imposto a essa planta afeta de forma marcante sua dinâmica de crescimento e acúmulo de forragem na medida em que interfere sobre processos regulatórios em nível de UFI. Embora amplamente conhecido pelo elevado potencial produtivo, os componentes e estratégias de crescimento predominantes no capim-elefante são ainda desconhecidos.

Com base no exposto, os objetivos deste experimento foram:

- 1) Descrever as variações entre o número de perfilhos aéreos por estrutura de sustentação (perfilhos basais + vasos condutores) em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo;
- 2) Determinar a importância relativa dessas classes de perfilhos para o crescimento de folhas e de colmos, senescência foliar e acúmulo líquido de forragem do capim-elefante cv. Napier.

5.2 Material e Métodos

O experimento foi conduzido no sistema de produção de leite do Centro de Treinamento de Recursos Humanos (CTRH) do Departamento de Zootecnia da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, pertencente à Universidade de São Paulo. A referida área está situada no município de Piracicaba, SP, sob as coordenadas geográficas aproximadas de 22°43' de latitude Sul, 47°25' de longitude Oeste e 554m de altitude (CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA, 2012).

A espécie estudada foi o *Pennisetum purpureum* Schum. cv. Napier, em uma área estabelecida originalmente em 1970 que, desde sua implantação, foi utilizada sob pastejo rotativo com vacas leiteiras. O relevo da área experimental caracteriza-se como levemente ondulado e o solo corresponde a um Nitossolo Vermelho Eutroférico

(EMBRAPA, 2006), de elevada fertilidade, com as seguintes características químicas na camada 0-20 cm: pH CaCl_2 : 5,9; matéria orgânica = $54,9 \text{ g.dm}^{-3}$; P (resina trocadora de íons) = $29,43 \text{ mg.dm}^{-3}$; Ca = $117,5 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; Mg = $35,62 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; K = $3,4 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; H + Al = $53,93 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; soma de bases = $148,91 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; capacidade de troca catiônica = $190,63 \text{ mmolc.dm}^{-3}$; saturação por bases = 82%. O clima da região é classificado como Cwa, mesotérmico úmido, subtropical de inverno seco, conforme classificação de Koppen.

O experimento iniciou-se em janeiro de 2011 após pastejo seguido de roçada de uniformização a 35 cm em janeiro de 2011 e foi conduzido até abril de 2012. As avaliações foram agrupadas em seis épocas do ano definidas da seguinte maneira: verão I (janeiro a março de 2011), outono (abril a junho de 2011), inverno (julho a setembro de 2011), início de primavera (outubro a meados de novembro de 2011), final de primavera (meados de novembro a dezembro de 2011) e verão II (janeiro a abril de 2012). Os tratamentos corresponderam a combinações entre duas condições pós (alturas pós-pastejo de 35 e 45 cm) e duas condições pré-pastejo (95% e máxima interceptação de luz pelo dossel forrageiro – $IL_{95\%}$ e $IL_{\text{Máx.}}$) e foram alocados às unidades experimentais (piquetes de 850 m^2) segundo arranjo fatorial 2x2 e delineamento de blocos completos casualizados, com quatro repetições.

Na primeira estação de crescimento, de janeiro a abril de 2011, foram aplicados 250 kg/ha de N, sendo 80 kg/ha aplicados logo após a roçada de uniformização e o restante dividido durante o período de crescimento. Na segunda estação de crescimento, de novembro de 2011 a março de 2012, foram aplicados 300 kg/ha de N, divididos ao longo do período de crescimento. As adubações foram realizadas sempre na condição pós-pastejo. Como o intervalo de pastejo não era fixo (forma como os tratamentos foram definidos), a quantidade de N aplicada em cada piquete foi dividida por ciclo de pastejo, sendo proporcional ao período de descanso ocorrido em cada unidade experimental, de forma que, no final do experimento, todos os piquetes recebessem a mesma quantidade de N. Em todas as adubações foi utilizada a fórmula 20-0-10 (N- P_2O_5 -K $_2\text{O}$).

Por ocasião do primeiro pastejo, o monitoramento da interceptação luminosa durante a rebrotação foi realizado semanalmente até que fossem atingidos 90% de interceptação de luz. A partir desse ponto as avaliações foram realizadas a cada dois dias como forma de assegurar que as metas de 95% ($IL_{95\%}$) e máxima interceptação de luz ($IL_{\text{Máx}}$) fossem atingidas com precisão. Definiu-se como $IL_{\text{Máx}}$ o valor obtido a partir

de duas leituras consecutivas iguais, que correspondeu ao valor médio de 98%. Para a meta $IL_{95\%}$ associada às alturas pós-pastejo 35 e 45 cm os valores efetivos de IL pré-pastejo foram 95,4 e 95,6%, respectivamente. Para a meta $IL_{Máx}$ os valores correspondentes foram 98,4 e 98,2%, respectivamente. Essas avaliações foram realizadas com aparelho analisador de dossel marca LI-COR modelo LAI 2000 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, EUA). Foram utilizadas seis estações de leitura (amostragem) por piquete, compostas de cinco leituras no nível do solo e uma leitura correspondente acima do nível do dossel em cada estação, totalizando 30 leituras por unidade experimental. Como padrão, foram adotadas leituras no espaço entre touceiras, sendo as estações de leitura escolhidas de forma a representar a variação (altura e espaço entre touceiras) dos piquetes.

A altura do dossel foi determinada utilizando-se bastão graduado, com o qual foram realizadas 80 leituras em cada unidade experimental, tomadas ao longo de quatro linhas transectas (20 pontos por transecta) em formato de zig-zag. A altura de cada ponto correspondeu à altura média do dossel em torno do bastão (plano de visão), e a média dos 80 pontos correspondeu à altura média da unidade experimental (piquete). Para as metas de alturas pós-pastejo, as alturas efetivas observadas no campo foram dependentes da meta pré-pastejo utilizada (Capítulo 1), sendo que nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ os valores ficaram acima do planejado durante todo o período experimental. Os pastejos foram realizados por vacas leiteiras, secas ou em lactação, ou novilhas, sendo o número de animais dimensionado para que o rebaixamento dos pastos ocorresse em período não superior a um dia de ocupação (pastejos diurnos) utilizando-se a técnica de “*mob grazing*” (GILDERSLEEVE et al., 1987). O número médio de ciclos de pastejo do período experimental foi 12,7 para o tratamento 95/35, 13,5 para o 95/45, 8,7 para o 100/35 e 9,5 para o 100/45. O intervalo médio de pastejo em cada época do ano está descrito na Tabela 1.

