



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA**

# **ASPECTOS IMPORTANTES DA FISIOLOGIA VEGETAL PARA O MANEJO**

Trabalho apresentado como parte  
das exigências da disciplina ZOO 750.  
Prof.: Domício do Nascimento Júnior

**Bruna Adese Lopes**  
nº 49.219

Viçosa, julho de 2003.

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	3
2	A PRODUÇÃO .....	5
3	CONCEITOS .....	7
4	FASES DE DESENVOLVIMENTO.....	8
5	CRESCIMENTO .....	8
6	FLUXO DE TECIDOS.....	11
6.1	Perfilhamento .....	12
6.2	Morfogênese.....	14
6.3	Relação Folha/Caule .....	15
7	FOTOSSÍNTESE .....	16
7.1	Grupos Fotossintéticos.....	19
7.2	Índice de Área Foliar .....	23
7.3	Fotoassimilados.....	24
7.4	Reservas Orgânicas x IAF .....	28
8	RADIAÇÃO SOLAR .....	30
9	TEMPERATURA.....	34
10	ÁGUA.....	37
11	HORMÔNIOS VEGETAIS .....	42
11.1	Auxinas .....	44
11.2	Citocininas.....	45
11.3	Etileno.....	46
11.4	Ácido absísico .....	46
11.5	Giberelinas .....	47
12	CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	48
13	BIBLIOGRAFIA CONSULTADA.....	49

## **1 INTRODUÇÃO**

O Brasil possui um rebanho bovino comercial estimado, em 1995, em 161 milhões de cabeças (IBGE, 1997), produzindo, segundo o ANUALPEC (1999), 6,4 milhões de toneladas de carne em 1998, podendo ser, uma das maiores cifras do mercado agrícola nacional. A pecuária de corte no Brasil, representa 80% do rebanho nacional com aproximadamente 125 milhões de cabeças (ANUALPEC, 1999). Segundo ZIMMER & EUCLIDES (2000), 90% dos animais abatidos são criados exclusivamente a pasto ou com pequena suplementação pós-desmama. Nesta condição, a produtividade das pastagens que suportam o rebanho nacional, ocupando aproximadamente 180 milhões de hectares (MACEDO, 1995), é fundamental para o bom desenvolvimento de toda cadeia produtiva.

De modo geral, se devidamente manejadas e adubadas, as pastagens podem apresentar boa persistência e inclusive elevar o seu nível de produtividade, permanecendo sustentáveis por muitos anos (ZIMMER & CORREIA, 1993; FISHER & KERRIDGE, 1996). Isto porque as gramíneas forrageiras podem ajudar no processo de estabilização dos agregados do solo, além de conservar ou aumentar o teor de matéria orgânica do solo (LOMBARDI NETTO, 1999), fazendo uma adequada reciclagem dos recursos produtivos do ecossistema e reduzindo as suas perdas potenciais.

Entretanto, o que tem sido mais freqüentemente observado é que alguns anos após sua instalação, as pastagens sofrem um declínio em produtividade, conseqüentemente refletido na produção animal, seguido por uma invasão de plantas daninhas não palatáveis, surgimento de áreas descobertas e encrostamento do solo (MACEDO, 1995). Esse processo de progressivo declínio em produtividade, indicativo de não sustentabilidade do sistema, é conhecido como degradação das pastagens (MACEDO, 1995; MEIRELLES, 1999).

Estimativas indicam que 50 % dos pastos estabelecidos nas principais regiões pastoris do Brasil estão degradados ou em processo de degradação (De

FARIA et al., 1997). De acordo com SOARES FILHO (1993), a degradação é a causa direta das baixas taxas de lotação.

Segundo OLIVEIRA et al. (1997), as principais causas de degradação estão relacionadas à má formação da pastagem, às altas taxas de lotação, tempo insuficiente para rebrota, deficiência natural de alguns nutrientes, intensificada com manejo inadequado, e a não adoção de práticas de adubação de manutenção e conservação do solo. Segundo ZIMMER & CORREA (1993), outra causa é o lançamento de novas forrageiras sem os devidos estudos de adaptação, manejo e práticas de adubação.

Uma produção estável permite ao produtor conhecer o comportamento do seu sistema de criação, posicionando-se no mercado com maior precisão, e com tomadas de decisão coerentes com suas condições produtivas (melhores épocas de compra e venda de animais).

Tendo em vista que as plantas forrageiras são submetidas constantemente ao estresse da colheita, seja pelo pastejo ou pelo corte, há a necessidade de discutir sobre a habilidade dessas plantas para se recuperarem (NASCIMENTO JR et al., 1993), levando em conta as características fisiológicas da planta e do ambiente ao qual está submetida, para que o manejo possa ser eficiente e não prejudicial à produtividade da planta forrageira.

O manejo racional e efetivo de ecossistemas de pastagens torna-se uma consequência da manipulação das atividades fisiológicas dos componentes de cada espécie forrageira, bem como da otimização de seu desempenho ao longo das estações de crescimento (MARSHALL, 1987), para tanto, torna-se necessário reconhecer a planta forrageira como componente chave do sistema de produção (Da SILVA et al., 1998).

Dado o exposto, objetivou-se descrever e comentar a respeito dos principais processos fisiológicos das plantas forrageiras e suas consequências sobre a produtividade.

## **2 A PRODUÇÃO**

A produção forrageira se baseia na transformação de energia solar em compostos orgânicos pela fotossíntese, onde o carbono, do dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), na atmosfera, é combinado com água e convertido em carboidratos com a utilização da energia solar (RAVEN et al., 2001). As condições do meio ambiente em que as plantas são submetidas podem influenciar os principais processos fisiológicos das plantas, como a fotossíntese e a respiração, determinantes da produtividade das plantas. Segundo PEREIRA et al. (1998), as plantas forrageiras são extremamente responsivas às variações ambientais, componentes do clima, solo, e até mesmo do manejo a elas imposto, uma vez que o manejo pode ser entendido como a manipulação do meio através do emprego de um conjunto de técnicas agronômicas.

A intensificação do sistema de produção com o uso de animais de elevado potencial produtivo tem aumentado a demanda por alimentos de melhor qualidade e em maior quantidade. Neste sentido, o manejo de pastagens tem como objetivo principal obter, por unidade de área, a máxima produção de forragem de satisfatório valor nutritivo, durante a estação de pastejo, gerando um grande paradoxo, de atender às exigências nutricionais dos animais e às exigências fisiológicas das plantas, para que a produção não seja afetada. Isso quer dizer que os animais precisam consumir forragem de alta qualidade para atingir os níveis de produção desejados e as plantas dependem dessas folhas para manter sua eficiência fotossintética.

As gramíneas forrageiras de clima tropical e subtropical constituem-se em uma alternativa bastante viável na alimentação animal, em virtude de seu alto potencial de produção e baixo custo.

Segundo NASCIMENTO JR (1986), os fracassos quanto à persistência de plantas forrageiras são, possivelmente, devido à não observância do comportamento fisiológico das espécies em uso.

Trabalhos citados por CORSI e NASCIMENTO JR, em 1994, demonstram que se considerarmos a pastagem como uma comunidade, onde a produtividade depende de um equilíbrio entre a fonte fotossintética (dimensão de IAF e eficiência fotossintética dos estratos foliares) e a existência de drenos metabólicos (perfilhamento, área foliar, alongamento de folhas e de haste), há condições para se explorar maior produtividade através do manejo e do melhoramento genético.

Os principais fatores que afetam a fisiologia das plantas forrageiras podem ser agrupados em quatro amplas categorias, segundo WHITEMAN (1980):

- Fatores climáticos – luz, temperatura, fotoperíodo, umidade, ventos e precipitação;
- Fatores edáficos – fertilidade do solo, propriedades físicas do solo e topografia;
- Espécie forrageira – potencial genético para produção e valor nutritivo, adaptação ao ambiente, competição entre plantas, aceitabilidade para pastejo animal e persistência a longo prazo;
- Manejo da pastagem – tipo de pastejo animal, taxa de lotação, sistemas de pastejo, estratégias de fertilização, controle de invasoras e outras práticas culturais.

Todos estes fatores interagem entre si, fazendo parte do grande complexo solo-planta-animal-clima. O conhecimento das possíveis interações entre estes fatores podem auxiliar no manejo e utilização das pastagens, com o objetivo de maximizar a eficiência de colheita da forragem produzida.

Para NASCIMENTO JR (1998), o pastejo provoca dois impactos principais na planta, um negativo e outro positivo. De forma negativa, ele reduz a área foliar da planta pela remoção dos meristemas apicais, reduz a reserva de nutrientes da planta e promove mudança na alocação de energia e nutrientes da raiz para a parte aérea a fim de compensar as perdas de tecido fotossintético. Mas de forma positiva ele beneficia as plantas pelo aumento na penetração de luz no dossel, alterando a proporção de folhas novas, mais ativas fotossinteticamente, pela

remoção de folhas velhas e ativação dos meristemas dormentes na base do caule e rizoma.

A produção de matéria seca nada mais é que o resultado final, líquido e efetivo de uma série de eventos ecofisiológicos na comunidade de plantas forrageiras, e que não representa produção animal potencial alguma se não for relacionada à variável consumo (somente possível quando o animal se faz presente), principal determinante da qualidade e, ou, valor alimentício de uma dada forragem (SILVA et al., 1997).

Se relacionarmos então, a pressão de pastejo com a reação da pastagem, podemos analisar o que acontece com as plantas, ou seja, qual a sua resposta à intensidade de desfolhação. Em outras palavras, o que acontece com o IAF e seus reflexos sobre a captação de luz e conseqüentemente sobre a taxa de crescimento e senescência da pastagem. Pode-se então utilizar de um parâmetro que relaciona diretamente a fisiologia vegetal e que permite controlar a oferta e regular a resposta da pastagem à eficiência de consumo desta oferta pelo animal.

### **3 CONCEITOS**

Para isso, torna-se necessário o entendimento de alguns conceitos básicos. É fundamental saber diferenciar crescimento e desenvolvimento. Esses, são dois processos distintos, porém bastante relacionados, geralmente ocorrendo simultaneamente.

Segundo WILHELM e McMASTER (1995), crescimento pode ser definido como aumento irreversível na dimensão física de um indivíduo ou órgão, em determinado intervalo de tempo. Por outro lado, desenvolvimento inclui o processo de iniciação de órgãos (morfogênese) até a diferenciação, podendo incluir o processo de senescência. Deste modo, uma definição funcional de desenvolvimento, segundo esses autores, seria o processo em que as plantas, os

órgãos ou as células passam por vários estágios, identificáveis, durante o seu ciclo de vida.

#### **4 FASES DE DESENVOLVIMENTO**

Durante o desenvolvimento de uma cultura ocorre a sucessão de formação, desenvolvimento e morte de folhas e perfilhos. SILSBURY (1970) apresentou cinco estágios distintos de crescimento e desenvolvimento de uma folha de gramínea: iniciação, pré-aparecimento, aparecimento, maturidade e senescência.

Na fase inicial de desenvolvimento da gramínea, observa-se a presença de um "tufo" de folhas em cuja base se encontra o ápice do colmo, tecido meristemático que origina as folhas, assim como os futuros perfilhos. A formação de folhas ocorre no meristema apical por meio do desenvolvimento dos primórdios foliares, os quais surgem alternadamente de cada lado do ápice do colmo.

Inicialmente, o primórdio foliar é todo constituído de tecido meristemático, apresentando sua atividade de divisão celular confinada a um meristema intercalar na sua base, onde posteriormente surgirá a lígula. A atividade desse meristema, na sua porção inferior, resulta na formação da bainha, no sentido basípeto. A atividade da porção superior, formará a lâmina, no sentido acrópeto. Em geral, as células da porção exposta da lâmina perdem sua capacidade de alongamento, continuando a se alongarem apenas as células da porção da lâmina ainda contidas pelas bainhas das folhas mais velhas. O crescimento da lâmina persiste até a diferenciação da lígula e o da bainha, até a exteriorização da lígula (LANGER, 1972; DALE, 1982).

#### **5 CRESCIMENTO**

O crescimento vegetal pode ser medido por intermédio de métodos destrutivos, em que se avalia o acúmulo de peso seco no tempo, ou por métodos não-destrutivos, em que se mede o aumento em altura ou, ainda, o índice de área



foliar por meio de equipamentos (HUNT, 1990). Segundo LANGER (1972), o crescimento foliar pode ser avaliado por meio da taxa de aparecimento do primórdio foliar no ápice do colmo e da taxa de aparecimento de folhas no perfilho. Assim, os índices de crescimento podem ser calculados conhecendo-se o peso seco de toda a planta ou de suas partes (colmos, folhas e raízes) e a dimensão do aparelho assimilatório (área foliar), durante certo intervalo de tempo.

HUNT (1990) classificou os índices de crescimento em cinco grupos distintos: a) taxas de crescimento absoluto (TCA); b) taxas de crescimento relativo (TCR); c) razões simples, que incluem a razão de área foliar (RAF), a área foliar específica (AFE), a razão de peso foliar (RPF) e o índice de área foliar (IAF); d) componentes das taxas de crescimento, denominadas também de taxas de crescimento composto, como taxa assimilatória líquida (TAL) e taxa de crescimento da cultura (TCC); e e) durações integrais, como a duração de área foliar (D) e de biomassa, considerados por RADFORD (1967), como as principais características de crescimento.

A taxa de crescimento da cultura (TCC) pode ser definida como o produto do índice de área foliar (IAF) pela taxa assimilatória líquida (TAL) (BROWN e BLASER, 1968), sendo que a eficiência fotossintética das folhas varia conforme a idade, o grupo anatômico (folhas de plantas tipo C<sub>3</sub> ou C<sub>4</sub>), sua disposição na planta (ângulo e nível de inserção), entre outros.

