



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA**

COMPILAÇÃO DOS ARTIGOS:

1. **Ecofisiologia de pastagens: aspectos da dinâmica das populações de plantas forrageiras em relvados pastejados (Lemaire, 2001) e**
2. **A fisiologia do crescimento de gramíneas sob pastejo: fluxo de tecidos (Lemaire, 1997).**

Maria Andréa Borges Cavalcante – 39861

**VIÇOSA – MG
AGOSTO/2001**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA

COMPILAÇÃO DOS ARTIGOS:

LEMAIRE, G. Ecofisiologia de pastagens: aspectos da dinâmica das populações de plantas forrageiras em relvados pastejados, 2001) e

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.

Trabalho apresentado como parte das exigências da Disciplina Tópicos Especiais em Forragicultura (ZOO 750).

Maria Andréa Borges Cavalcante – 39861

VIÇOSA – MG
AGOSTO/2001

INTRODUÇÃO

O principal objetivo desse trabalho é apresentar uma revisão sobre os mecanismos ecofisiológicos que influenciam a dinâmica das populações de plantas em relvados pastejados. Tal objetivo requer algumas definições. Primeiramente, é necessário definir “ecofisiologia” como o estudo das interações entre indivíduos biológicos (plantas) com seus próprios ambientes: como os indivíduos percebem e reagem a condições e mudanças no ambiente e como o funcionamento das plantas como população pode modificar seu próprio ambiente. Tal definição significa um enfoque dinâmico para o funcionamento da população de planta resultante das interações constantes planta a planta mediadas por modificações micro-ambientais. Numa comunidade de plantas pastejadas, essas interações planta a planta são perturbadas pelos eventos de desfolhação espacialmente explícitos, que têm efeito direto no funcionamento das plantas desfolhadas e indireto, através da modificação do micro-ambiente das plantas vizinhas. Segundo, é necessário definir mais precisamente o que nós entendemos por “dinâmica de população de planta”. Como esse trabalho é restrito a “ecofisiologia de pastagens” a dinâmica de população de planta não é levado em conta por inteiro em relação aos processos de invasão ou ressurgimento de novas plantas por meio da dispersão e bancos de sementes no solo. Assim, os aspectos da dinâmica da população discutidos nesse trabalho são restritos a competição entre perfilhos, incluindo a habilidade para reprodução clonal, habilidade de sobrevivência e adaptação morfológica a desfolhação e interações com os vizinhos. A curto prazo, isso determina a evolução dinâmica da estrutura do relvado e a longo prazo a composição botânica num relvado submetido a um dado manejo.

A análise focalizará nos três principais conceitos de ecofisiologia: (i) os mecanismos de competição entre as perfilhos dentro da comunidade de planta e suas conseqüências para a dinâmica da estrutura do relvado; (ii) os mecanismos morfogenéticos de adaptação de plantas a desfolhação e a conseqüência para a morfologia da planta e dinâmica da estrutura do relvado e (iii) as interações entre esses dois tipos de mecanismos para o entendimento geral da dinâmica da vegetação de uma comunidade de plantas pastejada e suas conseqüências para o manejo sustentável da pastagem.

FUNCIONAMENTO DA POPULAÇÃO DE PLANTAS OU PLANTA INDIVIDUAL?

O funcionamento de um relvado (ou uma cultura) pode ser estudado em diferentes níveis de organização: órgãos da planta, perfilhos e população de planta. O enfoque clássico dado para modelagem de cultura considera a população de planta como uma entidade total que troca energia e massa com o ambiente. O funcionamento de tal sistema é, portanto, caracterizado por fluxos de energia (radiação, calor sensível) e massa (CO_2 , H_2O , N, minerais...) entre a população de planta total e o solo e atmosfera. Como esses fluxos são expressos por unidade de área de solo eles não têm nenhum efeito significativo para o funcionamento da planta individual. Nesses modelos (ver JONES e KINIRY, 1986, para CERES-Model, ou BRISSON et al. 1999 para STICS-Model) esses fluxos são influenciados pelas características estruturais da população de planta total em termos de tamanho e distribuição espacial das superfícies de troca, tais como, índice de área foliar e sua distribuição geométrica, ou arquitetura radicular e distribuição no solo... Além disso, esses fluxos entre população de planta e ambiente externo são também regulados por funções biológicas tais como difusão estomatal por CO_2 e H_2O , fotossíntese, respiração, absorção de nitrato ou fixação de nitrogênio... Essas funções biológicas são introduzidas em modelos de mudanças físicas como coeficientes de “resistência” mais ou menos empiricamente relacionados aos parâmetros ambientais.