Tabela 1 – Intervalo médio de pastejo em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

Altura pós pastejo (cm)	IL _{95%}	IL _{Máx}
Verão I		
35	20	29
45	17	26
Outono		
35	36	48
45	33	38
Inverno		
35	46	70
45	52	72
Início de Primavera		
35	27	31
45	24	34
Final de Primavera		
35	22	30
45	20	28
Verão II		
35	25	35
45	22	31

O acúmulo de forragem foi calculado com base nos resultados das avaliações das características morfogênicas e estruturais realizadas em perfilhos individualmente marcados em seis touceiras por unidade experimental, representativas da condição média do piquete (avaliação visual da altura e perímetro das touceiras) por ocasião da marcação. Em cada touceira foram selecionados cinco perfilhos, sendo no mínimo dois basais, e identificados por meio de anel plástico (BIRCHAM; HODGSON, 1983). Buscou-se representar a condição média da touceira selecionando-se perfilhos tanto do perímetro quanto do interior (WAN; SOSEBEE, 2000). Foram selecionados 30 perfilhos por unidade experimental, totalizando 120 perfilhos marcados por tratamento. Ao final de cada ciclo de coleta de dados, correspondente ao período de rebrotação, os perfilhos marcados foram cortados e as estruturas mensuradas quanto ao seu comprimento e separadas segundo a classe de perfilho (basal ou aéreo) nos seguintes componentes morfológicos: folhas em expansão, folhas maduras (folhas expandidas + folhas senescentes) e colmos. Os componentes morfológicos separados foram secos em estufa de circulação forçada de ar a 65°C até massa constante. Após mensuração da massa seca, um fator de conversão (FC) entre comprimento e massa (g/cm) era obtido por meio do quociente entre a massa total de cada componente morfológico (g) e o comprimento total correspondente (cm). Para a avaliação da dinâmica do acúmulo de forragem foram utilizadas as variações em comprimento de cada lâmina foliar e dos colmos ao longo de cada período de avaliação. Variações positivas em comprimento

tanto de folhas como de colmos permitiram o cálculo das taxas de alongamento de folhas e de colmos, respectivamente. Já as variações negativas no comprimento de folhas permitiram o cálculo das taxas de senescência, todas em cm/perfilho.dia. Os valores de taxa de alongamento e senescência (cm/perfilho.dia) foram convertidos para kg MS/ha.dia por meio de multiplicação pelos fatores de correção (FC) gerados para cada componente em cada classe de perfilho (FC de folhas em expansão para o cálculo do crescimento foliar, FC de folhas maduras para o cálculo da senescência e FC de colmos para a taxa de crescimento de colmos) e pelos valores correspondentes de densidade populacional de perfilhos (DPP) (BIRCHAM; HODGSON, 1983). Esta foi determinada por meio da contagem do total de perfilhos existentes no interior de três armações metálicas de 0,75 x 1,25 m posicionadas em pontos representativos da condição média do piquete no momento da avaliação (avaliação visual de massa de forragem e altura). Durante cada procedimento de contagem, realizado sistematicamente nas condições pós-pastejo, intermediária (IL média entre o pré- e o pós-pastejo do ciclo anterior) e pré-pastejo, foram contabilizados os perfilhos basais e aéreos contidos no interior do retângulo (PAIVA, 2013), os quais foram utilizados para o cálculo dos valores médios de DPP de cada categoria. Dessa maneira, as taxas de alongamento de folhas e de colmos e de senescência foliar foram transformadas nas taxas de crescimento de folhas, de colmos e de senescência foliar do dossel (kg MS/ha.dia). A participação relativa de perfilhos basais e aéreos foi calculada pela relação entre as taxas dos processos em cada classe de perfilho divididas pelas taxas calculadas para o dossel. A taxa de acúmulo líquido foi calculada como a diferença entre as taxas de crescimento e de senescência foliar.

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando-se o PROC MIXED do pacote estatístico SAS® (*Statistical Analysis System*), versão 8.2 para Windows®. Todos os conjuntos de dados foram testados quanto à normalidade da distribuição dos erros e homogeneidade de variâncias. Em alguns casos houve a necessidade de transformação, a qual foi feita de acordo com indicação sugerida pelo SAS®. A escolha da matriz de variância e de covariância foi feita utilizando-se o Critério de Informação de Akaike (WOLFINGER, 1993) e a análise de variância feita com base nas seguintes causas de variação: interceptação de luz pré-pastejo, altura pós-pastejo, época do ano e as interações entre elas. Os efeitos de interceptação de luz pré-pastejo, altura pós-pastejo, época do ano e suas interações foram considerados fixos e o efeito de blocos foi considerado aleatório (LITTEL et al., 1996). As médias dos tratamentos foram

estimadas utilizando-se o “LSMEANS” e a comparação entre elas, quando necessária, realizada por meio do teste “t” de “Student” e nível de significância de 5%.

5.3 Resultados

Relação entre perfilhos basais e aéreos na densidade populacional:

De forma geral, a relação entre o número de perfilhos aéreos por estrutura de sustentação (perfilhos basais e vasos condutores, A/B+VC) seguiu um padrão semelhante de variação entre metas pré-pastejo ao longo do ano, com maiores valores registrados no outono e no inverno e menores no início e final de primavera. Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ apresentaram maior número de perfilhos aéreos por estrutura de sustentação que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ a partir do outono, situação que foi mantida ao longo do restante do período experimental (Figura 1).

Figura 1 – Relação entre perfilhos aéreos e estruturas de sustentação (perfilhos basais + vasos condutores) em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo de janeiro de 2011 a abril de 2012

Componentes do acúmulo total e acúmulo líquido de forragem:

A taxa de crescimento de folhas (TCF, em kg MS/ha.dia) variou com a interceptação luminosa ($P=0,0003$), altura pós-pastejo ($P=0,0218$), época do ano ($P<0,0001$) e com as interações interceptação luminosa x época do ano ($P<0,0001$) e altura pós-pastejo x época do ano ($P=0,0469$). De forma geral, menores valores foram registrados no outono e inverno e maiores no início e final de primavera para ambas as metas de IL pré-pastejo. Houve diferenças entre metas de IL pré-pastejo no verão I, final de primavera e verão II, com maiores valores registrados nos pastos manejados com a meta IL_{95%}. Com relação às alturas pós-pastejo, padrão semelhante de variação em TCF foi registrado ao longo do ano, com menores valores registrados no outono, seguidos daqueles de inverno. Diferenças entre metas de altura pós-pastejo foram verificadas somente no inverno e verão II, épocas em que pastos manejados a 35 cm apresentaram maior TCF que pastos manejados a 45 cm.