PEDREIRA e MATTOS (1981), relataram taxa de crescimento máxima para o *Cynodon dactylon* cv. Coastcross-1 de 84,0 kg MS/ha.dia, durante o mês de dezembro, e valor mínimo de 9,4 kg MS/ha.dia, no inverno, apresentando uma das melhores distribuições estacionais de crescimento, entre as espécies estudadas.

GOMIDE (1996), avaliando as características fisiológicas em cinco cultivares do gênero *Cynodon*, observaram maiores taxas de crescimento relativo (TCR) entre 21 a 28 dias, de 0,074 g/g.dia, e entre 28 a 35, de 0,057 g/g.dia. Trabalhando com capim-colonião e siratro, LUDLOW e WILSON (1968), encontraram valores máximos de 0,545 e 0,362 g/g.dia para a TCR das duas

espécies, respectivamente, com duas semanas após a semeadura. A maior TCR para o colônio resultou de sua maior taxa assimilatória líquida (TAL).

Posteriormente, LUDLOW e WILSON (1970) observaram diferenças entre gramíneas e leguminosas quanto à TCR, que variou de 0,41 a 0,55 g/g.dia para as gramíneas e de 0,31 a 0,36 g/g.dia para as leguminosas, explicando que esta diferença foi atribuída a alta TAL para gramíneas. A TCR, a TAL e a RAF podem ter seus valores máximos em uma mesma época, como encontrado por GOMIDE e GOMIDE (1996), como em épocas distintas (COSTA e PAULINO, 1998). Assim, pode-se concluir que a relação entre essas variáveis não é tão simples, podendo apresentar diferentes respostas em função de fatores genéticos e, ou, ambientais.

A TAL representa a diferença entre a matéria seca produzida pela fotossíntese e a consumida pela respiração (WATSON, 1952). GOMIDE e GOMIDE (1996) observaram redução com o avanço da idade, enquanto PACIULLO (1997), mostrou efeito da altura do corte na TAL.

Outro índice bastante usado nos estudos de análise de crescimento é a razão de peso foliar (RPF), que é a razão entre o peso de matéria seca retida nas folhas e o peso de matéria seca acumulada em toda a planta. Em outras palavras, a RPF representa a fração de matéria seca não-exportada das folhas para as outras partes da planta (BENINCASA, 1988).

A área foliar específica (AFE) é a relação entre a área foliar e o peso seco de folhas. O inverso da AFE indica a espessura da folha - o peso específico de folha (PEF) (BENINCASA, 1988). Um dos fatores ambientais que influenciam marcadamente a AFE é a intensidade de radiação (EVANS, 1972), confirmado pela BENINCASA (1988).

À medida que avança a maturidade da planta, aumenta a proporção dos tecidos condutores e mecânicos nas folhas, provocando redução na área foliar específica (PINTO, 1993).

Cultivares de uma mesma espécie podem apresentar comportamentos diferenciados com relação aos índices de crescimento (GOMIDE, 1996).

O índice de área foliar (IAF) representa a área de folha por unidade de área de terreno e, segundo MOTT e POPENOE (1977), pode alcançar valores maiores que 15, em gramíneas.

Nem sempre é possível detectar causas de diferenças de produção pela análise de crescimento, tornando-se necessário medir outros atributos de crescimento, porém a análise de crescimento ainda é o meio mais acessível e preciso para avaliar o crescimento e inferir a contribuição de diferentes processos fisiológicos sobre o comportamento vegetal (BENINCASA, 1988). Do ponto de vista agrônomo, a análise de crescimento serve para conhecer diferenças funcionais e estruturais entre cultivares de uma mesma espécie, de modo a selecioná-las dentro de um programa de melhoramento genético. Da mesma forma, a análise de crescimento pode ser muito útil no estudo do comportamento vegetal sob diferentes condições ambientais e de manejo.

## **6 FLUXO DE TECIDOS**

O acúmulo de biomassa na pastagem após a desfolhação é resultante do fluxo de elaboração de novos tecidos foliares, definido como produção primária, e do fluxo de senescência e decomposição de tecidos foliares mais antigos. Com o aparecimento de novas folhas e perfilhos na pastagem após a desfolhação, aumenta a competição por luz, nutrientes, água e demais fatores do meio, intensificando-se o processo de senescência e morte das folhas e perfilhos mais velhos. Assim, a senescência pode ser acelerada por ação dos fatores de meio ou, ainda, decorrer espontaneamente do vencimento da duração de vida da folha ou do perfilho. A pastagem atinge, então, o número máximo de folhas vivas por perfilho, havendo equilíbrio entre o surgimento e a morte de folhas.

Ao se analisar diferentes sistemas de manejo é importante enfatizar a diferença entre a produção potencial e a produção colhível, em que a primeira é estimada pela fotossíntese líquida do relva, enquanto a segunda decorre da primeira, após descontadas as perdas por senescência e a alocação de assimilados para o crescimento de colmos e raízes (PARSONS et al., citado por GOMIDE, 1997).

### **6.1 Perfilhamento**

A produção contínua de novos perfilhos, para reposição daqueles que morreram, é um fator chave na persistência de gramíneas perenes. Gramíneas anuais revelam menor persistência porque não apresentam perfilhamento após o florescimento (FAVORETTO, 1993).

A planta, quando ainda bem jovem, já inicia a emissão de perfilhos, a partir das gemas axilares (LANGER, 1963; RYLE, 1964). A densidade de perfilhos é controlada pela taxa de aparecimento de novos perfilhos e pela mortalidade dos perfilhos existentes (BRISKE, 1991), garantindo perenidade, quando o manejo é satisfatório, às gramíneas forrageiras. Segundo GOMIDE (1994), o perfilhamento da forrageira é favorecido sob condições de alta intensidade luminosa e temperaturas não elevadas, que favorecem o acúmulo de fotoassimilados nas plantas

A arquitetura do perfilho de uma gramínea é determinada pelo tamanho, número e arranjo espacial dos fitômeros, unidade básica de crescimento das gramíneas, constituído de lâmina, bainha, nó, entre-nó e gema axilar (BRISKE, 1991), e pode haver a presença de raízes para outros autores.

Cada novo perfilho passa por quatro períodos de crescimento: vegetativo, alongamento, reprodutivo e maturação de sementes (MOORE et al., 1991). O período de crescimento vegetativo é caracterizado pelo aparecimento de folhas e perfilhos e o alongamento é referido como período de transição entre o crescimento vegetativo e o reprodutivo (WALLER et al., 1985).

O potencial de perfilhamento de um genótipo, durante o estágio vegetativo, depende de sua velocidade de emissão de folhas, pois cada folha produzida possui gemas potencialmente capazes de originar novos perfilhos, dependendo das condições de meio. A quantidade de perfilhos produzidos e a duração do processo, variam entre espécies e cultivares. O hábito de crescimento das gramíneas (ereto, rizomatoso e, ou, estolonífero) irá determinar a distribuição e o tipo dos perfilhos dentro do relvado (VRIES e HOOGERS, 1959).

O comportamento da planta forrageira com relação ao perfilhamento pode explicar a resposta das plantas a níveis de adubações, efeito da época, da frequência e intervalo entre corte (CORSI e NASCIMENTO JR, 1994).

O manejo utilizado influencia a produtividade da planta forrageira. Segundo CORSI e NASCIMENTO JR (1994), quando os cortes são frequentes e baixos, as plantas devem apresentar perfilhamento abundante, hábito prostrado de crescimento e elevado ritmo de expansão de área foliar a fim de que, logo após o corte, ocorra a maior interceptação de luz.

Essas características proporcionariam rápidos aumento na fotossíntese e ofereceriam resistência à invasão de plantas indesejáveis através de competição por luz e outros fatores de crescimento, como água e nutrientes. A densidade de perfilhamento aumenta em decorrência de cortes frequentes mas não severos, e a seleção de plantas para combinar elevada densidade e peso de perfilhamento tem sido possível permitindo aumentos na produtividade.

Um elevado número de gemas próximas ao solo tem assegurado maior capacidade de rebrota, porém faz-se necessário que estas tenham condições para se desenvolver e produzir novos perfilhos e, conseqüentemente, boa massa de forragem. Assim, diversos fatores influem na transformação das gemas em novos perfilhos, como idade, luz, temperatura, fotoperíodo, umidade e fertilidade do solo. Vários trabalhos envolvendo a morfofisiologia de gramíneas forrageiras têm demonstrado o interesse dos pesquisadores em estudar o número e o peso de

perfilhos, considerados componentes da produção de forragem de uma pastagem de gramíneas (SILSBURY, 1966; NELSON e ZARROUGH, 1981).

O aumento no número de perfilhos é o principal componente de produção de matéria seca no estágio vegetativo. Porém, no estágio reprodutivo, quando o surgimento de novos perfilhos cessa, o aumento, em peso, da planta é alcançado pelo crescimento dos perfilhos existentes. PINTO et al. (1994) encontraram menor número de perfilhos de capim-guiné, porém mais pesados, enquanto em capim-andropogon, verificou-se o contrário.

## **6.2 Morfogênese**

Nessa revisão, será enfocada apenas a importância da morfogênese.

Sabe-se que as principais características morfogênicas, descritas por CHAPMAN e LEMAIRE (1993), de plantas individuais, são geralmente determinadas pelo genótipo, porém também são fortemente influenciadas por variações ambientais e, ou, manejo, que determina mudanças na estrutura do relvado e na atividade de pastejo dos animais. Esse fenômeno, denominado plasticidade fenotípica (BRADCHAW, 1965, apud LEMAIRE, 2001), desempenha um papel importante nas interações planta-animal nos pastos sob pastejo. Plasticidade fenotípica de espécies de gramíneas contribui grandemente para a resistência ao pastejo dessas espécies.

O conhecimento das taxas de aparecimento, alongamento e senescência foliares e de perfilhamento se reveste de fundamental importância para a interpretação do acúmulo de forragem sob um especificado sistema de manejo e do efeito do clima sobre o rendimento forrageiro (GRANT e MARRIOT, citados por GOMIDE, 1997).

As taxas de aparecimento e alongamento de folha e a duração de vida das folhas constituem os fatores morfogênicos do perfilho que, sob a ação do ambiente, com luz, temperatura, água e nutrientes determinam as características estruturais do relvado, como o número de folhas por perfilho, tamanho das folhas

e densidade de perfilhos, responsáveis pelo IAF do relvado (GOMIDE, 1997). No entanto, o IAF influenciado pelo manejo, influencia o número de perfilhos e o alongamento foliar.

O IAF real do relvado é também resultado do equilíbrio dinâmico entre morfogênese e padrão de desfolhação definido pelo manejo do pastejo. Por meio da alteração na qualidade de luz dentro do dossel, ou seja, mudanças na razão vermelho: vermelho distante, aumentos no IAF pode induzir algumas respostas fotomorfogênicas das plantas. A limitação do aparecimento de perfilhos é a resposta mais documentada na literatura (DEREGIBUS et al., 1983), a qual leva ao decréscimo progressivo no "site filling" de gemas de perfilho quando o IAF do relvado aumenta até a cessação quase completa no perfilhamento em altos IAF's (SIMON e LEMAIRE, 1987).

Outras variáveis morfogênicas podem também responder a mudanças na qualidade de luz, como o intervalo de aparecimento de folhas e a duração de expansão de folhas individuais aumentando gradualmente com o desenvolvimento do IAF em associação com os baixos níveis de luz azul e da relação vermelho : vermelho distante (V/VD) (VARLET-GRANCHER et al., 1997), levando ao aumento do tamanho de bainhas foliares maduras sucessivas e as lâminas são acompanhadas do hábito de crescimento mais ereto.

### **6.3 Relação Folha/Caule**

DEINUM et al., citados por ZIMMER et al. (1988), observaram que a percentagem de folhas, em *B. ruziziensis* está relacionada com o peso e idade dos perfilhos, além da influência da temperatura, intensidade luminosa e da interação entre estes fatores. Perfilhos mais velhos e desenvolvidos possuem menor percentagem de folhas, ou seja, a relação F/C diminui à medida que a rebrotação envelhece.

Perfilhos jovens apresentam cerca de 8% mais folhas do que os perfilhos velhos. A percentagem de folhas, segundo estes mesmos autores, varia de 73%

para 47% quando a rebrotação passava de 2 para 5 semanas de idade, bem como há uma redução no teor de PB e aumento no teor de fibra bruta.

Iniciado o processo de alongamento do colmo, o meristema apical é progressivamente "empurrado" para cima, expondo-se à destruição por corte ou pastejo. A elevação do meristema apical, além de colocá-lo em posição de alta vulnerabilidade (JEWISS, 1966), provoca redução brusca na relação folha/colmo, o que contribui para diminuição no valor nutritivo da forrageira (ANDRADE e GOMIDE, 1971). O alongamento do colmo constitui-se em forte dreno de fotoassimilados e nutrientes das folhas basilares (DALE, 1982).

## **7 FOTOSÍNTESE**

Após este enfoque dado sobre o desenvolvimento das plantas forrageiras, torna-se necessário o entendimento de como isso ocorre em termos fisiológicos na planta, pois conhecendo as respostas da plantas aos fatores interferentes na produtividade, o homem passa a ser a ferramenta essencial para gerenciar o manejo, tipo e número de animais, assim como estratégias de corte, de forma a manter a capacidade produtiva da planta forrageira em questão. Assim, a fotossíntese pode ser considerada como principal meio fisiológico da planta garantir sua perenidade.

A luz solar é a fonte primária de toda a energia que mantém a biosfera de nosso planeta. Para essa energia luminosa ser utilizada, é necessário que ela primeiro seja absorvida. A substância que absorve luz é denominada pigmento. A maioria dos pigmentos absorvem somente um determinado comprimento de onda e transmitem ou refletem os comprimentos de onda que não são absorvidos. O padrão de absorção da luz por um pigmento é conhecido como espectro de absorção de cada substância.

Por meio da fotossíntese, as plantas superiores em geral, e até mesmo algas e alguns tipos de bactérias, convertem a energia física da luz solar em



energia química. Este processo é essencial para a manutenção de todas as formas de vida aqui existentes.