A taxa de crescimento de colmos (TCC, em kg MS/ha.dia) variou com a interceptação luminosa ($P=0,0005$), altura pós-pastejo ($P=0,043$), época do ano ($P<0,0001$) e com a interação interceptação luminosa x época do ano ($P=0,0124$). Menores valores de TCC foram registrados no inverno para ambas as metas de IL pré-pastejo avaliadas, sendo que diferenças entre metas de IL pré-pastejo foram registradas somente no início de primavera e verão II, épocas em que maiores valores foram registrados nos pastos manejados com a meta IL_{Máx} relativamente àqueles manejados com a meta IL_{95%}. De forma geral, pastos manejados com a altura pós-pastejo 35 cm apresentaram valores de TCC cerca de 25% superiores que pastos manejados com a altura pós-pastejo 45 cm ($91,4 \pm 6,89$ e $73,1 \pm 6,89$ kg MS/ha.dia para as alturas de 35 e 45 cm, respectivamente).

A taxa de senescência de folhas (TSF, em kg MS/ha.dia) variou com a época do ano ($P<0,0001$) e com a interação interceptação luminosa x época do ano ($P=0,0041$). De forma geral, a TSF seguiu um padrão de variação semelhante entre metas pré-pastejo ao longo do ano, com maiores valores registrados no outono e menores nas demais épocas do ano. Diferenças entre metas de IL pré-pastejo foram verificadas apenas no inverno, época em que pastos manejados com a meta IL_{95%} apresentaram menores valores que pastos manejados com a meta IL_{Máx}.

Tabela 2 – Taxas de crescimento de folhas, de colmos, senescência foliar e acúmulo líquido de folhas de capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo caracterizadas pelas metas pré-pastejo de 95% e máxima interceptação de luz de janeiro de 2011 a abril de 2012

Metas pré-pastejo	Verão I	Outono	Inverno	Início de Primavera	Final de Primavera	Verão II
Taxa de crescimento de folhas (kg/ha.dia MS)						
IL_{95%}	207,9 Ac (61/39) ¹	43,8 Ae (32/68)	66,4 Ad (60/40)	271,8 Aab (83/17)	263,0 Aa (67/33)	231,3 Abc (51/49)
IL_{Máx}	145,8 Bc (71/29)	42,5 Ae (28/72)	63,8 Ad (47/53)	230,1 Aa (74/26)	196,7 Bab (58/42)	176,3 Bb (35/65)
EPM	14,20	7,23	6,46	24,80	14,46	6,73
Taxa de crescimento de colmos (kg/ha.dia MS)						
IL_{95%}	72,8 Abc (79/21)	67,4 Abc (38/62)	14,9 Ad (81/19)	46,0 Bc (95/5)	80,3 Aab (77/23)	105,1 Ba (67/33)
IL_{Máx}	101,6 Abc (89/11)	89,2 Ab (40/60)	22,4 Ad (77/23)	129,4 Aab (87/13)	101,5 Abc (71/29)	156,5 Aa (53/47)
EPM	15,08	10,66	5,94	16,54	9,5	12,72
Taxa de senescência foliar (kg/ha.dia MS)						
IL_{95%}	46,0 Ac (50/50)	259,1 Aa (31/69)	31,3 Bd (48/52)	54,4 Ac (72/28)	66,8 Ab (64/36)	54,5 Abc (51/49)
IL_{Máx}	53,0 Abc (51/49)	318,9 Aa (26/74)	45,3 Ac (39/61)	66,4 Ab (62/38)	54,2 Ac (44/56)	54,8 Abc (30/70)
EPM	4,06	27,36	3,34	6,87	7,17	6,26

¹ Números entre parênteses representam a porcentagem de perfilhos basais/ aéreos para os fluxos de tecidos do dossel; ^{Aa} Letras distintas, maiúsculas nas colunas e minúsculas nas linhas, diferem entre si ($P < 0,05$)

A contribuição das classes de perfilhos para o crescimento de folhas, colmos e senescência foliar está expressa na Tabela 2. Com exceção do outono, época em que perfilhos aéreos contribuíram com cerca de 70% do crescimento de folhas, perfilhos basais apresentaram a maior contribuição para o crescimento de folhas em ambas as metas de IL pré-pastejo avaliadas. No verão I, período de implantação dos tratamentos, perfilhos aéreos contribuíram proporcionalmente mais nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ relativamente àqueles manejados com a meta $IL_{Máx}$. Entretanto, a partir do inverno até o final do período experimental, maior contribuição de perfilhos aéreos foi verificada nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ relativamente ao manejo com $IL_{95\%}$. De maneira geral, perfilhos basais contribuíram de forma marcante para o crescimento de colmos em ambas as metas de IL pré-pastejo, exceto no outono, época em que cerca de 60% das TCC foram provenientes de perfilhos aéreos. Diferenças entre metas de IL pré-pastejo para a mesma classe de perfilhos foram verificadas no verão I, época em que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ apresentaram maior contribuição de aéreos que pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ (21,4 e 10,9%, respectivamente), e no verão II, época em que ocorreu o inverso, com perfilhos aéreos contribuindo com 32,6 e 47,4% do crescimento de colmos nos pastos manejados com as metas $IL_{95\%}$ e $IL_{Máx}$, respectivamente. O fluxo de senescência foliar foi essencialmente proveniente de perfilhos basais a partir do início de primavera nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$. Em pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ houve maior participação de perfilhos aéreos no fluxo de senescência, exceto no início de primavera, época em que perfilhos basais contribuíram com 62,1%. No outono, cerca de 70% da senescência foi proveniente de perfilhos aéreos, independentemente da meta de IL pré-pastejo avaliada.

A taxa de acúmulo líquido de folhas (TAcL, kg MS/ha.dia) variou com a interceptação luminosa ($P<0,0001$), época do ano ($P<0,0001$) e com a interação interceptação luminosa x época do ano ($P=0,028$). De forma geral, o padrão de variação em TAcL foi semelhante para as metas de IL pré-pastejo, com menores valores registrados no outono, seguidos por aqueles de inverno. Com exceção do outono, época em que não houve diferença entre metas de IL pré-pastejo, nas demais estações maiores valores foram registrados nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ (Figura 2).

^{Aa} Letras maiúsculas comparam médias de época do ano dentro de metas de IL
 Letras minúsculas comparam médias de metas de IL dentro de época do ano

Figura 2 – Taxa de acúmulo líquido de folhas (kg MS/ha.dia) em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo caracterizadas pelas metas pré-pastejo de 95% e máxima interceptação luminosa de janeiro de 2011 a abril de 2012

5.4 Discussão

Estratégias distintas de crescimento/desenvolvimento foram utilizadas pelo capim-elefante cv. Napier em resposta às metas de IL pré-pastejo. Mecanismos plásticos de adaptação as condições de competição impostas por longos períodos de rebrotação, representados pela meta $IL_{Máx}$, alteraram os componentes do acúmulo de forragem, resultando em impactos negativos sobre o acúmulo líquido de folhas. As consequências da mudança em estratégias de crescimento são discutidas e indicam que as relações entre indivíduos imposta pelas estratégias de manejo do pastejo são um fator chave para maximização da produção de forragem.