Desse modo, a fotossíntese pode ser definida como um processo físico-químico, mediante o qual os organismos fotossintéticos sintetizam compostos orgânicos a partir de matéria-prima inorgânica, na presença de luz solar (RAVEN et al., 2001).

A fotossíntese é um processo bastante complexo podendo ser analisado em duas etapas: uma etapa fotoquímica, com a presença obrigatória de luz, também chamada de fase clara, e uma segunda etapa, bioquímica ou ciclo fotossintético de redução do carbono, diferenciada segundo o grupo fotossintético ao qual a planta pertence.

A luz é transmitida em ondas e absorvida ou emitida em partículas chamadas de fótons. Assim, para que a fotossíntese ocorra, é necessário que os pigmentos fotossintéticos (clorofilas) absorvam a energia de um fóton de dado comprimento de onda e, posteriormente, utilizem essa energia para iniciar uma cadeia de eventos da fase fotoquímica (LARCHER, 2000).

Na membrana dos tilacóides dos cloroplastos estão inseridos os quatro componentes que participam dos eventos da fase fotoquímica, separados em dois fotossistemas (PS). Por sua vez, o fotossistema (PS) é composto de duas partes: a primeira consta do complexo coletor de luz (LHC), formado por moléculas de clorofila agrupadas, ou seja, são proteínas ligadas a pigmentos (clorofilas, carotenóides), e a segunda é o complexo core (CC). Sendo assim, o PSII, por exemplo, é formado pelo CCII e LHCII.

A luz é captada pelas moléculas de clorofila em qualquer parte do complexo antena e, posteriormente, transferida aos centros de reação dos PS II e I (P680 e P700, respectivamente). Nesses, especialmente no PSII, ocorrem as primeiras reações fotoquímicas, dando início à conversão da energia luminosa em energia química (KRAUSE e WEIS, 1991). Na primeira reação fotoquímica, um elétron é

transferido do P680 (molécula de clorofila especial), que se encontra no estado excitado singlete (P680\*) à feofitina a. Tal processo denomina-se separação de carga. Da feofitina, o elétron é transferido ao acceptor  $Q_A$ . Quando a plastoquinona  $Q_A$  está completamente reduzida, o centro de reação fica num estado "fechado". A separação de carga cria um forte poder oxidante, o  $P680^+$ . Esse oxidante recebe um elétron do doador secundário z, que, por sua vez, é reduzido por um elétron proveniente da oxidação da molécula de água.

Posteriormente, numa etapa lenta, o elétron de  $Q_A$  reduzida é transferido à quinona  $Q_B$ . Após recepção de dois elétrons,  $Q_B$  recebe dois prótons, desloca-se ao centro de reação e submerge-se no reservatório de plastoquinona, que dá continuação ao transporte de elétrons até o PS I (GOVINDJEE, 1990). O centro de reação fica num estado "aberto", quando, após um período de escuridão, todo  $Q_A$  passa ao estado oxidado. Os principais produtos da fase fotoquímica são o ATP e o poder redutor ( $NADPH_2$ ).

Na etapa bioquímica são utilizados o ATP e  $NADPH_2$ , produzidos durante a etapa fotoquímica da fotossíntese. Esta etapa será explicada mais à frente com a diferenciação dos grupos fotossintéticos ( $C_3$ ,  $C_4$  e CAM).

A produção fotossintética bruta dos vegetais depende de fatores externos, como concentração de  $CO_2$  e  $O_2$ , disponibilidade de água e de nutrientes, temperatura e luz, e de fatores internos, como a dimensão, forma, idade e disposição arquitetônica das folhas, conteúdo de pigmentos das folhas e tipo de ciclo de fixação de  $CO_2$ .

Percebemos o importante papel da luz na fotossíntese, pois irá desencadear o processo de transferência de elétrons à nível da membrana dos tilacóides, fundamental para a continuação do processo, ou seja, fornecendo energia para a etapa de fixação do  $CO_2$ . Entretanto, a capacidade fotossintética de uma planta pode ser severamente reduzida quando exposta a níveis de radiação que excedam os requeridos para saturar a fotossíntese (KYLE e OHAD, 1987). Este fenômeno, denominado hoje, por consenso, como **fotoinibição**, recebeu anteriormente

outras denominações, como fotoinativação, fotoxidação, fotolabilidade e solarização (POWLES, 1984), mais ocorrente em leguminosas e gramíneas temperadas, pois apresentam ponto de saturação por luz com menores quantidades de radiação incidente. Este fenômeno é melhor descrito no tópico sobre a radiação solar.

O nível de eficiência fotossintética de folhas novas está na dependência do ambiente em que elas se desenvolvem. Se a pastagem é constituída de espécie forrageira com hábito de crescimento prostrado, o desenvolvimento de folhas novas ocorrerá em um ambiente de baixa intensidade luminosa, terá menor capacidade fotossintética (WOLEDGE, 1971), o mesmo acontecendo para as folhas de perfilhos que iniciam o crescimento da base de touceiras de espécies com hábito de crescimento cespitoso.

### **7.1 Grupos Fotossintéticos**

Quanto ao mecanismo de redução do  $\text{CO}_2$ , ou seja, a fase bioquímica da fotossíntese, as plantas podem ser classificadas em três grupos: plantas  $\text{C}_3$ , plantas  $\text{C}_4$  e plantas CAM (metabolismo do ácido crassuláceo).

As plantas  $\text{C}_3$  apresentam a enzima Rubisco nas células do mesófilo. Esta enzima possui duas atividades, a carboxilase e a oxigenase. Esta, na segunda fase da fotossíntese, quando atua como oxigenase, esta reage com a ribulose 1,5-bisfosfato formando duas moléculas de ácido fosfoglicérico (PGA). Esta etapa é denominada de carboxilação. Na segunda etapa, denominada de fase de redução, o PGA é reduzido a um açúcar de três carbonos, a Triose-P, por isso denominada de plantas  $\text{C}_3$ . Nesta reação, utiliza-se o ATP e o "poder redutor" ( $\text{NADPH}_2$ ). Numa próxima etapa ocorre a regeneração do aceitador inicial de  $\text{CO}_2$ , a ribulose 1,5-bisfosfato. A última etapa é denominada de síntese de produtos (açúcares, carboidratos, aminoácidos, gorduras, ácidos graxos e ácido carboxílicos). Entretanto, quando a Rubisco atua como oxigenase forma uma molécula de PGA e uma de fosfoglicolato, iniciando o processo denominado **fotorrespiração**.

Na presença de grandes quantidades de  $\text{CO}_2$ , a enzima Rubisco catalisa a carboxilação de ribulose 1,5-bifosfato com alta eficiência. Sob tais condições, a eficiência termodinâmica para o ciclo de Calvin é a próxima de 90 % e a eficiência termodinâmica final para fotossíntese é de aproximadamente 33 %, pois a maior parte da energia luminosa é perdida na produção de ATP e NADPH pelas reações luminosas. A atividade de oxigenase da Rubisco combinada com a via de restauração, consome  $\text{O}_2$  e libera  $\text{CO}_2$ , um processo chamado fotorrespiração.

Contrariamente à respiração mitocondrial, freqüentemente chamada de "respiração no escuro", a fotorrespiração, a qual ocorre somente na luz, é um processo de desperdício, não produzindo nem ATP nem NADH. E, em algumas plantas, até 50 % do carbono fixado na fotossíntese pode ser reoxidado a dióxido de carbono durante a fotorrespiração (RAVEN et al., 2001).

As plantas  $\text{C}_4$  apresentam uma estrutura denominada de "anatomia Kranz", que se caracteriza por um feixe vascular bastante desenvolvido, rodeado por células denominadas células da bainha dos feixes vasculares, que apresentam cloroplastos sem grana. Em volta dessas células existem as células mesofílicas, com cloroplastos com grana. A fixação inicial de  $\text{CO}_2$  ocorre no citossol das células mesofílicas, onde o  $\text{CO}_2$  reage com o fosfoenolpiruvato, via enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcarboxilase) para formar oxalacetato. Posteriormente, o oxalacetato pode ser reduzido a malato com utilização de  $\text{NADPH}_2$  ou pode ser deaminado a aspartato, onde tanto o malato quanto o aspartato são formados por quatro carbonos ( $\text{C}_4$ ). Posteriormente, os ácidos de quatro carbonos, malato ou aspartato, são transportados até as células da bainha dos feixes vasculares, onde são descarboxilados, liberando  $\text{CO}_2$  e produzindo piruvato. O  $\text{CO}_2$  liberado é refixado via ciclo de Calvin, através da enzima Rubisco, enquanto o piruvato retorna às células mesofílicas, onde é convertido em fosfoenolpiruvato, regenerando o acceptor inicial de  $\text{CO}_2$ . As plantas  $\text{C}_4$  podem ser divididas em três subtipos, dependendo da enzima descarboxilativa usada nas células da bainha dos feixes vasculares.

Finalmente, as plantas tipo CAM (metabolismo ácido das crassuláceas), ao contrário das outras ( $C_3$  e  $C_4$ ), abrem os estômatos à noite e os fecham durante o dia. Este pode ser considerado um mecanismo de adaptação destas plantas a regiões áridas, no sentido de minimizar a perda de água. O mecanismo de fixação de  $CO_2$  é bastante similar ao mecanismo das plantas  $C_4$ , entretanto nas plantas CAM as duas vias de fixação de  $CO_2$  (Rubisco e PEPcarboxilase) estão separadas temporalmente. Inicialmente, o  $CO_2$  é fixado à noite, via enzima PEPcarboxilase, utilizando PEP como acceptor e formando oxalacetato que em seguida é reduzido a malato. O malato se acumula no vacúolo à noite, acidificando-o. No dia seguinte, com os estômatos fechados, o malato sai do vacúolo e se descarboxila, por ação da NADP-enzima málica, em piruvato e  $CO_2$ . O  $CO_2$  liberado internamente não escapa da folha, sendo refixado via ciclo de Calvin, através da Rubisco. A elevada concentração interna de  $CO_2$  favorece a atividade carboxilativa da Rubisco.

Gramíneas tropicais possuem ciclo de fixação de  $CO_2$  conhecido como  $C_4$ , já as gramíneas temperadas e as leguminosas tropicais e temperadas possuem ciclo  $C_3$ . Agora, far-se-á uma comparação entre as plantas  $C_3$  e as plantas  $C_4$ , comentando suas vantagens e desvantagens. Em ambas o local de fixação do  $CO_2$  é nos cloroplastos das células do mesófilo foliar, no entanto, espécies  $C_3$  saturam-se de luz em intensidades luminosas mais baixas do que espécies  $C_4$ .

A fotossíntese geralmente é mais eficiente em plantas  $C_4$  que em plantas  $C_3$ , apesar da fixação do  $CO_2$  em plantas  $C_4$  possuir um custo energético maior que em plantas  $C_3$  (RAVEN et al., 2001). Para cada molécula de  $CO_2$  fixada na via  $C_4$ , uma molécula de PEP precisa ser regenerada ao custo de dois grupos fosfato de ATP. Além disso, plantas  $C_4$  necessitam de cinco moléculas de ATP para fixar uma molécula de  $CO_2$ , enquanto plantas  $C_3$  precisam somente de três. Uma pergunta interessante seria por que plantas  $C_4$  utilizaram um modo energeticamente mais caro para fornecer  $CO_2$  para o ciclo de Calvin.

A alta concentração de  $CO_2$  e baixa de  $O_2$  limitam a fotorrespiração. Consequentemente, plantas  $C_4$  têm uma vantagem diferente sobre as plantas  $C_3$

porque o  $\text{CO}_2$  fixado pela via  $\text{C}_4$  é essencialmente bombeado das células do mesófilo para dentro das células de bainha de feixe, mantendo então uma alta razão de  $\text{CO}_2$  em relação a  $\text{O}_2$ , no sítio de atividade da Rubisco. Esta alta razão  $\text{CO}_2:\text{O}_2$  favorece a carboxilação de RuBP. Além disso, uma vez que o ciclo de Calvin e a forrespiração estão localizados na camada interior de células da bainha do feixe, qualquer  $\text{CO}_2$  liberado pela fotorrespiração para camada exterior do mesófilo pode ser fixado pela via  $\text{C}_4$  que opera lá. Pode-se então evitar a perda de  $\text{CO}_2$  liberado pela fotorrespiração das folhas.

Comparando-se ainda mais as plantas  $\text{C}_3$  com as plantas  $\text{C}_4$ , estas últimas são superiores na utilização do  $\text{CO}_2$  disponível, devido, em parte, à atividade da PEP carboxilase que não é inibida pelo  $\text{O}_2$ . Como resultado, as taxas de fotossíntese líquida, isto é, a taxa de fotossíntese total menos a perda devida à fotorrespiração, de gramíneas  $\text{C}_4$ , por exemplo, podem ser duas a três vezes maiores que as taxas de gramíneas  $\text{C}_3$  nas mesmas condições ambientais (RAVEN et al., 2001). Resumindo, ganha-se em eficiência pela eliminação da fotorrespiração em plantas  $\text{C}_4$ .

As plantas  $\text{C}_4$  evoluíram primariamente nos trópicos e estão especialmente adaptadas a altas intensidades luminosas, altas temperaturas e seca. A faixa de temperatura ótima para plantas com fotossíntese  $\text{C}_4$  é muito maior que para as com fotossíntese  $\text{C}_3$ , e as plantas  $\text{C}_4$  crescem mesmo a temperaturas que poderiam ser letais para muitas espécies  $\text{C}_3$ . Devido à utilização mais eficiente do dióxido de carbono, as plantas  $\text{C}_4$  podem atingir a mesma taxa de fotossíntese das plantas  $\text{C}_3$ , porém com menor abertura estomática e conseqüentemente menor perda de água. Além disso, as plantas  $\text{C}_4$  têm três a seis vezes menos Rubisco que as plantas  $\text{C}_3$ , e todo o conteúdo de nitrogênio foliar das plantas  $\text{C}_4$  é menor que em plantas  $\text{C}_3$ , portanto, as plantas  $\text{C}_4$  são capazes de utilizar o nitrogênio mais eficientemente que as plantas  $\text{C}_3$ .