Espécies formadoras de touceiras são produto de um crescimento modular clonal no qual seus perfilhos estão arrançados segundo uma organização compacta (DERNER; BRISKE, 1998) em função do pequeno espaço entre meristemas e o frequente recrutamento de plantas a partir de meristemas axilares (HUBER-SANNWALD; PYKE; CALDWELL, 1996). Esse padrão de organização morfológica cujas subunidades em conjunto funcionam

como estruturas semiautônomas quanto à assimilação, distribuição e utilização de carbono, padrões de transporte e utilização de nutrientes minerais e hormônios (WATSON; CASPER, 1984) caracteriza uma unidade fisiológica integrada (UFI). Em algumas espécies, gerações sucessivas pertencentes à mesma UFI trabalham de forma cooperativa quanto à utilização e alocação de recursos, enquanto relações de competição operam entre UFI's dentro de uma mesma touceira (MARSHALL, 1996). Dessa forma, cada UFI possui certa autonomia em termos de reações aos estímulos ambientais locais (VUORISALO; HUTCHINGS, 1996), o que fornece à comunidade vegetal grande plasticidade tanto no que se refere ao arranjo estrutural dos componentes morfológicos ao longo do perfil vertical do dossel quanto ao potencial de exploração de nutrientes e capacidade de ocupação da superfície do solo (DERNER; BRISKE, 1998). Embora as estratégias utilizadas pelas plantas sejam resultado de um programa de desenvolvimento sequencial determinado geneticamente (VUORISALO; HUTCHINGS, 1996), modificações na estratégia de crescimento de uma mesma espécie ao longo do processo de desenvolvimento (HARTNETT; BAZZAZ, 1983) ou em relação a variações nos fatores de meio e de manejo (VUORISALO; HUTCHINGS, 1996) podem ser um fator-chave no sucesso de estabelecimento e persistência para determinadas plantas.

Neste experimento, estratégias distintas de crescimento/desenvolvimento foram utilizadas pelo capim-elefante cv. Napier em resposta às metas de IL pré-pastejo, com pouca influência das alturas pós-pastejo avaliadas (Figura 1). Pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ apresentaram maior relação aéreas/(basais+vasos condutores) que pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$, comportamento certamente mediado pela competição por recursos luminosos decorrentes do maior período de rebrotação e altura dos pastos sob aquelas condições de manejo. Rego et al. (2002) demonstraram que o aumento da altura pré-pastejo, como resultado de longos períodos de descanso, promove a elevação do meristema apical, aumento do número de nós e da distância entre-nós em *Panicum maximum* cv. Tanzânia. Dessa forma, o intenso alongamento de colmos favorece a decapitação de meristemas apicais pela desfolhação, o que, associado à maior deposição de material morto no centro e na base das touceiras (Figura 3) nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, parece favorecer o recrutamento de perfilhos a partir de meristemas axilares (perfilhos aéreos) em detrimento daqueles provenientes de gemas basais (perfilhos basais). A maior deposição de material morto nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ foi reportada por Carnevalli et al. (2006) em pastos de *Panicum maximum* cv. Mombaça em experimento utilizando protocolo experimental análogo,

e foi atribuída ao material senescente acumulado durante o período de rebrotação e aos danos físicos e rejeição de forragem durante o processo de pastejo.

Figura 3 – Condição pós-pastejo em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo caracterizadas pelas metas pré-pastejo de 95% (A) e máxima interceptação de luz (B), com destaque para a quantidade de material perdido durante o processo de pastejo nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ (C)

Perfilhos aéreos são caracterizados pela dependência da estrutura de suporte, o colmo, e do sistema radicular para aquisição de água e nutrientes do solo a partir de suas gerações parentais (MARSHALL, 1996; VUORISALO; HUTCHINGS, 1996) e, nesse contexto, a ativação e desenvolvimento de gemas axilares caracteriza uma estratégia de crescimento semelhante àquela baseada no aumento do número de indivíduos por UFI (DERNER; BRISKE; POLLY, 2012). Gold e Caldwell (1990) demonstraram que após desfolhação modificações em características fisiológicas dos indivíduos, como o aumento em taxas fotossintéticas, operam de forma conjunta com o rearranjo na estrutura do dossel, como a modificação do ângulo das estruturas foliares remanescentes, para a maximização do ganho de carbono para a planta como um todo. Indivíduos da comunidade vegetal são sensíveis a variações nas condições microclimáticas a que estão submetidos e, portanto, são hábeis em desencadear respostas que maximizem a exploração de “*patches*” de nutrientes no solo ou de recursos luminosos ao longo do perfil vertical e/ou horizontal do dossel (STUEFER, 1998). A elevação da altura pós-pastejo mantém os meristemas axilares em horizontes com melhor disponibilidade luminosa e, portanto, o recrutamento de perfilhos aéreos consiste em recurso de crescimento mais eficiente para a recuperação da superfície fotossintética após desfolhação nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, indicando uma estratégia de maximização na ocupação da estrutura vertical do dossel, uma vez que a expansão horizontal via ocupação da superfície do solo pelo desenvolvimento de perfilhos basais é restrita. Embora essa estratégia possa conferir vantagens no crescimento inicial dos pastos, a maior relação

senescência:crescimento registrada nos perfilhos aéreos relativamente aos perfilhos basais demonstra maior susceptibilidade à competição nessa classe, particularmente quando associados a maiores períodos de rebrotação (Tabela 3).

Tabela 3 – Relação senescência:crescimento em perfilhos basais, aéreos e do dossel em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo caracterizadas pelas metas pré-pastejo de 95% e máxima interceptação de luz de janeiro de 2011 a abril de 2012

Época do ano	Basais		Aéreos		Dossel	
	IL _{95%}	IL _{Max}	IL _{95%}	IL _{Max}	IL _{95%}	IL _{Max}
Verão I	0,18	0,28	0,29	0,68	0,22	0,40
Outono	6,33	7,52	6,58	8,22	6,40	7,95
Inverno	0,40	0,67	0,70	0,84	0,50	0,75
Início Primavera	0,19	0,29	0,37	0,50	0,22	0,34
Final Primavera	0,24	0,21	0,29	0,37	0,25	0,28
Verão II	0,24	0,26	0,24	0,34	0,24	0,31

Pastos manejados com a meta IL_{95%} também utilizaram o perfilhamento aéreo como mecanismo de crescimento. Entretanto, remoções frequentes da área foliar, como as ocorridas sob essa condição de manejo, diminuem a intensidade da competição por recursos luminosos, resultando em menor alongamento de colmos. Esse manejo parece promover a decapitação gradual de meristemas apicais em perfilhos basais ao longo da estação de crescimento que, associada à menor deposição de material morto na base dos pastos (Figura 3), favorece a produção de perfilhos basais e reposição das UFI's, caracterizando uma estratégia de crescimento semelhante àquela baseada no aumento do número de UFI's na área. Esse fato é corroborado pela menor relação aéreos/(basais+vasos condutores) (Figura 1) e maior proporção de perfilhos basais no fluxo de tecidos, garantindo a maximização do crescimento e resultando em maior acúmulo líquido de folhas (Figura 2).