## 7.2 Índice de Área Foliar

A taxa de crescimento forrageiro é uma função do Índice de Área Foliar (IAF) e da eficiência fotossintética das folhas, aumentando com a idade da planta, que terá maior capacidade de interceptar a luz incidente.

A fotossíntese e o potencial de crescimento máximo são atingidos quando houver folhas em número suficiente para interceptar cerca de 90 % da luz incidente, quando todos os outros fatores de crescimento para planta forem favoráveis. Neste ponto, considera-se o IAF "ótimo". O Índice de Área Foliar "crítico", é quando 95% da luz incidente é interceptada (GOMIDE, 1994).

Se o IAF aumentar muito, a produção de matéria seca não acompanhará devido à grande quantidade de folhas sombreadas e folhas velhas, menos eficientes fotossinteticamente, afetado a produção final, tanto vegetal quanto animal. Com isso, o pastejo é de suma importância, retirando folhas velhas, perfilhos maduros e material morto, melhorando a penetração de luz até a superfície do solo, estimulando o aparecimento de novos perfilhos.

Após a desfolhação, a capacidade fotossintética do dossel depende da quantidade e do potencial fotossintético do tecido remanescente. Após a desfolhação de um dossel com alto IAF, esse potencial é reduzido devido às baixas intensidades luminosas experimentadas pelas folhas remanescentes, antes da desfolhação (WOLEDGE, citados por SILVA et al., 1997). O que se segue é um período em que a fotossíntese por unidade de IAF aumenta, em decorrência da adaptação das folhas velhas e da produção de novas folhas (PARSONS, citados por SILVA et al., 1997). Isso demonstra que uma relação simples entre IAF e fotossíntese do dossel não existe.

Para SILVA et al. (1997), sob lotação contínua, a máxima produtividade animal requer a manutenção de baixos valores de IAF, nos quais uma grande proporção do tecido produzido é efetivamente colhido, embora as taxas de fotossíntese e de produção bruta de parte aérea sejam menores que seus

máximos. A quantidade de tecido perdido por senescência e morte pode ser menor sob lotação contínua do que sob desfolhação intermitente.

### **7.3 Fotoassimilados**

A regulação da distribuição de fotoassimilados entre várias vias metabólicas e órgãos na planta é um importante problema, complexo e pobremente entendido.

Parte do carbono recentemente fixado ou fotoassimilado em uma folha (fonte) é retido na própria folha e o resto é distribuído para vários tecidos e órgãos não fotossintéticos. A distribuição ocorre em dois níveis: alocação e partição.

Alocação refere-se ao destino metabólico do carbono recentemente assimilado na fonte ou liberado para o dreno. O carbono recentemente assimilado pode ser alocado para diversas funções metabólicas na fonte ou no dreno. Na fonte existem 3 principais usos para fotoassimilados: metabolismo na folha e manutenção da biomassa foliar, estocagem a curto prazo, ou exportação para outras partes da planta (HOPKINS, 1995).

No metabolismo foliar e manutenção da biomassa, parte do carbono é alocado para as necessidades metabólicas imediatas da folha. Essas necessidades incluem a manutenção da estrutura da célula, síntese adicional de biomassa foliar e manutenção do aparato fotossintético. Boa parte desse carbono é metabolizado através da respiração, para suportar as atividades contínuas de síntese.

Já na estocagem, sob regime normal de luz (dia-noite), os vegetais enfrentam o dilema da fotossíntese ser restrita a algumas horas do dia, tendo o suprimento de fotoassimilados para o crescimento que ser mantido durante as 24 horas do dia (HOPKINS, 1995). Uma solução parcial é a alocação de parte do carbono fixado recentemente para estocagem nas folhas, raízes e colmo. Muitas plantas estocam a maior parte do seu carbono como amido e uma pequena quantidade na forma de sacarose. O carbono estocado na folha serve primariamente como um tampão contra flutuações nos níveis metabólicos foliares e quando requerido, disponibiliza uma realocação para o metabolismo.



Segundo HOPKINS (1995), alternativamente, muitas plantas parecem programadas para a manutenção de uma razoável taxa constante de translocação e suprimento para tecidos dreno. Reservas foliares estarão disponíveis para realocação à noite ou durante períodos de estresses, quando a fotossíntese é muito baixa ou inexistente. Em plantas que estocam tanto amido quanto sacarose, existem geralmente dois "pools" de sacarose, um no citoplasma e outro vacuolar (maior, mais lento e serve como primeira fonte de sacarose para exportação à noite). Para estas plantas, somente quando o "pool" vacuolar é diminuído é que o amido estocado no cloroplasto será mobilizado.

Aproximadamente metade do carbono recentemente assimilado é alocado para imediata exportação da folha via floema, podendo ser estocado no caminho. Na folha, esse estoque de carboidratos ajuda no tamponamento e suprimento de carbono nos momentos em que as taxas de translocação através do floema estejam reduzidas.

A regulação da alocação é um processo complexo, envolvendo várias vias metabólicas. Alocação dentro de uma folha fonte é, em grande extensão, programado geneticamente, porém existe um forte componente do desenvolvimento. Folhas jovens, por exemplo, retém grande proporção do seu carbono para o crescimento, porém, em folhas maduras, a proporção de carbono alocado para exportação aumenta. Em folhas de soja existe uma mudança correspondente a atividade de enzimas como a invertase ácida e a sacarose sintase. A atividade dessas duas enzimas de degradação é alta em folhas jovens, em rápida expansão da sua área foliar, o que reflete a necessidade de metabolizar sacarose nos estágios iniciais do desenvolvimento, quando a folha está funcionando primariamente como dreno.

Com o amadurecimento, a folha alcança a auto-suficiência fotossintética, reduzindo a necessidade e a capacidade de importar assimilados, e o metabolismo da folha se alterada síntese para a exportação de sacarose.

A alocação de assimilados entre a estocagem e a exportação tem sido extensivamente descrita (CRONSHAW et al., 1986), porém existem poucas respostas à pergunta de como essa alocação é regulada. Em algumas plantas, o nível de amido flutua diariamente, sendo maior durante o dia. A taxa de exportação da sacarose parece similar, porém com menores flutuações diárias.

As duas enzimas chave na regulação metabólica de amido e sacarose são 1,6 bifosfatase e SFS, podendo esperar que fatores que influenciem a alocação afetem, ao menos em parte, a atividade destas, como confirmado por HENDRIX e HUBER (1986).

A distribuição do carbono recentemente assimilado, entre drenos competidores, referida como partição, é determinada pela força do dreno. Em uma planta no estágio vegetativo, os principais drenos são os meristemas e folhas em desenvolvimento no ápice da parte aérea, raízes e tecidos de caules não fotossintéticos. Com o início do crescimento reprodutivo cria-se drenos adicionais. Se o número de drenos é reduzido, uma correspondente proporção de fotoassimilados é direcionada para cada dreno remanescente.

A partição de fotoassimilados entre drenos competidores depende primariamente de 3 fatores: a natureza das conexões vasculares entre fonte e dreno, a proximidade do dreno para a fonte e a força do dreno. A translocação é facilitada por conexões vasculares diretas, onde cada folha é conectada ao sistema vascular principal do caule por menores vasos. Experimentos tem mostrado que fotoassimilados se movem preferencialmente para as folhas dreno acima e na mesma linha da fonte. Estas folhas dreno são diretamente conectadas com a folha fonte, enquanto que folhas dreno em linhas diferentes não estão conectadas diretamente, devendo os fotoassimilados percorrer conexões radiais extensas entre elementos crivados.

Um dos mais significativos fatores na determinação da direção da translocação é a força do dreno. A força do dreno é uma medida da capacidade de um dreno acumular metabólitos (WARING e PATRICK, 1975), dada pelo produto

do tamanho do dreno pela sua atividade (taxa de absorção). Essa força sofre influência dos fatores ambientais, contudo, existe uma marcada propensão de translocação para o dreno mais estreitamente relacionado. No estágio vegetativo, os fotoassimilados de uma jovem folha fonte próximo ao topo da planta são translocados preferencialmente para o ápice do caule, enquanto folhas mais velhas não senescentes e próximas da base da planta, preferencialmente suprem as raízes. Folhas intermediárias podem igualmente translocar em ambas as direções, sendo relacionada com a magnitude do gradiente de pressão hidrostática no elemento crivado.

Em função da força do dreno ser intimamente relacionada com a produtividade e produção, mais estudos tem sido conduzidos, em particular com o enchimento de grãos, tais com milho. Esse dreno torna-se dominante (tabela 1). O papel dominante do desenvolvimento do grão é também mostrado em experimentos com trigo. Quando a fotossíntese foi limitada por uma redução ni nível de luz, a proporção de fotoassimilado marcado na folha bandeira aumentou de 49 para 71 %. Nesse caso, a diferença surgiu de uma equivalente redução na proporção translocada para baixo, no caule.

Tabela 1 – Padrão de distribuição de fotoassimilados (% do ganho de massa seca total durante o enchimento dos grãos) em plantas de sorgo submetidas a altas e baixas concentrações de CO<sub>2</sub> (400 µl l<sup>-1</sup> e 250 µl l<sup>-1</sup>)

Partição	Nível de CO <sub>2</sub>	
	Alto	Baixo
Grãos	71,5	87
Raízes	18	4
Outros	10,5	9

Fonte: FISHER e WILSON, 1975.

Existem observações de que o turgor celular e os hormônios vegetais influenciam a força do dreno (SMITH e MILBURN, 1980), modificando a partição dos fotoassimilados, assim como o suprimento de nitrogênio (BELANGER et al., 1992, apud LEMAIRE, 1997).

RYLE e POWELL (1975), citados por LEMAIRE (2001) indicaram que após a desfolhação a proporção de carbono alocado nas raízes diminuiu. Essa observação confirma os estudos de muitas espécies  $C_3$  e  $C_4$  cujo crescimento radicular cessou após a remoção de 50% ou mais da área foliar (RICHARDS, 1993, apud LEMAIRE, 2001). O mesmo autor indicou que a prioridade de alocação de assimilado para a parte aérea pode ser considerada como uma resposta adaptativa da planta a desfolhação, permitindo a planta restaurar sua área foliar rapidamente para captura de luz e assim suprimento de carbono para novo crescimento.

#### **7.4 Reservas Orgânicas x IAF**

Segundo CARNEIRO (1997), os determinantes fisiológicos do crescimento de plantas e acúmulo de forragem em pastagens, onde área foliar é removida constantemente ou a intervalos definidos, contrasta com os das culturas anuais onde órgãos específicos (na maioria dos casos o "dreno" principal) são colhidas ao final do ciclo da planta. Em pastagens, devido ao fato das folhas operarem tanto com "fontes" como "drenos", a desfolhação resulta num período onde o crescimento e acúmulo são limitados pelo suprimento de fotoassimilados, embora a severidade dessa limitação dependa da espécie e da intensidade de desfolhação.

Os responsáveis pela manutenção da sobrevivência dos tecidos remanescentes e da respiração celular, segundo alguns autores citados por CARVALHO et al. (2001), logo após o corte ou pastejo, são as reservas orgânicas e o IAF remanescente. A área foliar remanescente após a desfolhação assume importância para aumentar o vigor da rebrotação devido à imediata produção de carboidratos pela fotossíntese, proporcionando à planta menor tempo de dependência sobre o nível de carboidratos de reserva para sua recuperação. Para gramíneas tropicais o efeito das reservas é mais importante quando os cortes são mais drásticos, com a conseqüente redução da área foliar remanescente (CORSI e NASCIMENTO JR, 1994). De modo geral, logo que a planta inicia a rebrotação e há aumento do IAF, as reservas não atuam mais como energia de rebrotação e passam novamente a ser acumuladas.

Para ZIMMER et al. (1988), o efeito das reservas orgânicas na rebrotação pode, em parte, ser compensada por uma boa área foliar remanescente, resultante de cortes ou pastejos menos drásticos que possibilitarão o reinício de crescimento da pastagem. O IAF é, segundo PETERSON (1970), um atributo estreitamente relacionado com o manejo da pastagem e com a capacidade potencial de rebrotação da forrageira. Cabe ressaltar que valores baixos de IAF indicam um relvado pouco denso enquanto que, altos, indicam um relvado denso. Para cada espécie forrageira e condições de crescimento existe um IAF que promove um nível ótimo de crescimento, pois este possibilita um máxima interceptação da luz e uma melhor taxa de fotossíntese.

Para BROUGHAM, citado por SILVA et al., 1997, após a desfolhação, metabólitos para a produção de novos perfilhos e estrutura de raízes são originados da fotossíntese existente ou das reservas metabólicas acumuladas nas raízes e pontos de crescimento durante períodos anteriores à rebrotação. Se a área foliar remanescente é pequena ou de baixa eficiência fotossintética, as reservas orgânicas serão mais necessárias. Quando a desfolhação é freqüente e intensa, as reservas orgânicas diminuem na planta e a rebrotação será mais lenta.

Quando a pastagem é utilizada de forma contínua, sem que haja tempo para o restabelecimento de um nível mínimo de reservas através da fotossíntese, as plantas desfolhadas debilitam-se e acabam por desaparecer, cedendo lugar às espécies indesejáveis (RODRIGUES et al., 1987), dando início ao processo de degradação das pastagens.

O progressivo aumento de folhas por perfilho e de perfilhos por planta determina o aumento do IAF do relvado e, então, o rendimento forrageiro, via crescente percentual de interceptação e captura de energia luminosa (BROUGHAM citado por GOMIDE, 1997).