No outono e inverno, independentemente das metas pré- e pós-pastejo avaliadas, as taxas de crescimento de folhas e de colmos diminuíram, enquanto as taxas de senescência aumentaram, resultando em menores valores de acúmulo líquido de folhas comparativamente às demais épocas do ano, e expressam as restrições em temperatura e precipitação comuns naquela época do ano (Figura 1 – capítulo 1). No outono padrões singulares entre as proporções de perfilhos basais e aéreos foram registrados. Perfilhos aéreos contribuíram com mais de 60% nos fluxos de crescimento e senescência de folhas e crescimento de colmos para ambas as metas pré-pastejo avaliadas. Essa época do ano corresponde ao período de

florescimento da planta e, portanto, indica mudanças no padrão de crescimento com vistas ao desenvolvimento reprodutivo. Em pastos de capim-elefante tais mudanças são desencadeadas pela percepção da diminuição do fotoperíodo, embora variações em temperatura e padrões sazonais de precipitação possam atuar concomitantemente como moduladores das mudanças entre fase vegetativa e reprodutiva em gramíneas (COLASANTI; CONEVA, 2009). O capim-elefante é considerado uma planta de dias curtos, com fotoperíodo crítico entre 12 e 15 horas, condições essas atendidas entre os meses de abril a maio (outono). A fase reprodutiva é caracterizada por uma sequência de alterações no programa de desenvolvimento da planta, as quais incluem mudanças nas relações fonte:dreno e partição de assimilados entre órgãos, alterações na forma e anatomia das folhas (SYLVESTER et al., 2001) e nos padrões de perfilhamento. Segundo Colasanti e Coneva (2009), embora o efeito de fatores ambientais e mecanismos fisiológicos e genéticos sejam amplamente estudados em cereais, as gramíneas forrageiras possuem mecanismos únicos de regulação do florescimento. As modificações estruturais ocorrem principalmente no meristema apical, contudo a percepção ambiental e os mecanismos hormonais de sinalização, em muitos casos, originam-se a partir de órgãos vegetativos, principalmente folhas e colmos (COLASANTI; CONEVA, 2009). As estruturas reprodutivas são consideradas drenos fortes de assimilados e atuam inibindo o desenvolvimento de gemas axilares por meio da dominância apical em muitas espécies. Nesse sentido, a ativação e desenvolvimento de gemas axilares são normalmente inibidos na maioria das gramíneas. Entretanto McWilliam (1968) comentou que a inibição correlativa pelo meristema apical é perdida imediatamente após a antese. Isso implica que se os mecanismos hormonais de sinalização do período reprodutivo são mantidos ativos (baixa relação auxina/citocinina e manutenção dos níveis de ácido giberélico), o rápido crescimento de perfilhos a partir de gemas axilares pode ocorrer. Segundo McWilliam (1968), gramíneas anuais e perenes do gênero *Phalaris* possuem mecanismos distintos de crescimento e persistência. Espécies anuais conseguem utilizar o perfilhamento aéreo como mecanismo de maximização do desempenho reprodutivo. A perda da dominância apical após antese favorece a ativação das gemas axilares, as quais alongam rapidamente e florescem. Gramíneas perenes daquela espécie, por sua vez, utilizam gemas axilares como mecanismo de regeneração da população e recuperação do dossel na estação de crescimento seguinte e, portanto, tais gemas permanecem dormentes durante o período reprodutivo. Esses mecanismos de resposta são pouco explorados e não são descritos em gramíneas tropicais. Em pastos de capim-elefante,

entretanto, o perfilhamento aéreo consiste em importante estratégia de regeneração da superfície fotossintetizante durante o período reprodutivo (Figura 1 e Tabela 2).

As TCF mantiveram-se baixas durante o inverno e as TCC e TSF foram as menores registradas no período experimental para ambas as metas pré-pastejo avaliadas. Embora o fluxo de tecidos seja baixo, as maiores densidades populacionais de perfilhos foram observadas nessa época (PAIVA, 2013). Perfilhos aéreos mantiveram maior contribuição para os fluxos de crescimento e senescência de folhas nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ relativamente àqueles manejados com a meta $IL_{95\%}$ (Tabela 2). Trabalhos conduzidos com *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk (MORAIS et al., 2006) e capim-mombaça (CARNEVALLI, 2003) demonstraram diminuição no número total de perfilhos nessas épocas do ano. Dessa forma, pode-se inferir que o aumento no número de perfilhos aéreos é uma particularidade da espécie vegetal como mecanismo evolutivo ou resposta plástica às condições ambientais vigentes.

O aumento da precipitação e da temperatura (Figura 1 – Capítulo 1) favoreceu a recuperação do dossel no início de primavera. Essa época do ano foi caracterizada pelo reestabelecimento da população de perfilhos (PAIVA, 2013) e, portanto, as respostas obtidas são determinantes da persistência e produtividade do dossel nas estações de crescimento seguintes. As taxas de crescimento de folhas passaram de 65 kg MS/ha.dia no inverno para 250 kg MS/ha.dia no início de primavera. Perfilhos basais contribuíram de forma marcante para o fluxo de tecidos em ambas as metas de IL pré-pastejo e consistiram no principal componente do crescimento nessa época do ano. A proporção de perfilhos basais para a TCF foi maior nos pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ relativamente àqueles manejados com a meta $IL_{Máx}$, com valores de 82,6 e 73,8%, respectivamente. Da mesma forma, as taxas de acúmulo de colmos aumentaram, sendo que perfilhos basais contribuíram com mais de 85% das TCC dos pastos. Grandes diferenças em TCC entre metas de IL pré-pastejo foram registradas nessa época do ano, com valores 2,8 vezes superiores nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$, refletindo, basicamente, os maiores períodos de rebrotação e a competição por recursos luminosos induzindo o alongamento de colmos em dosséis mantidos sob aquela condição de manejo. Como mecanismo de adaptação e em função da maior remoção de meristemas apicais com a desfolhação, perfilhos aéreos passam a contribuir proporcionalmente mais para o acúmulo de tecidos foliares nos pastos manejados com meta $IL_{Máx}$.

Apesar das diferenças entre metas de IL pré-pastejo no crescimento de folhas a partir do inverno, os padrões de variação nas participações relativas de cada classe de perfilho para o fluxo de tecidos seguiram padrão semelhante. Houve aumento da participação de perfilhos aéreos para ambas as metas pré-pastejo a partir do início de primavera, com valores máximos sendo atingidos no verão II. Derner, Briske e Polley (2012) descreveram o aumento do número de perfilhos por unidade fisiológica integrada (UFI) como estratégia de maximização da captação de recursos em situações onde o desenvolvimento de perfilhos basais é restrito. Embora essa estratégia seja eficiente no curto prazo como mecanismo de adaptação da população às condições de manejo, no longo prazo o compartilhamento de recursos entre indivíduos dentro da UFI, a restrição nas condições luminosas do dossel e à formação de novas UFI's concorrem para redução da capacidade produtiva, de ocupação do solo e da persistência da população de plantas nos pastos manejados com meta $IL_{Máx}$ (PAIVA, 2013).