## 8 RADIAÇÃO SOLAR

O efeito de radiação é o determinante básico do crescimento das plantas através dos seus efeitos sobre a fotossíntese e outros processos fisiológicos, como a transpiração e a absorção de água e de nutrientes. Assim, aumentos na produtividade, principalmente em plantas  $C_4$ , estão bastante relacionados com aumentos na intensidade luminosa, devido ao importante papel deste fator de crescimento na fotossíntese. No entanto, a capacidade fotossintética das plantas pode ser severamente reduzida quando exposta a altos níveis de radiação que excedem os requeridos para saturar a fotossíntese (KYLE e OHAD, 1987), fenômeno este denominado **fotoinibição**. Estes são, sem dúvida, grandes motivos para que a relação seja negativa entre a produção e qualidade das forrageiras.

Por intermédio da técnica de medição de fluorescência da clorofila *a*, tem sido comprovado que o principal alvo do dano fotoinibitório é o fotossistema II (PSII) (BARBER e ANDERSON, 1992). Após a inativação inicial do transporte de elétrons e perda do rendimento quântico fotoquímico, o subsequente evento fotoinibitório é o dano irreversível na proteína  $D_1$ , uma das proteínas essenciais do centro de reação do PSII (BARBER, 1992; ARO et al., 1993).

A absorção e a utilização fotossintética da energia radiante pela comunidade vegetal estão relacionadas com a quantidade de energia recebida pelas folhas de forma individual, e pelas plantas como um todo.

Num determinado instante, os elementos fotossintéticos da comunidade de plantas compreendem uma série de estruturas de diferentes idades que estão sujeitas não somente aos efeitos do clima, mas também a outras restrições do ambiente, como o sombreamento (PEARCY e SIMS, 1994, apud LEMAIRE, 1997). Muito embora altas taxas de fotossíntese possam ser observadas numa folha individualmente, o uso mais eficiente da energia é atingido pela planta como um todo (RODRIGUES et al., 1987). Apesar disso, a redução na fotossíntese na seca está mais relacionada à baixa temperatura (abaixo de 15 °C) do que a baixa intensidade luminosa. Mesmo quando os outros fatores estão favoráveis, a

temperatura abaixo de um ponto crítico, é suficiente para reduzir a eficiência fotossintética.

Respostas de plantas à radiação podem ser divididas entre aquelas relativas à qualidade, densidade ou duração da luz, interferindo no crescimento pela variação estacional que ocorre durante o ano. DEINUM et al., citados por ZIMMER et al. (1988), observaram que a intensidade luminosa por si só não afetou a porcentagem de folhas, mas esta interagiu com a idade da planta. A alta intensidade luminosa proporcionou maior porcentagem de folhas com rebrote de 2 semanas do que a rebrota de 5 semanas.

A maioria das plantas forrageiras tropicais são plantas de sol e não apresentam tolerância desenvolvida ao sombreamento, devendo apresentar redução no crescimento em condições onde a competição por luz ocorrer devido ao sombreamento pelas plantas vizinhas. Resultados apresentados por WILSON (1982) mostram que a diminuição na quantidade e qualidade de luz provocada pelo sombreamento levou à redução a digestibilidade e ao aumento na proporção de parede celular. A capacidade fotossintética de folhas sombreadas é menor que a observada em folhas ao sol.

Muitos autores (MORGAN e SMITH, 1981; CASAL e SMITH, 1989; BALLARÉ et al., 1991b; APHALO e BALLARÉ, 1995, todos citados por LEMAIRE, 1997) têm demonstrado que a maioria das plantas são capazes de mudar sua morfologia e seu padrão de alocação de carbono em resposta à mudanças na qualidade de luz por meio de fotorreceptores sensíveis tanto a relação V/VD (fitocromos) como a luz azul (criptocromos). ROBIN et al. (1992) demonstraram em *Trifolium repens* que um enriquecimento de luz vermelha extrema aumentou a área de lâmina e o comprimento do pecíolo de folhas em expansão. *Trifolium repens* pode ser considerada como uma espécie que evita a sombra com uma estratégia composta por dois elementos, a exploração de espaço através da modulação pelo fitocromo de taxa de alongamento de entrenós e ramificação e, a exploração de espaço através da produção e posicionamento de nova área foliar pelo aumento do

comprimento do pecíolo. GAUTIER et al. (1997, 1998), citados por LEMAIRE (2001), demonstraram que o decréscimo na luz azul na sombra também tem influência no hábito de crescimento da planta através do aumento do comprimento do pecíolo e ângulo do pecíolo da horizontal, e pelo aumento dos estolões acima do solo permitindo pontos de crescimento alcançarem mais luz. Essa alta resposta morfogenética do trevo branco ao sombreamento confere a essa espécie uma alta competitividade por luz em relvados mistos (DAVIDSON e ROBSON, 1985). Assim, quando a competição por luz dentro do relvado aumenta e razão V/VD e luz azul diminui no dossel, diminui o comprimento do pecíolo e o tamanho da lâmina aumenta, enquanto a emergência de gemas axilares cessa e os entrenós do estolão alonga-se mais rapidamente. O resultado dessas mudanças na morfogênese da planta é que as superfícies foliares são posicionadas na camada bem iluminada do dossel, e os pontos de crescimento do estolão podem escapar da área sombreada a talvez encontre um local com melhor iluminação onde a ramificação (perfilhamento) possa ser reativada por meio da exploração da fonte luminosa do local (SIMON et al., 1989, apud LEMAIRE, 2001).

A adaptação morfogênica permite a planta otimizar seu suprimento de carbono, mas é apenas benéfico se alguns pontos de crescimento do estolão alcançarem locais iluminados. Quando a planta foge do habitat sombreado, seu suprimento de carbono é baixo devido as folhas estarem sombreadas e, além disso, maior proporção de carbono é alocado nos entrenós do estolão e para alongamento do pecíolo, de modo que quantidade de assimilados alocados nas raízes para o seu crescimento e manutenção e para absorção de nutrientes é muito baixa e insuficiente para manter a demanda para o crescimento da parte aérea por um longo período antes da exploração de novos habitats iluminados tornar-se possível. O hábito de crescimento estolonífero de trevo branco confere a espécie a capacidade de explorar espacialmente microambientes (LEMAIRE e CHAPMAN, 1996), porém leva a um rápido declínio na população de plantas num habitat sombreado uniforme quando as folhas não podem alcançar a luz tanto



vertical (comprimento do pecíolo) como horizontal (entrenós do estolão) como uma estratégia de fuga a sombra.

Para espécies de gramíneas a qualidade de luz também tem efeito sobre a morfogênese da planta (CASAL et al., 1987). DEGERIBUS et al. (1983) verificaram que o decréscimo na razão V/VD dentro do dossel provoca redução no perfilhamento de *Lolium* spp.. GAUTIER et al. (1999), apud LEMAIRE (2001) demonstraram que tanto a redução no fluxo de fóton fotossintético (quantidade de luz) e, ou, redução da razão V/VD têm efeito no perfilhamento de *Lolium perenne*, enquanto redução na luz azul não tem efeito.

GAUTIER et al. (1999) verificaram que o efeito quantitativo do sombreamento (redução de fluxo fotossintético) reduziu principalmente a taxa de aparecimento de folhas e levemente o "site filling", enquanto o efeito qualitativo do sombreamento (redução da razão V/VD) teve efeito principalmente no "site filling" e não teve efeito na taxa de aparecimento de folhas.

O fotoperíodo, por ser menos variável em regiões de clima tropical, apresentou, segundo WILSON (1982), efeitos pequenos e inconsistentes sobre a qualidade de forrageiras, à exceção do estímulo ao florescimento, que reduz a digestibilidade pelo aumento acelerado da relação lâmina/colmo. Por outro lado, a nebulosidade e o sombreamento tendem a diminuir o valor nutritivo da forragem (VAN SOEST, 1994).

Segundo CLARK (1981), estudos pioneiros já demonstraram que a luz não exerce papel direto na composição mineral das plantas, contudo exerce pronunciado efeito sobre os diversos processos biológicos, como a fotossíntese, transpiração, respiração, síntese de clorofila, síntese da rubisco, síntese de cloroplastos, fotomorfogênese, dentre outros, que, em conjunto, podem afetar acentuadamente a composição mineral das plantas. Provavelmente, a função mais importante da luz, em relação aos nutrientes minerais, seja o fornecimento de energia para os processos envolvidos com sua absorção e metabolização (SMITH, 1968; RAVEN, 1969).

A fotossíntese pode ser vista em função do tamanho do sistema fotossintético e da eficiência da unidade de superfície verde. Assim, na pastagem, as características da arquitetura foliar da comunidade vegetal determinam a quantidade de luz interceptada por unidade de área foliar (RODRIGUES et al., 1993).

Diferenças em resposta à desfolhação ocorrem em função de diferenças na remoção de área fotossintética e meristema, regeneração de gemas, florescimento, produção de sementes, reservas de sementes, reservas de sementes no solo e regeneração de plântulas. O efeito de desfolhações mais freqüentes e intensas tem sido atribuído a interceptação luminosa reduzida pelos tecidos fotossintéticos, esgotamento das reservas metabólicas das plantas, absorção reduzida de nutrientes e água e danos causados nos meristemas apicais ou esgotamento da reserva de sementes (SILVA et al., 1997).

## **9 TEMPERATURA**

Os fatores de ambiente atuam promovendo a deposição ou o esgotamento das reservas da planta. Fatores que estimulam o crescimento das plantas, geralmente levam ao esgotamento das reservas e à deposição de tecidos estruturais. A resposta é diferenciada dependendo da espécie.

A temperatura constitui importante fator abiótico determinante da distribuição, da adaptabilidade e da produtividade das plantas. A adaptabilidade das plantas a altas temperaturas pode ser medida em função de capacidade destas em manter a fotossíntese líquida (FL) sob temperaturas supraótimas, ou acima do ótimo requerido para a FL máxima (LARCHER, 1995).

Segundo WILSON (1982), a temperatura constitui o principal fator de ambiente que influencia na qualidade da forrageira. Sob altas temperaturas de crescimento, as forrageiras apresentam maior proporção de parede celular e mais baixa digestibilidade, tanto da folha quanto do colmo (WILSON et al., 1976). A

redução na digestibilidade com o aumento na temperatura pode ocorrer devido ao maior alongamento do colmo (WILSON, 1982; SILVA et al., 1987), além do aumento de lignificação da parede celular (VAN SOEST, 1994).

A temperatura determina a atividade específica de meristema por meio de seu efeito coordenado tanto na divisão celular como nas taxas de expansão de células. A resposta da TApF à temperatura é aproximadamente linear, enquanto a TAIF responde conforme a função de Gompertz (GASTAL et al., 1992). Portanto, o tamanho final da folha, que é determinado pela razão TAIF/TApF, aumenta rapidamente com o aumento da temperatura até alcançar a estabilização ou declínio leve em altas temperaturas. A resposta da TAIF a mudanças na temperatura do ápice da parte aérea parece quase imediato (STODDART et al., 1986). Para a maioria das gramíneas temperadas, a resposta da TAIF à temperatura é maior quando a planta é submetida ao desenvolvimento reprodutivo por meio da vernalização (PEACOCK, 1975b; PARSONS e ROBSON, 1980; GASTAL et al., 1992). A senescência de folhas é acelerada pela temperatura de forma semelhante a TApF, assim, a duração de vida da folha (DVF) permanece relativamente constante quando expressa em tempo térmico, haja vista que essa duração é geneticamente determinada.

As vias metabólicas são catalisadas por enzimas, que tem sua ação afetada pela temperatura. Com isso, taxas de crescimento e acúmulo de matéria seca, além de diversos outros processos, irão variar com a temperatura.

Segundo PEDREIRA et al. (1998), as temperaturas durante o dia devem ser "ótimas" para fotossíntese e acúmulo líquido de forragem, enquanto que à noite, as temperaturas mais baixas conservariam energia através da redução do metabolismo respiratório (menor transpiração). A temperatura "ótima" depende do estágio de desenvolvimento da planta, sendo mais baixa para crescimento vegetativo do que para reprodutivo, bem como da parte da planta considerada, onde a temperatura ótima é mais baixa para sistema radicular do que para parte aérea.

A temperatura afeta a produção de forragem através de seu efeito sobre os processos de divisão e expansão celular. Esse efeito varia com a espécie e o hábito de crescimento. DEINUM et al., citados por ZIMMER et al. (1988), observaram que temperaturas mais elevadas também tendem a reduzir a percentagem de folhas. Também ocorre uma interação entre intensidade luminosa e temperatura. A maior intensidade luminosa com a menor temperatura resulta em menor percentagem de folhas, já a menor intensidade luminosa associada a maior temperatura resulta em maior percentagem de folhas.

Segundo DEINUM et al. (1968), aumentos na temperatura podem reduzir o teor de proteína das plantas. No entanto, este efeito de temperaturas altas depende do grupo fotossintético e da intensidade e duração deste estresse. Os danos primários causados por temperaturas supraótimas afetam proteínas específicas da membrana dos tilacóides, reduzindo a atividade do PS II, antes do fechamento dos estômatos, da desnaturação de enzimas do estroma ou da alteração da integridade da célula (AL-KATIB e PAULSEN, 1989; SANTARIUS, 1975; THEBUD e SANTARIUS, 1982). Injúrias causadas por temperaturas altas na fotossíntese provavelmente ocorrem devido à dissociação física e funcional do complexo coletor de luz (LHC II) do PS II (BERRY e BJÖRKMAN, 1980). GOUNARIS et al. (1984) sugeriram que as perdas na atividade fotossintética ocorrem, em parte, devido à inabilidade do LHC II transferir energia de excitação para o complexo core do PS II. Recentemente, XU et al. (1995) trabalhando com trigo (*Triticum aestivum* L. cv. Len) submetido a diferentes variações de temperatura diurna/noturna (15/10, 25/20 e 35/30 °C) durante a fase de maturação, observaram maior senescência foliar, acentuada perda da integridade dos cloroplastos, aumento do volume do lúmen dos tilacóides e redução na área da membrana dos tilacóides com o aumento da temperatura.

O crescimento é, em geral, mais sensível às temperaturas baixas do que a fotossíntese, o que pode permitir o acúmulo de fotoassimilados em órgãos de

reserva quando o crescimento é reduzido, até uma temperatura crítica, abaixo da qual a fotossíntese é altamente afetada.

A respiração é extremamente responsiva à temperatura, podendo, altas temperaturas, restringir o acúmulo de reservas, taxas de crescimento, acúmulo de forragem e a própria sobrevivência da planta forrageira (PEDREIRA et al., 1998).

A baixa capacidade de aclimação em gramíneas tropicais pode ser devida à sua incapacidade de produzir novas folhas em baixas temperaturas. Na verdade, o potencial de produção mais elevado apresentado pelas espécies C<sub>4</sub> em baixa latitude é praticamente eliminado entre 40 e 50 ° de latitude (RODRIGUES & RODRIGUES, 1989).

LARCHER (1995) definiu três parâmetros para avaliar o efeito da temperatura na fotossíntese líquida (FL): o frio-limite (temperatura mínima para a FL), a temperatura ótima e calor-limite (temperatura máxima para a FL). Segundo o autor, a temperatura ótima para a fotossíntese líquida de plantas C<sub>3</sub> é menor que o ótimo para a capacidade fotossintética potencial (à saturação de CO<sub>2</sub>) e fotossíntese bruta em planta C<sub>4</sub>, em função das temperaturas altas que aumentam a taxa de fotorrespiração e respiração mitocondrial, em tecidos não-fotossintetizantes.

Para as forrageiras de clima temperado, a temperatura ótima de crescimento situa-se ao redor de 20 °C. Por outro lado, as espécies de clima tropical produzem pouco quando expostas a temperaturas de 15 a 17 °C, atingindo a máxima taxa de crescimento ao redor de 30 °C para as leguminosas e entre 35 a 40 °C para as gramíneas (WITHEMAN, 1980).

## **10 ÁGUA**

Dos muitos tipos de moléculas que circulam e estão contidas dentro da célula, de longe a mais comum é a água. A água se move de uma região onde o maior potencial hídrico é maior para uma região onde o potencial hídrico é menor.

Em soluções, o potencial hídrico é afetado pela concentração de partículas dissolvidas (solutos), à medida que a concentração das partículas de soluto aumenta, o potencial hídrico diminui. Na ausência de outros fatores (tais como a pressão) que afetem o potencial hídrico, as moléculas de água nas soluções movem-se de regiões com concentrações de solutos mais baixas (maior potencial hídrico) para regiões com concentrações de solutos mais altas (RAVEN et al., 2001). Dessa mesma forma, a água passa do solo à planta e dessa para a atmosfera.

Uma grande quantidade de água passa pela planta durante a estação de crescimento e somente uma fração muito pequena é usada no processo metabólico. A água é perdida para a atmosfera, pela transpiração, através dos estômatos (SMITH, 1975).

A necessidade de água varia entre as espécies e de acordo com as condições climáticas e edáficas. Radiação solar, temperatura e umidade relativa do ar e velocidade do vento são fatores que afetam a perda de água pela planta.

A água é absorvida e transpirada por uma planta simples em relação a quantidade de energia solar interceptada. Assim como para fontes minerais e N, a competição por água entre plantas individuais dentro da população de plantas é amplamente dirigida pela competição por luz. Além disso, a água não pode ser considerada exatamente como uma fonte para o crescimento da planta, mas como um meio de dissipar o excesso de energia solar recebida pelas folhas para evitar o excesso de temperatura e dessecação do tecido da planta. Assim, em algumas circunstâncias, as plantas podem derivar beneficência do sombreamento por suas plantas vizinhas apenas por meio do decréscimo na sua própria demanda de água. Porém, tal efeito positivo não pode ser mantido após as fontes de água no solo serem exauridas.

O transporte de água e minerais a longa distância nas plantas ocorre nos elementos condutores do xilema, que se estendem da raiz às folhas. Através das células da raiz, a água penetra nos elementos condutores e sai destes na folha,

sob a forma de vapor d'água, através da superfície das células do mesófilo para os espaços intercelulares. Quando os estômatos estão abertos, o vapor d'água se difunde nos espaços intercelulares saturados para atmosfera, em um processo chamado **transpiração**. A perda de água pela transpiração é resposta pela água que é conduzida das raízes em direção às folhas através do xilema (RAVEN et al., 2001). O evento chave no transporte de água é a abertura e o fechamento dos estômatos.

O transporte dos açúcares ocorre nos elementos condutores do floema. Os açúcares são sempre transportados da fonte para o dreno, isto é, das regiões de produção, como as folhas fotossintetizantes, para regiões de metabolismo ou armazenamento como os meristemas apicais ou raízes, respectivamente. Na fonte, a entrada de açúcares nos elementos condutores necessita de água, pois ocorre por osmose, sendo transportados ao longo de um gradiente de pressão de turgor da fonte para o dreno.

Segundo RAVEN et al. (2001), no início do século 18, Stephen Hales, médico inglês, observou que as plantas assimilam uma quantidade maior de água do que os animais. Ele calculou que um girassol absorve e transpira 17 vezes mais água que um ser humano a cada 24 horas. Nas plantas, aproximadamente 99 % da água absorvida nas raízes é liberada para o ar como vapor d'água. Essa perda de vapor d'água pelas plantas, conhecida como transpiração, pode envolver qualquer parte do organismo vegetal acima do solo, entretanto, as folhas são os principais órgãos da transpiração.

Por que as plantas perdem quantidades tão grandes de água na transpiração? Esta questão pode ser respondida considerando-se os requisitos para a principal função da folha, a fotossíntese, fonte de todo o alimento para a planta. A energia necessária vem da luz solar. Contudo, para obter uma fotossíntese máxima, a planta deve expor o máximo de sua superfície ao sol. Criando ao mesmo tempo uma grande superfície de transpiração. Porém, a luz solar é apenas um dos requisitos para a fotossíntese, pois os cloroplastos também precisam de dióxido de carbono, facilmente disponível para a planta, na atmosfera. Entretanto,

para a entrada de dióxido de carbono na célula vegetal, que se dá por difusão, ele deve estar em solução, pois a membrana plasmática é praticamente impermeável à forma gasosa do dióxido de carbono. Sendo assim, o gás deve entrar em contato com a superfície celular úmida. Toda vez que a água está exposta ao ar insaturado, a evaporação ocorre. Em outras palavras, a captação de dióxido de carbono para a fotossíntese e a perda de água pela transpiração estão ligadas de forma complexa na vida de uma planta fotossintetizante.

A transpiração, às vezes chamada de mal inevitável, pode ser extremamente danosa para uma planta. A transpiração excessiva (perda de água excedendo a absorção) retarda o crescimento de muitas plantas e causa a morte de muitas outras por desidratação. Apesar de sua longa história evolutiva, as plantas não desenvolveram uma estrutura que seja ao mesmo tempo favorável à entrada do dióxido de carbono, essencial para a fotossíntese e desfavorável à perda de vapor d'água pela transpiração. No entanto, várias adaptações especiais minimizam a perda de água enquanto otimizam a captação de dióxido de carbono.

A transpiração estomática envolve dois passos, no primeiro, ocorre a evaporação da água das superfícies das paredes celulares adjacentes aos espaços intercelulares (espaços aeríferos) da folha e, no segundo, a difusão do vapor d'água resultante dos espaços intercelulares vão à atmosfera via estômato. O número de estômatos pode ser grande, principalmente na superfície ventral da folha, por exemplo, existem aproximadamente 12.000 estômatos por centímetro quadrado nas folhas de fumo (*Nicotiana tabacum*).

Apesar dos estômatos representarem apenas cerca de 1 % da superfície da folha, mais de 90 % da água transpirada ocorre através dos estômatos.

O fechamento dos estômatos não apenas evita a perda d'água pela folha, como também a entrada de dióxido de carbono. No entanto, uma certa quantidade de dióxido de carbono é produzida pela respiração, e tão logo a luz esteja disponível, este pode ser usado para sustentar um nível muito baixo de fotossíntese, mesmo quando os estômatos estão fechados (RAVEN et al., 2001).



A umidade do solo afeta a qualidade das forrageiras, entretanto os efeitos na qualidade ainda não estão bem esclarecidos. WILSON (1982), citando vários autores, relatou que a maioria dos trabalhos mostraram que a baixa umidade do solo, ou não apresentava nenhum efeito, ou aumentava a digestibilidade das forrageiras. Segundo WILSON (1982), o retardamento do envelhecimento de folhas jovens e o menor desenvolvimento do colmo nas gramíneas de clima tropical são os principais responsáveis pela melhoria na qualidade.

Os resultados de GARWOOD e WILLIAMS (1967a,b), citados por LAMAIRE (1997), demonstraram que quando a camada superior do solo é seco, o crescimento de gramíneas pode ser impedido pela redução da absorção de N e P-K, enquanto o consumo de água do relvado é mantido ao nível ótimo através da absorção de água nas camadas mais profundas do solo. Assim, em condições secas, o crescimento de plantas tem sistema radicular profundo pode ser reduzido por meio da deficiência induzida-seca de N e P-K antes de ocorrer o estresse hídrico, visto que nas camadas mais profundas do solo, a água não é acompanhada pelo mesmo fluxo de nutrientes. Assim, pode uma forrageira com sistema radicular mais raso, porém bem ramificado, apresentar semelhante resultado sob seca, pois exploram mais intensivamente as camadas superiores, fornecendo nutrientes às suas raízes através de um fluxo de massa mínimo (LEMAIRE et al., 1997, citados por LEMAIRES, 1997).

A produção de carboidratos solúveis pela fotossíntese e a translocação desses carboidratos na planta sob estresse hídrico estão na dependência da abertura e fechamento dos estômatos e da atividade dos drenos metabólicos, respectivamente (NASCIMENTO JR et al., 1986).

Segundo KAISER (1987), o estresse hídrico causa severa inibição da fotossíntese, tanto como consequência do fechamento dos estômatos, como em razão de efeitos deletérios diretos, em nível de cloroplastos. O fechamento dos estômatos contribui notavelmente para reduzir as perdas de água durante limitada

disponibilidade e, ou, alta demanda evaporativa. No entanto, esse fechamento dos estômatos provoca limitação no ingresso de dióxido de carbono e, em consequência, decréscimo na concentração intracelular de CO<sub>2</sub> (BJÖRKMAN, 1989).

Numa situação de recursos escassos (água e nitrogênio), a limitação do crescimento aéreo constitui uma "economia" que, traduzindo-se por maior utilização do carbono radical, permite à população realizar melhor exploração dos recursos mais limitantes do meio.

O entendimento das relações entre os diferentes tipos de estresses abióticos pode ser bastante complicado. Num dado momento, quando existe água disponível, o superaquecimento das folhas pode ser prevenido pelo resfriamento transpiracional (LARCHER, 1995). Uma vez que a transpiração é reduzida drasticamente pela seca, torna-se mais difícil separar os efeitos de alta temperatura daqueles de déficit hídrico (GATES, 1968).

Para complicar ainda mais, o efeito da perda de água da folha aumenta a resistência do PS II a estresses por temperaturas supraótimas, em algumas espécies de plantas (HAVAUX, 1992).

## **11 HORMÔNIOS VEGETAIS**

Quando tentamos entender os mecanismos envolvidos nesses eventos de desenvolvimento, deparamo-nos com processos tão intrincados, complexos e súbitos que não conseguimos compreender seus detalhes. No epicentro do crescimento e desenvolvimento vegetal estão os hormônios, pequenas moléculas orgânicas, que funcionam como sinais químicos altamente específicos entre as células. Os hormônios são capazes de regular o crescimento e o desenvolvimento em parte devido ao fato de produzirem efeitos amplificados. Ou seja, uma única molécula de hormônio pode disparar um aumento na concentração de muitas outras moléculas, as quais por sua vez produzem mudanças de desenvolvimento

dentro da célula (RAVEN et al., 2001). Os hormônios estão envolvidos virtualmente em cada aspecto do crescimento e do desenvolvimento das plantas.

Segundo SALISBURY e ROSS (1969), os principais fatores internos que regulam o crescimento e o desenvolvimento das plantas são de natureza química. Os hormônios vegetais, ou fitormônios, são substâncias orgânicas que desempenham a principal função no regulamento do crescimento. Alguns hormônios são produzidos em um tecido e transportados para outro tecido, onde produzem respostas fisiológicas específicas. Outros hormônios agem dentro do mesmo tecido onde são produzidos. Em ambos os casos, esses sinais químicos carregam informações sobre o desenvolvimento ou estado fisiológico das células, dos tecidos e, em alguns casos, de sistemas de órgãos extensamente separados.

Os hormônios são ativos em quantidades muito pequenas. A palavra hormônio vem do grego *horman*, que significa efeitos inibitórios. Por isso, é mais adequado considerar os hormônios como reguladores químicos, e não apenas estimulantes (RAVEN et al., 2001). Entretanto, o termo regulador químico também precisa de qualificação, porque a resposta a um dado regulador não depende somente da sua estrutura química, mas também de como ele é "lido" pelo tecido alvo. Um mesmo hormônio pode produzir respostas diferentes em tecidos ou em diferentes fases do desenvolvimento em um mesmo tecido (SALISBURY e ROSS, 1969).

Os sistemas vegetais podem variar a intensidade do sinal hormonal pela alterações das concentrações dos hormônios ou pela mudança na sensibilidade aos hormônios que já estão presentes.