Diferenças entre as alturas pós-pastejo avaliadas foram registradas apenas para a TCF no inverno e verão II, e para TCC ao longo do experimento, com maiores valores registrados nos pastos manejados a 35 cm relativamente àqueles manejados a 45 cm. Desfolhações severas podem reduzir a quantidade e qualidade da área foliar residual e interferir sobre a velocidade de recuperação do dossel. Entretanto, não houve diferença no intervalo de pastejo entre as alturas pós-pastejo quando associadas à meta $IL_{95\%}$, o que pode resultar em maior produção de forragem. Desfolhações mais severas resultaram em maior acúmulo total de forragem em capim-mombaça (CARNEVALLI et al., 2006) e capim-tanzânia (BARBOSA et al., 2007) submetidos a protocolos experimentais análogos ao utilizado neste experimento. Adicionalmente, as metas pós-pastejo definem diretamente a eficiência de utilização da forragem produzida. Em capim-mombaça valores de 80% e 68% em eficiência de utilização foram registrados em pastos manejados com a meta $IL_{95\%}$ associados às alturas pós-pastejo de 30 e 50 cm, respectivamente (CARNEVALLI et al., 2006) e, em capim-tanzânia, valores de 90,4% e 49,8% para alturas pós-pastejo de 25 e 50 cm, respectivamente (DIFANTE et al., 2009). Em pastos mantidos dentro de limites adequados de resistência e tolerância das plantas (DA SILVA et al., 2009), pastejos mais severos associados a desfolhações frequentes favorecem a penetração de luz no dossel, o que maximiza o perfilhamento e o fluxo de tecidos foliares (BARBOSA et al., 2007), resultando em menores perdas de forragem (CARNEVALLI et al., 2006).

Os resultados deste experimento demonstram que pastos de capim-elefante cv. Napier possuem grande plasticidade de resposta tanto em atributos dos indivíduos (taxas de processos fisiológicos entre classes de perfilhos) quanto da população (variação no número de perfilhos e proporção entre classes). As metas de IL pré-pastejo possuem papel central na definição dos mecanismos compensatórios determinantes da habilidade competitiva das plantas, expressas principalmente por variações entre classes de perfilhos, as quais afetam sobremaneira os componentes do acúmulo e a produção total de forragem do dossel.

5.5 Conclusão

Estratégias distintas de crescimento/desenvolvimento são desencadeadas pelo capim-elefante cv. Napier em resposta às metas de IL pré-pastejo, caracterizadas pela mudança entre as classes de perfilhos expressas pela maior relação aéreos/basais+vasos condutores nos pastos manejados sob $IL_{Máx}$. Essa estratégia de crescimento resulta em menores taxas de crescimento de folhas e maior taxa de crescimento de colmos, com consequente diminuição na taxa de acúmulo líquido de folhas nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$ relativamente àqueles manejados com a meta $IL_{95\%}$. As metas pós-pastejo não interferem sobre a proporção entre classes de perfilhos, mas parecem influenciar de forma marcante atributos que afetam a produção total de forragem e a eficiência de colheita da forragem produzida, particularmente quando associadas à meta $IL_{95\%}$.

Referências

- ALCÂNTARA, P.B.; BUFARAH, G. **Plantas forrageiras**: gramíneas e leguminosas. 2. ed. São Paulo: Nobel, 1983. 150 p.
- BARBOSA, R.A.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; ZIMMER, A.H.; TORRES JÚNIOR, R.A.A. Capim tanzânia submetido a combinações entre intensidade e frequência de pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 329-340, 2007.
- 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.
- CARNEVALLI, R.A. **Dinâmica da rebrotação em pastos de capim-mombaça submetidos a regimes de desfolhação intermitente**. 2003. 136 p. Tese (Doutorado em Agronomia) –

Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

CARNEVALLI, R.A.; DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O.; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; SILVA, G.N.; MORAIS, J.P.G. Herbage production and grazing losses in *Panicum maximum* cv. Mombaça under four grazing management. **Tropical Grassland**, Queensland, v. 40, n. 3, p. 165-176, 2006.

CASAL, J.J.; SANCHEZ, R.A.; DEREGIBUS, V.A. The effect of plant density on tillering: involvement of r/fr ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 26, n. 4, p. 365-371, 1986.

CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_436.html>. Acesso em: 27 dez. 2012.

COLASANTI, J.; CONEVA, V. Mechanisms of floral induction in grasses: something borrowed, something new. **Plant Physiology**, Waterbury, v. 149, n. 1, p. 56-62, 2009.

CORSI, M.; SILVA, S.C.; FARIA, V. P. Princípios de manejo do capim-elefante sob pastejo. In: PEIXOTO, A.M.; MOURA, J.C.; FARIA, V.P. (Ed.). **Pastagens de capim-elefante: utilização intensiva**. Piracicaba: FEALQ, 1996. p. 51-70.

DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O.; CARNEVALLI, R.A.; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; MATTHEW, C.; ARNOLD, J.C.; MORAIS, J.P.G. Sward structural characteristics and herbage accumulation of *Panicum maximum* cv. Mombaça subject to rotational stocking managements. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 1, p. 8-19, 2009.

DERNER, J.D.; BRISKE, D.D. An isotopic (¹⁵N) assessment of intraclonal regulation in C4 perennial grasses: ramet interdependence, independence or both? **Journal of Ecology**, London, v. 86, n. 2, p. 305-315, 1998.

DERNER, J.D.; BRISKE, D.D.; POLLEY, H.W. Tiller organization within the tussock grass *Schizachyrium scoparium*: a field assessment of competition–cooperation tradeoffs. **Botany**, Ottawa, v. 90, n. 8, p. 669-677, 2012.

DIFANTE, G.S.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; BARBOSA, R.A.; GONÇALVES, W.V. Sward structure and nutritive value of Tanzânia guineagrass subject to rotational stocking managements. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 38, n. 1, p. 9-19, 2009.

EISSENSTAT, D.M.; CALDWELL, M.M. Characteristics of successful competitors: an evaluation of potential growth rate in two cold desert tussock grasses. **Oecologia**, Berlin, v. 71, n. 2, p. 167-173, 1987.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2. ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2006. 306 p.

GILDERSLEEVE, R.R.; OCUMPAUGH, W.R.; QUESENBERRY, K.H.; MOORE, J.E. Mob-grazing of morphologically different *Aeschynomene* species. **Tropical grasslands**, Queensland, v. 21, n. 3, p. 123-132, 1987.