O desenvolvimento de órgão (morfogênese) pode ser descrito em termos de uma série coordenada de divisões celulares e alongamento celulares subsequentes. A especialização de tipos celulares dentro de um órgão (diferenciação) é o resultado da expressão seletiva de certos genes dentro do genoma de cada célula individual. Claramente, para coordenar esses processos celulares durante o desenvolvimento, células individuais precisam se comunicar

umas com as outras. Essa comunicação é atribuída aos hormônios vegetais, os quais ajudam na coordenação do crescimento e do desenvolvimento atuando como mensageiros químicos entre as células (GALSTON e DAVIES, 1972; RAVEN et al., 2001). Esse conceito é corroborado em parte pela observação de que os hormônios exercem numerosas influências na taxa de divisão celular e na frequência e direção da expansão celular. Além disso, estão crescendo as evidências de que tanto os hormônios vegetais tradicionais quanto os recentemente descobertos, podem atuar na estimulação ou na repressão de genes específicos do núcleo. De fato, parece que muitas das respostas observadas dos hormônios são o resultado da expressão diferencial de genes (RAVEN et al., 2001).

Tradicionalmente, cinco grupos, ou classes, de hormônios vegetais têm recebido maior atenção: auxinas, citocininas, etileno, ácido abscísico e giberelinas (TAIZ e ZEIGER, 1991).

Na agricultura, esses hormônios têm sido utilizados para aumentar a produtividade. Assim, o enfoque dado a algumas das funções desses hormônios neste trabalho, servirão para estimular trabalhos futuros desses com uso direto na produção de forragem. Ficando aí uma boa área de estudo para pesquisadores.

### **11.1 Auxinas**

Os vegetais são aparentemente capazes de produzir esse regulador essencial de crescimento vegetal por várias vias. A auxina é produzida nos ápices de coleóptilos de gramíneas e em ápices caulinares. Embora o AIA (ácido indolilacético), precursor da auxina, tenha sido encontrado em ápices radiculares, muitas evidências indicam que ele não é produzido neles, sendo transportado para eles via cilindro vascular (RAVEN et al., 2001). Ele é sintetizado em flores, frutos e sementes.

O gradiente de auxina, causado pelo transporte basípeto, influencia a diferenciação dos tecidos vasculares nos ramos em alongamento. Quando os ramos de alguma dicotiledônea herbácea são machucados, de modo a cortar e remover porções dos feixes vasculares, novos tecidos vasculares irão se formar

das células da medula e irão se conectar com os feixes cortados (TAIZ e ZIEGER, 1991). Contudo, se as folhas e as gemas acima do ferimento são removidas, a formação de novas células é atrasada (SALISBURY e ROSS, 1969). Com a adição de AIA ao caule num ponto um pouco acima do ferimento, novos tecidos vasculares começam a se formar. A auxina similarmente desempenha um importante papel na junção dos traços vasculares de folhas em desenvolvimento aos feixes no caule (RAVEN et al., 2001).

A auxina fornece sinais químicos que levam informações a longas distâncias. Em muitas espécies vegetais, o fluxo basípeto de auxina vindo das gemas apicais em crescimento, inibe o crescimento de gemas axilares ou laterais. Se o crescimento da gema apical é interrompido, o fluxo de auxina decresce e as gemas laterais começam a se desenvolver (dominância apical) (GALSTON e DAVIES, 1972). A primeira aplicação prática da auxina envolve seu efeito promotor na iniciação de raízes adventícias (RAVEN et al., 2001).

Auxinas sintéticas têm sido usadas extensivamente para o controle de ervas daninhas na agricultura. Em termos econômicos, este é o principal uso prático para os reguladores de crescimento vegetal. Como herbicidas matam as ervas daninhas ainda não é completamente elucidado. A seletividade desses compostos contra ervas de folhas largas é devida em parte às maiores taxas de absorção dessas folhas quando comparadas às estreitas folhas de gramíneas (RAVEN et al., 2001).

## **11.2 Citocininas**

As citocininas pertence ao grupo dos reguladores de crescimento, devido ao envolvimento na divisão celular. As citocininas são encontradas primariamente em tecidos com alta atividade de divisão celular, incluindo sementes, frutos e folhas e em ápices radiculares. Também foram encontradas em seiva exsudada, em vários tipos de plantas (RAVEN et al., 2001).

O tratamento de gemas laterais com citocininas, freqüentemente, leva ao seu crescimento, mesmo na presença de auxina, modificando portanto a dominância apical (GALSTON e DAVIES, 1972). Em estudos com tecidos de caule

de tabaco, a adição de AIA produz uma rápida expansão celular, de modo que se formam células gigantes. A cinetina sozinha têm pouco ou nenhum efeito, mas AIA junto a cinetina resulta em uma rápida divisão celular, de modo que é formado um grande número de células relativamente pequenas e indiferenciadas. Em outras palavras, as células mantêm-se meristemáticas na presença de certas concentrações de citocininas mais auxina (SALISBURY e ROSS, 1969).

Com altas concentrações de auxina, raízes são formadas, e com altas concentrações de cinetina, gemas caulinares são formadas.

### **11.3 Etileno**

As descobertas de NELJUBOV apud RAVEN et al. (2001), levaram à conclusão de que o etileno influencia muitos, ou talvez a totalidade, dos aspectos do crescimento de tecidos, maturação de frutos, abscisão de frutos e folhas e senescência. Na maioria das espécies vegetais, o etileno tem efeito inibitório na expansão celular e promove a abscisão de folhas, flores e frutos, em várias espécies. Nas folhas, o etileno presumivelmente dispara as enzimas que causam a dissolução da parede celular associada com abscisão. Em vários sistemas, a abscisão é controlada por uma interação de etileno e auxina. Enquanto o etileno dispara a abscisão, a auxina parece reduzir a sensibilidade das células da zona de abscisão ao etileno, prevenindo a abscisão.

### **11.4 Ácido absísico**

Com relação ao ácido absísico (ABA), seu nível aumenta durante o começo do desenvolvimento das sementes em várias espécies vegetais. Esse aumento no conteúdo de ABA estimula a produção de proteínas, de reserva das sementes e também previne a germinação prematura. A quebra de dormência em muitas espécies está correlacionada com uma queda dos níveis de ABA nas sementes (RAVEN et al., 2001). No milho, existem mutantes monogênicos (mutação em um único locus) que perderam a capacidade de produzir ABA ou inibem uma sensibilidade reduzida ao hormônio. Em consequência disso, os embriões mutantes

pedem a capacidade de se tornarem dormentes e germinarem diretamente na espiga. Esses mutantes são denominados vivíparos.

O ácido abscísico induz o fechamento estomático na maioria das espécies vegetais. Como sua síntese é estimulada pela falta de água (estresse hídrico), o ABA em finas camadas da epiderme retirada das folhas de várias plantas resulta no fechamento estomático dentro de poucos minutos. Além disso, mutantes incapazes de sintetizar ABA mostram um fenótipo murcho, ou seja, eles somente são capazes de crescer normalmente em ambientes muito úmidos (TAIZ e ZEIGER, 1991).

### **11.5 Giberelinas**

As giberelinas estão presentes, em diferentes quantidades, em todas as partes das plantas, no entanto as maiores concentrações são encontradas em sementes imaturas (RAVEN et al., 2001). As giberelinas possuem efeitos dramáticos no alongamento de caules e folhas em plantas intactas mediante o estímulo tanto da divisão quanto do alongamento celular. Em muitas espécies, incluindo aveias, as giberelinas substituem os tratamentos de frio e de luz para quebra de dormência e promovem o crescimento do embrião e a emergência da plântula. Especificamente, as giberelinas estimulam o alongamento celular, tornando possível a penetração das raízes através de barreiras que restringem o crescimento, como o envoltório da semente ou parede do fruto. Esse efeito da giberelina tem pelo menos uma aplicação prática. O ácido giberélico acelera a germinação das sementes e assim assegura a uniformidade na germinação. Quando as sementes começam a germinação (disparada pela absorção de água), o embrião libera giberelinas, as quais se difundem para as células da aleurona e estimulam então a síntese de enzimas hidrolíticas, que digerem as reservas de nutrientes do endosperma amiláceo (TAIZ e ZEIGER, 1991). As giberelinas podem ser então utilizadas para adiantar a produção de sementes em plantas bianuais.

## **12 CONSIDERAÇÕES FINAIS**

O ponto chave no manejo de pastagens, é conseguir equilibrar a conflitante demanda por área foliar (fotossíntese) e a remoção de tecidos para o consumo animal, que é predominantemente constituído por folhas. Assim, torna-se importante conhecer não só o comportamento dos animais, mas também da planta forrageira. Maiores pesquisas devem se concentrar na resposta fisiológica, em fluxo de tecidos, das plantas forrageiras sob diversos fatores ambientais, para que as pastagem tenham sua produtividade assegurada.

Os fatores climáticos apresentam grande efeito no crescimento e qualidade da forragem. Neste sentido, a luminosidade parece influenciar indiretamente a qualidade das forrageiras e diretamente os processos biológicos (fotossíntese, respiração, síntese de cloroplastos, síntese de enzimas, etc). A campo, os fatores climáticos (luz, temperaturas e água) interagem entre si, ocasionando mudanças na composição química e digestibilidade das forrageiras ao longo do ano.

A combinação dos diferentes fatores de estresse pode resultar numa intensificação das respostas das plantas. O conhecimento dos efeitos dos fatores de meio ambiente isolados tem ajudado bastante no entendimento das possíveis interações entre estes fatores. Entretanto, devem ser realizados estudos que explorem mais a combinação dos diversos fatores, com vistas a manipular melhor os recursos do ecossistema, e, conseqüentemente, melhorar a produtividade e qualidade das forrageiras.

Nesta curta revisão parece claro que nenhuma fonte pode ser considerada independente de outras.



### 13 BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

- AL-KHATIB, K., PAULSEN, G.M. Enhancement of thermal injury to photosynthesis in wheat plants and thylakoids by high light intensity. *Plant Physiol.*, v.90, p.1041-1048, 1989.
- ANDRADE, I. F., GOMIDE, J. A. Curva de crescimento e valor nutritivo de do Capim-Elefante (*Pennisetum purpureum* Schum) "A-146 Taiwan". *R. Ceres*, v.18, n.100, p.431-447, 1971.
- ARO, E.M., VIRGIN, I., ANDERSSON, B. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim. Biophys. Acta*, v.1143, p.113-134, 1993.
- BARBER, J. The isolated photosystem II reactions centre reveals details of the molecular process of photoinhibition. *Photosynthetica*, v.27, p.63-80, 1992.
- BARBER, J., ANDERSSON, B. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends Biochem. Sci.*, v.17, p.61-66, 1992.
- BENINCASA, M.M.P. Análise de crescimento de plantas: noções básicas. Jaboticabal: FUNEP, 1988. 41p.
- BERNARDES, M.S., Fotossíntese no Dossel das Plantas Cultivadas. In: *Ecofisiologia da produção agrícola*. p.13-48, 1987
- BERRY, J., BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, v.31, p.491-543, 1980.
- BJÖRKMAN, O. Some viewpoints on photosynthetic response and adaptation to environmental stress. In: BRIGGS, W.R. (Ed.). *Photosynthesis*. New York, Alan Liss, 1989. p.45-58.
- BRISKE, D.D. Developmental morphology and physiology of grasses. In: HEITSCHMIDT, R.K., STUT H, J.W. (Eds.) *Grazing management: an ecological perspective*. Portland: Timber Press, 1991. p.85-108.
- BROWN, R. H., BLASER, R. E. Leaf area index in pasture growth. *Herb. Abstr.*, v.38, n.1, p.1-9, 1968.
- CLARK, R.B. Effect of light and water stress on mineral element composition of plants. *J. Plant Nutr.*, v.3, n.5, p.853-885, 1981.
- CORSI, M.; NASCIMENTO JÚNIOR, D. Princípios de Fisiologia e Morfologia de Plantas Forrageiras Aplicados no Manejo das Pastagens. In: *Pastagens – Fundamentos da Exploração Racional*. FEALQ. p. 15-47, 1994
- COSTA, N.L., PAULINO, V.T. Produção de forragem e composição mineral de *Paspalum atratum* BRA-9610 em diferentes idades de corte. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 35, 1998, Botucatu. Anais... Botucatu: SBZ, 1998. p.336-338.

- DALE, J. E. The growth of leaves. London: Edward Arnold, 1982. 60p. (Studies in Biology, 137).
- DEINUM, B., VANES, A.J.H., VAN SOEST, P.J. Climate, nitrogen and grass. II. The influence of light intensity, temperature and nitrogen on vivo digestibility of grass and the prediction of these effects from some chemical procedures. *Neth. J. Agric. Sci.*, v.16, n.2, p.217-223, 1968.
- EVANS, G.C. The quantitative analysis of plant growth. Oxford: Blackwell Scientific, 1972. 734p.
- FAVORETTO, V. Adaptação de Plantas Forrageiras ao Pastejo. In: 2º Simpósio sobre Ecosistema de Pastagens. UNESP. p. 130-165, 1993.
- FISHER, K., WILSON, G. *Australian Journal of Agricultural Research*, v.26, p.11-23, 1975.
- GALSTON, A.W., DAVIES, P.J. *Mecanismos de controle no desenvolvimento vegetal*. Ed. Edgard Blücher Ltda - USP. São Paulo. 1972, 171p.
- GATES, D.M. Transpiration and leaf temperature. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, v.19, p.211-238, 1968.
- GOMIDE, C.A.M., GOMIDE, J.A. Morfogênese e análise de crescimento de cultivares de *Panicum maximum* In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 33, 1996, Fortaleza. Anais... Fortaleza: SBZ, 1996. p. 403-405.
- GOMIDE, C.C.C. Algumas características fisiológicas e químicas de cinco cultivares de *Cynodon*. Jaboticabal: FCAV/UNESP, 1996. 100p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, 1996.
- GOMIDE, J. A. *Fisiologia das Plantas Forrageiras e Manejo das Pastagens*. In: Informe Agropecuário, v.13, n.153/154. p. 11-18, 1988
- GOMIDE, J.A. Morfogênese e Análise de Crescimento de Gramíneas Tropicais. In: Simpósio Internacional sobre Produção Animal em Pastejo. p. 411-430, 1997
- GOMIDE, J.A.. Fisiologia do Crescimento Livre de Plantas Forrageiras. In: Pastagens – Fundamentos da Exploração Racional. FEALQ. p. 1-14, 1994
- GOUNARIS, K., BRAIN, A.R.R., QUINN, P.J., WILLIAMS, W.P. Structural reorganization of chloroplast thylakoid membranes in response to heat-stress. *Biochim. Biophys. Acta*, v.766, p.198-208, 1984.
- GOVINDJEE. Photosystem II heterogeneity: the acceptor side. *Photosynth. Res.*, v.25, p.151-160. 1990.
- HATCH, M.D. C 4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochimica Biophysica Acta*, v.895, p.81-106, 1987.
- HATCH, M.D. The making of the C 4 pathway. In: MURATA, N. (Ed.). Research in photosynthesis. Amsterdam:Kluwer Academic Publishers, 1992. p.747-756.