GOLD, W.G.; CALDWELL, M.M. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. III. Photosynthesis, canopy structure and light interception. **Oecologia**, Berlin, v. 82, n. 1, p. 12-17, 1990.

HARTNETT, D.C.; BAZZAZ, F.A. Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis*. **Ecology**, Washington, v. 64, n. 4, p. 779-788, 1983.

HUBER-SANNWALD, E.; PYKE, D.A.; CALDWELL, M.M. Morphological plasticity following species-specific recognition and competition in two perennial grasses. **American Journal of Botany**, St. Louis, v. 83, n. 7, p. 919-931, 1996.

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

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: LEMAIER, 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.

MARSHALL, C. Sectoriality and physiological organisation in herbaceous plants: an overview. **Vegetatio**, Bangor, v. 127, n. 1, p. 9-16, 1996.

McWILLIAM, J.R. The nature of the perennial response in mediterranean grasses. **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v. 19, n. 3, p. 397-409, 1968.

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 basulares em pastagem de *Brachiaria decumbens* adubada com nitrogênio. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 35, n. 2, p. 380-388, 2006.

MURPHY, J.S.; BRISKE, D.D. Regulation of tillering by apical dominance: chronology, interpretative value and current perspectives. **Journal of Range Management**, Wheat Ridge, v. 45, n. 5, p. 419-429, 1992.

PAIVA, A.J. **Dinâmica da população de perfilhos e de touceiras em capim-elefante cv. Napier submetido a estratégias de pastejo rotativo.** 2013. 127 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

RÊGO, F.C.A.; CECATO, U.; CANTO, M.W.; MARTINS, E.N.; SANTOS, G.T.; CANO, C.P.; PETERNELLI, M. Características morfológicas e índice de área foliar do capim-tanzânia (*Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia-1) manejado em diferentes alturas, sob pastejo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 31, n. 5, p. 1931-1937, 2002.

SANTOS, M.E.R.; FONSECA, D.M.; GOMES, V.M.; SILVA, S.P.; PIMENTEL, R.M. Morfologia de perfilhos basais e aéreos em pasto de *Brachiaria decumbens* manejado em lotação contínua. **Enciclopédia Biosfera – Centro Científico Conhecer**, Goiânia, v. 6, n. 9, p. 1-13, 2010.

STUEFER, J.F. Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints. **Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Zurich, v. 1, n. 1, p. 47-60, 1998.

SYLVESTER, A.W.; PARKER-CLARK, V.; MURRAY, G.A. leaf shape and anatomy as indicators of phase change in the grasses: comparison of maize, rice, and bluegrass. **American Journal of Botany**, Missouri, v. 88, n. 12, p. 2157–2167, 2001.

VUORISALO, T.; HUTCHINGS, M.J. On plant sectoriality, or how to combine the benefits of autonomy and integration. **Vegetatio**, Bangor, v. 127, n. 1, p. 3-8, 1996.

WAN, C.; SOSEBEE, R.E. Central dieback of the dryland bunchgrass *Eragrostis curvula* (weeping lovegrass) re-examined: The experimental clearance of tussock centres. **Journal of Arid Environments**, Trelew, v. 46, n. 1, p. 69-78, 2000.

_____. Tiller recruitment and mortality in the dryland bunchgrass (*Eragrostis curvula*) as affected by defoliation intensity. **Journal of Arid Environments**, Trelew, v. 51, n. 4, p. 577-585, 2002.

WATSON, M.A.; CASPER, B.B. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 15, n. 1, p. 233-258, 1984.

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.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estratégias de manejo caracterizadas por frequência de pastejo baseadas no controle da interceptação luminosa pelo dossel durante a rebrotação e severidades de pastejo controladas por meio da altura pós-pastejo consistem em protocolos utilizados com sucesso para diversas gramíneas forrageiras tropicais (CARNEVALLI et al., 2006; BARBOSA et al., 2007; DA SILVA et al., 2009; GIACOMINI et al., 2009; GIMENES et al., 2011). A compreensão das respostas de plantas e animais tem permitido a definição de metas de manejo que propiciam elevada produção de forragem aliada à maximização do consumo e desempenho animal para espécies forrageiras tropicais de maior expressividade no cenário da produção animal em pastagens no país.

Embora os padrões gerais de composição morfológica e acúmulo de forragem sejam semelhantes entre as espécies estudadas, o capim-elefante cv. Napier apresenta singularidades em termos de estratégias adaptativas. Os resultados deste estudo, aliados àqueles apresentados por Paiva (2013), demonstraram capacidade de ajuste em distintos níveis de organização da planta em resposta às metas de manejo, com consequências importantes sobre a capacidade de ocupação do solo e acúmulo líquido de folhas segundo a estratégia desenvolvida. De forma semelhante ao observado para o capim-marandu (GIACOMINI et al., 2009), capim-tanzânia (BARBOSA et al., 2002) e capim-mombaça (MONTAGNER et al., 2012), a severidade de pastejo não resultou em diferenças marcantes nas estratégias de crescimento, enquanto a frequência de pastejo consistiu no principal condicionador/mediador das respostas adaptativas das plantas. Alterações na qualidade, mais do que na quantidade de luz (CASAL; SANCHEZ; DEREGIBUS, 1986), atuam como sinal precoce da competição na comunidade (APHALO; BALLARÉ, 1995) e induziram mudanças na dinâmica do crescimento do dossel. As principais variações ocorreram a partir da fase intermediária de rebrotação, com aumentos na taxa de alongamento de colmos e de senescência foliar, e os impactos negativos sobre o fluxo de tecidos e componentes do acúmulo de forragem foram maiores quando a rebrotação manteve-se por períodos prolongados. Variações na população de plantas, principalmente entre classes de perfilhos, consistiram no principal mecanismo plástico do capim-elefante cv. Napier em resposta às metas de IL pré-pastejo avaliadas. Olson e Richards (1988), trabalhando com *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. demonstraram que ajustes em número e não em tamanho de perfilhos foram desenvolvidos pela planta em resposta a intensidades de pastejo, ratificando a hipótese de Harper e Bells (1979) citada por Olson e

Richards (1988), que sugeriram que a forma de crescimento clonal representa maior plasticidade em número de módulos do que no tamanho destes. Para o capim-elefante cv. Napier os ajustes na população ocorreram por meio do aumento no número de perfilhos aéreos por estrutura de sustentação (perfilhos basais + vasos condutores) sem que, necessariamente, ocorressem diferenças no número total de perfilhos por unidade de área (PAIVA, 2013). O que se observa a partir desse mecanismo é a importância do perfilhamento aéreo como estratégia adaptativa dessa planta forrageira e, se explorado pela planta, corresponde a uma estratégia de crescimento baseada na manutenção de maior número de indivíduos por unidade fisiológica integrada (WATSON; CASPER, 1984). Isso significa que o compartilhamento de recursos entre indivíduos é intensificado, gerando maior intensidade de competição intraclonal, com consequências principalmente sobre a mortalidade de perfilhos dessa classe (PAIVA, 2013). Aliado a isso, a velocidade de crescimento mais lenta, característica de perfilhos aéreos, resultou em menor taxa de acúmulo líquido de folhas nos pastos manejados com a meta $IL_{Máx}$. O perfilhamento aéreo parece ter importante função na captação de recursos luminosos no perfil vertical do dossel. Entretanto, a ocupação horizontal do solo é limitada, dada a localização dos perfilhos aéreos nos estratos superiores do dossel e ausência de sistema radicular, resultando em maior frequência de espaços vazios na área (PAIVA, 2013).

Essa dinâmica de crescimento difere daquela observada para capim-mombaça (*Panicum maximum* cv. Mombaça). Uebele (2002) reportou variações entre 3 a 7,9% na participação de perfilhos aéreos na população, sendo que as estratégias adaptativas ao longo do processo de rebrotação consistiram em variações no peso dos perfilhos (CARNEVALLI, 2003). Da mesma forma, Barbosa et al. (2002) demonstraram que o crescimento a partir do perfilhamento basal é a estratégia preponderante em capim-tanzânia (*Panicum maximum* cv. Tanzânia), e que o aumento em peso dos perfilhos também ocorre com o avanço do período de rebrotação. Adicionalmente, alterações em características morfogênicas e estruturais de perfilhos individuais (CARNEVALLI, 2003) e padrões de ocupação do solo por meio de mudanças na frequência e perímetro de touceiras (MONTAGNER, 2007) são desencadeadas com vistas à adaptação do dossel às condições de manejo vigentes. Esses mecanismos apontam para a utilização de distintas estratégias de adaptação às variações em condições luminosas ao longo do crescimento do dossel e ao manejo do pastejo entre as espécies forrageiras tropicais, e ressaltam a importância da compreensão dos padrões de variação e

significância ecológica das respostas funcionais das plantas. Entretanto, os protocolos experimentais devem ser cuidadosamente estruturados e as medidas tomadas planejadas para que esse enfoque possa ser devidamente abordado e permita interpretações corretas e coerentes.

Referências

- APHALO, P.J.; BALLARÉ, C.L. On the importance of acquiring systems in plant–plant interactions. **Functional Ecology**, London, v. 9, n. 1, p. 5–14, 1995.
- BARBOSA, R.A.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; REGAZZI, A.J.; FONSECA, D.M. Características morfogênicas e acúmulo de forragem do capim-tanzânia (*Panicum maximum* Jacq. cv. Tanzânia) em dois resíduos forrageiros pós-pastejo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 31, n. 2, p. 583-593, 2002.
- BARBOSA, R.A.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; ZIMMER, A.H.; TORRES JÚNIOR, R.A.A. Capim-tanzânia submetido a combinações entre intensidade e frequência de pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 329-340, 2007.
- CARNEVALLI, R.A. **Dinâmica da rebrotação em pastos de capim-mombaça submetidos a regimes de desfolhação intermitente**. 2003. 136 p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.
- CARNEVALLI, R.A.; DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O.; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; SILVA, G.N.; MORAIS, J.P.G. Herbage production and grazing losses in *Panicum maximum* cv. Mombaça under four grazing management. **Tropical Grassland**, Queensland, v. 40, n. 3, p. 165-176, 2006.
- CASAL, J.J.; SANCHEZ, R.A.; DEREGIBUS, V.A. The effect of plant density on tillering: involvement of r/fr ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 26, n. 4, p. 365-371, 1986.
- DA SILVA, S.C.; BUENO, A.A.O.; CARNEVALLI, R.A.; UEBELE, M.C.; BUENO, F.O.; HODGSON, J.; MATTHEW, C.; ARNOLD, J.C.; MORAIS, J.P.G. Sward structural characteristics and herbage accumulation of *Panicum maximum* cv. Mombaça subject to rotational stocking managements. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 1, p. 8-19, 2009.
- GIACOMINI, A.A.; DA SILVA, S.C.; SARMENTO, D.O.L.; ZEFERINO, C.V.; SOUZA JÚNIOR, S.J.; TRINDADE, J.K.; GUARDA, V.D.; NASCIMENTO JÚNIOR, D. Growth of marandu palisadegrass subjected to strategies of intermittent stocking. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 6, p. 733-741, 2009.

GIMENES, F.M.A.; DA SILVA, S.C.; FIALHO, C.A.; GOMES, M.B.; BERNDT, A.; GERDES, L.; COLOZZA, M.T. Ganho de peso e produtividade animal em capim-marandu sob pastejo rotativo e adubação nitrogenada. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 46, n. 7, p. 751-759, 2011.

HARPER J.L., BELL A.D. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: ANDERSON R.M.; TURNER B.D.; TAYLOR L.R. (Ed.). **Population dynamics**. Oxford: Blackwell Scientific, 1979. p. 29-52.

MONTAGNER, D.B. **Morfogênese e acúmulo de forragem em capim-mombaça submetido a intensidades de pastejo rotativo**. 2007. 60 p. Tese (Doutorado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2007.

MONTAGNER, D.B.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; SOUSA, B.M.L.; VILELA, H.H.; SILVEIRA, M.C.T.; EUCLIDES, V.P.B.; DA SILVA, S.C.; CARLOTO, M.N. Morphogenesis in guinea grass pastures under rotational grazing strategies. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 41, n. 4, p. 883-888, 2012.

OLSON, B.E.; RICHARDS, J.H. Spatial arrangement of tiller replacement in *Agropyron desertorum* following grazing. **Oecologia**, Berlin, v. 76, n. 1, p. 7-10, 1988.

PAIVA, A.J. **Padrões demográficos de perfilhamento e dinâmica da população de perfilhos em pastos de capim-elefante cv. Napier submetidos a estratégias de pastejo rotativo**. 2013. Tese (Doutorado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

UEBELE, M.C. **Padrões demográficos de perfilhamento e produção de forragem em pastos de capim Mombaça submetidos a regimes de lotação intermitente**. 2002. 83p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

WATSON, M.A.; CASPER, B.B. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 15, n. 1, p. 233-258, 1984.

7 CONCLUSÕES

A frequência tem importância relativa maior que a severidade de pastejo na definição dos mecanismos compensatórios determinantes do acúmulo de forragem em capim-elefante cv. Napier. A utilização da meta $IL_{95\%}$ favorece o fluxo de tecidos ao longo do processo de rebrotação, o acúmulo líquido de folhas e a estrutura do dossel forrageiro, permitindo ocupação mais efetiva da área com implicações positivas sobre a longevidade e produtividade da pastagem.