- HAVAUX, M. Stress tolerance of Photosystem II in vivo. Antagonistic effects of water, heat and photoinhibition stresses. *Plant Physiol.*, v.100, p.424-432, 1992.
- HELDT, H-W. *Plant biochemistry and molecular biology*. New York:Oxford University Press. 1997. 522p.
- HUNT, R. *Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners*. London: Unwin Hyman, 1990. 112p.
- JACQUES, A.V.A. Caracteres Morfo-fisiológicos e suas Implicações com o Manejo. In: Capim-elefante: Produção e Utilização. p. 31-47,1994
- JEWISS, O.R. Morphological and physiological aspects of growth of grasses during the vegetative phase. In: MILTHORPE, F.L., IVINS, J.D. (Ed.) The growth of cereals and grasses. London: Butterworths, 1966. p.39-56.
- KAISER, W.M. Effect of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plant.*, v.71, p.142-149. 1987.
- KRAUSE, G.H. WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Biol.*, v.42, p.313-349. 1991.
- KYLE, D.J., OHAD, I. The mechanism of inhibition in higher plants and green algae. In: STAEHELIN, L.A., ARNTZEN, C.J. (Eds.). Encyclopedia of plant physiology. Berlin, Springer-Verlag, 1987. v.19, p.468-475.
- LANGER, R.H.M. *How grasses grow*. 1. ed. London: Edward Arnold, 1972. 60p.
- LANGER, R.H.M. Tillering in herbage grasses. *Herb. Abstr.*, v.33, n.3, p.141-148, 1963.
- LARCHER, W. *Physiological plant ecology*. Berlin: Springer-Verlag, 1975. 252p.
- LEMAIRE, G. Ecofisiologia de pastagens: aspectos da dinâmica das populações de plantas forrageiras em relvados pastejados, 2001.
- LEMAIRE, G. The physiology of grass growth under grazing:tissue turnover. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL. GOMIDE, J. A. (ed.). Anais...1997, Viçosa, MG, 1997. p. 117-144.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAND. Tissue Flows in Grazed Plant Communities. In: The Ecology and Management of Grazing Systems. p. 3-36, 1996
- LUDLOW, M.M., WILSON, G. L. Studies on the productivity of tropical pasture plants. I. Growth analysis, photosynthesis, and respiration of hamil grass and siratro in a controlled environment. *Austr. J. Agric. Res.*, v.19, n. 1, p.35-45, 1968.
- LUDLOW, M.M., WILSON, G.L. Studies on the productivity of tropical pasture plants. II. Growth analysis, photosynthesis, and respiration of 20 species of grasses and legumes in a controlled environment. *Austr. J. Agric. Res.*, v.21, n. 2, p.183-194, 1970.

- MOORE, K.J., MOSER, L.E., VOGEL, K.P., WALLER, S.S., JOHNSON, B.E., PEDERSEN, J.F. Describing and quantifying growth stages of perennial forage grasses. *Agron. J.*, v.83, n. 6, p.1073-1077, 1991.
- MOTT, G.O. Evaluación de la producción de forrages. In: HUGHES, H.D., HEATH, M.E., METCALF, D.S. (Eds.). Forrages. Espanõl. Cia. Ed. Continental, 1966. p.131-141.
- MOTT, G.O., POPENOE, H.L. Grasslands. In: ALVIM, P.T., KOZLOWSKI, T.T. (Eds.). Ecophysiology of tropical crops. New York: Academic Press, 1977. p.157-186.
- NABINGER, C. Eficiência do Uso de Pastagem: Disponibilidade e Perdas de Forragem. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem, 14, Piracicaba. Anais... Piracicaba : FEALQ. p. 213-251, 1997
- NABINGER, C. Princípios da Exploração Intensiva de Pastagens. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem, 13, Piracicaba. Anais... Piracicaba : FEALQ. p. 15-95
- NASCIEMNTO JÚNIOR, D. do. Leguminosas - Espécies Disponíveis, Fixação de Nitrogênio e Problemas Fisiológicos para o Manejo de Consorciação. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem, 8, Piracicaba. Anais... Piracicaba : FEALQ p. 390-411, 1986
- NASCIMENTO JÚNIOR, D. do. Ecosistema de Pastagem Cultivadas. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem, 15, Piracicaba. Anais... Piracicaba : FEALQ. p. 271-296, 1998
- NASCIMENTO JUNIOR; D., VILELA; H. *Pastagem: Efeitos do Pastejo nas Plantas Forrageiras*. Imprensa Universitária da UFV, nº 76, 1994.
- NELSON, C. J., ZARROUGH, K.M. Tiller density and tiller weight as yield determinants of vegetative swards. In: WRIGHT, C. E. (Ed.). Plant physiology and herbage production. Hurley: British Grassland Society, 1981. p.25-29.
- NELSON, C.J. Photosynthesis and Carbon Metabolism. In: Forages. v. 1, p.31-43, 1995
- PACIULLO, D.S.C. Produtividade e valor nutritivo do capim-elefante ano (Pennisetum purpureum Schum. cv. Mott) ao atingir 80 e 120 cm de altura sob diferentes doses de nitrogênio. Viçosa, MG: UFV, 1997. 60p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Viçosa, 1997.
- PEDREIRA, C.G.S.; NUSSIO, L.G.; SILVA, S,C, da. Condições Edafo-climáticas para Produção de *Cynodon* spp. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem, 15, Piracicaba. Anais... Piracicaba : FEALQ p. 85-113, 1998
- PEDREIRA, J.V.S., MATTOS, H.B. Crescimento estacional de vinte e cinco espécies ou variedades de capins. *Boletim da Indústria Animal*, v.38, n.2, p.117-143, 1981.
- PETERSON R.A. Fisiologia das plantas forrageiras. In: Fundamentos do Manejo de Pastagem. São Paulo. p. 23-36, 1970

- PINTO, J. C. Crescimento e desenvolvimento de *Andropogon gayanus* Kunt, *Panicum maximum* Jacq. e *Setaria anceps* Stapf ex Massey cultivadas em vasos, sob diferentes doses de nitrogênio. Viçosa, MG: UFV, 1993. 149p. Tese (Doutorado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1993.
- PINTO, J.C., GOMIDE, J.A., MAESTRI, M. Produção de matéria seca e relação folha/colmo de gramíneas forrageiras tropicais, cultivadas em vasos, com duas doses de nitrogênio. *R. Soc. Bras. Zootec.*, v.23, n.3, p. 313-326, 1994.
- PINTO, J.C.; GOMIDE, J.A.; MAESTRI, M. Produção de MS e Relação Folha/Caule de Gramíneas Forrageiras Tropicais, Cultivadas em Vasos, com Duas Doses de Nitrogênio. *Rev. Bras. da Sociedade de Zootecnia* v. 23, nº3, p. 313-326, 1994
- POWLES, S.B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, v.35, p.15-44. 1984.
- RADFORD, P.J. Growth analysis formulae. Their use and abuse. *Crop Sci.*, v.7, n.3, p.171-175, 1967.
- RAVEN, J.A. Action spectra for photosynthesis and light simulated ion transport processes in *Hydrodictyon africanum*. *New Phytol.*, v.68, n.1, p.45-62, 1969.
- RAVEN, P.H., EVERT, R.F., EICHHORN, S.E. *Biologia Vegetal*. Ed. Gunabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 2001, 906p.
- RODRIGUES, L.R. de A.; RODRIGUES, T. de J. D. Ecofisiologia de Plantas Forrageiras. In: *Ecofisiologia da Produção Agrícola*. p.203-230, 1987
- RODRIGUES, T. de J. D.; RODRIGUES, L.R. de A.; REIS, R.A. In: *Simpósio sobre Ecossistema de Pastagens*, 2, UNESP, 1993. Anais... UNESP. p. 17-61, 1993
- RODRIGUES, T. de J.D., PAVANI, L.C., RODRIGUES, L.R. de A., GOMES, M.A., RODRIGUES, C.A.G. Efeito do estresse hídrico sobre o desenvolvimento do labe-labe (*Lablab purpureus* L. sweet). In: *Reunião Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 2, Piracicaba: USP, 1989. p 286
- ROHWEDER, D.A.; ALBRECHT, K.A. Permanent Pasture Ecosystems. In: *Forages*. v. 2, p. 207-223, 1995
- RYLE, G.J.A. A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *J. Brit. Grassl. Soc.*, v.19, n.3, p.281-290, 1964.
- SALISBURY, F.B., ROSS, C. *Plant physiology*. Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California, 1969, 747p.
- SANTARIUS, K.A. Sites of heat sensitivity in chloroplasts and differential inactivation of cyclic and noncyclic photophosphorylation by heating. *J. Therm. Biol.*, v.1, p.101-107, 1975.
- SILSBURY, J. H. Leaf growth in pasture grasses. *Trop. Grassl.*, v.4, n.1, p.17-36, 1970.

- SILSBURY, J.H. Interrelation in the growth and development of Lolium. II. Tiller number and dry weight at low density. *Austr. J. Agric. Res.*, v.17, n.6, p.481-847, 1966.
- SILVA, D.S. da; GOMIDE, J.A.; QUEIROZ, A.C. de. Pressão de Pastejo em Pastagem de Capim-Elefante Anão (*Pennisetum purpureum*, Schum cv Mott): Efeito sobre o Valor Nutritivo, Consumo de Pasto e Produção de Leite. *Rev. Bras. da Sociedade de Zootecnia* v. 23, nº3, p. 453-464, 1994
- SILVA, J.H.S. da, JOHNSON, W.L., BURNS, J.C., ANDERSON, C.E. Growth and environment effects on anatomy and quality of temperate and subtropical forage grasses. *Crop Sci.*, v.27, p.1266-1273, 1987.
- SILVA, S.C.; PEDREIRA, C.G.S. Princípios de Ecologia Aplicados ao Manejo da Pastagem. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem, 3, Piracicaba, 1997. Anais... Piracicaba : FEALQ. p. 1-62, 1997
- SILVA, S.C.; PASSANEZI, M.M.; CARNEVALLI, R.A.; PEDREIRA, C.G.S.; FAGULDES, J.L.B. Bases para o Estabelecimento do Manejo de *Cynodon sp* para Pastejo e Conservação. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem, 15, Piracicaba, 1998. Anais... Piracicaba : FEALQ. p. 129-150
- SMITH, D. Forage Management in the North. Dubuque, Iowa, Kendall Hunt Pubs, 1975
- SMITH, F.A. Metabolic effects on ion fluxes in *Tolypella intricata*. *J. Exp. Bot.*, v.19, n.3, p.442-451, 1968.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. *Plant physiology*. The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc., 1991, 565p.
- THEBUD, R., SANTARIUS, K.A. Effects of high-temperature stress on various biomembranes of leaf cells in situ and in vitro. *Plant Physiol.*, v.70, p.200-205, 1982.
- VAN SOEST, P. J. Nutritional ecology of the ruminant. Ithaca, New York: Cornell, 1994. 476p.
- VRIES, D.M., HOOGERS, B.J. Distribution of tillers of plant species in old permanent grassland with different types of use. *Neth. J. Agric. Sci.*, v.7, p.232-236, 1959.
- WALLER, S.S., MOSER, L.E., REECE, P.E. Understanding grass growth: the key to profitable livestock production. Kansas City: Trabon Printing, 1985.
- WATSON, D.J. The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.*, v.4, p.101-145, 1952.
- WHITHEMAN, P.C. Tropical pasture science. New York, Oxford University Press, 1980. 392p.

WHITMARSH, J. Electron transport and energy transduction. In: RAGHAVENDRA, A.S. (Ed.). *Photosynthesis: a comprehensive treatise*. Cambridge University Press, 1998. p87-107.

WILHELM, W.W., McMASTER, G.S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Sci.*, v.35, n.1, p.1-3, 1995.

WILLIAMS, K. The Physiological and Morphological Effects of Grazing on Grasses. In: <http://www.ag.iastate.edu/teaching/agron424/chapter7.htm>

WILSON, J.R. Effects of water stress on herbage quality. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 14, 1982, Lexington. Proceedings... Lexington: s.ed., 1982. p.470-472.

WILSON, J.R., TAYLOR, A.O., DOLBY, G.R. Temperature and atmosphere humidity effects on cell wall content and dry matter digestibility of some tropical and temperate grasses. *N.Z.J. Agric. Res.*, v.19, n.1, p.41-46, 1976.

XU, Q., PAULSEN, A.P., GUIKEMA, J.A., PAULSEN, G.M. Functional and ultrastructural injury to photosynthesis in wheat by high temperature during maturation. *Environmental and Experimental Botany*, v.35, n.1, p.43-54, 1995.

ZIMMER, A.H., EUCLIDES, V.P.B., MACEDO, M.C.M. Manejo de Plantas do Gênero *Brachiaria*. In: Simpósio sobre Manejo de Pastagem, 9, Piracicaba, 1988. Anais... Piracicaba : FEALQ. p. 142-183, 1988.