Tal enfoque proporciona uma ferramenta útil para modelagem do funcionamento da população de planta no equilíbrio, quando as características estruturais da população de planta que determina a taxa de fluxos diferentes em resposta ao ambiente externo estão em estado constante. Entretanto, os parâmetros da estrutura da população de planta, tais como o tamanho relativo de diferentes órgãos para captura de fonte (superfícies foliar e radicular), ou para armazenamento de reserva determinando as propriedades de troca do sistema, muda continuamente quando a população de plantas se desenvolve. Essas mudanças na estrutura da população de plantas são as conseqüências de (i) modificações do padrão de alocação de assimilados em perfilhos entre seus diferentes órgãos (folhas, colmos, perfilhos ou ramificações, raízes...) quando afetados pela ontogenia da planta e/ou mudanças ambientais, e (ii) modificação na repartição (divisão) de fonte entre as diferentes categorias de perfilhos que compõem a população de plantas. Na maioria dos modelos de culturas, essa alocação de assimilado é empiricamente representada com uma

análise de compartimentos usando coeficientes empíricos. Mas esse problema está longe de ser resolvido satisfatoriamente na maioria dos modelos. Entretanto, para obter um modelo mecanicista do funcionamento da população de planta é necessário introduzir um enfoque complementar considerando a população de plantas não apenas como uma entidade total que troca massa e energia com o ambiente externo, mas também como uma “coleção” de unidades biológicas de indivíduos (plantas) que interage com entre si e cuja estrutura integrada determina as “propriedades emergentes” para o funcionamento da população de planta como um todo (LEMAIRE, 1993).

No caso de uma população de plantas mono-específicas, se nós assumirmos que os parâmetros que descrevem a estrutura da população de perfilhos (tamanho, altura, relação folha:colmo, relação parte aérea:raiz, ...) são normalmente distribuídas, então pode ser possível usar a “média” da estrutura da planta para analisar a dinâmica da população de plantas. Porém obviamente, as distribuições assimétricas das características da estrutura da planta são mais freqüentemente observadas que as distribuições normais em estandes mono-específicos. Além disso, GOSSE et al. (1988) demonstraram que dentro de um estande de alfafa foi possível distinguir duas categorias morfológicas de parte aérea com distribuição diferente de altura, levando a uma estrutura hierárquica de população de plantas resultante da competição intraespecífica. Numa população de plantas pluriespecíficas, a dinâmica da estrutura é o resultado de tanto (i) mudanças na demografia das espécies em termos de aparecimento e morte de indivíduos, e (ii) mudanças na estrutura de cada espécie em resposta as interferências entre perfilhos dentro da população de plantas. Assim, a identificação de mecanismos de competição entre perfilhos dentro da população de plantas é pré-requisito para uma análise da dinâmica da população de plantas submetida a condições ambientais variáveis e para modificações diversas determinadas pelos herbívoros.

COMPETIÇÃO ENTRE PLANTAS DENTRO DA COMUNIDADE DE PLANTAS

Na grande maioria dos ecossistemas os perfilhos são submetidas a competição por seus vizinhos e espécies de plantas evoluídas sobre a pressão seletiva de competição para sobrevivência. Por exemplo, de CANDOLLE (1980) sugeriu a

primeira espécie a estabilizar-se numa área tende a excluir outras espécies. WEAVER e CLEMENTS (1929) citaram que a “luta para existência no mundo da planta é entre cada planta e seu ambiente”. Duas plantas não competem entre si quando as fontes ambientais necessárias para sua própria demanda estão em excesso. Assim, a competição pode ser mais geralmente definida como as interações entre perfilhos induzidas pela necessidade de compartilhar as fontes limitadas, levando a redução do número de sobreviventes e/ou diminuição no seu crescimento (BEGON et al., 1986). De acordo com essa definição os mecanismos ecofisiológicos envolvidos na competição são dependentes da natureza das fontes, que limita o crescimento dos perfilhos (luz, água, nutrientes) e, portanto, pode ser diferente sob condições ambientais diferentes. Além disso, a intensidade de competição é difícil de ser avaliada. Na teoria, para cada condição de competição (natureza da fonte limitante) a intensidade de competição pode ser proporcional a deficiência da disponibilidade da fonte limitante para os dois competidores relativo a suas próprias exigências. Porém, é difícil avaliar o nível da disponibilidade de alguma fonte compartilhada entre os dois competidores, pois é necessário explicar as variações temporais e as distribuições espaciais dessas fontes. Assim, na prática, a intensidade de competição tem sido avaliada apenas através dos efeitos observados nos dois competidores por meio de mensurações da redução no seu desempenho (crescimento ou captura da fonte) relativo a performance na ausência de competição. Métodos diferentes para calcular os índices de competição têm sido propostos e esses podem levar a resultados contraditórios (GRACE, 1995), pois os mecanismos de captura e uso de fontes não são claramente identificados e também, porque as interações entre as diferentes fontes não levam em conta que a disponibilidade de uma fonte (como água) pode determinar as condições para captura de outra (como nutriente).

Num relvado, as plantas sofrem competição tanto intra como interespecífica. Intuitivamente, a competição entre plantas da mesma espécie é esperada ser maior porque elas têm a mesma demanda de fontes tanto na base espacial como temporal. A competição interespecífica em relvados mistos tem sido avaliada mais freqüentemente em comparação com monoculturas de acordo com o modelo proposto por De WIT e VAN den BERGH (1965). A dificuldade de tal enfoque é que qualquer mudança na proporção entre espécies nos estandes mistos corresponde a uma substituição da competição interespecífica pela intraespecífica e vice-versa. Outra dificuldade é que qualquer variação na densidade de perfilhos ocasiona variação na densidade de

competição, mas sem nenhuma relação clara, pois o tamanho dos perfilhos é também afetado por variações na densidade de acordo com a compensação tamanho-densidade (MATTHEW et al. 1995). Assim, muitas tentativas na literatura para analisar a competição de duas plantas mistas fracassaram por proporcionar uma base para interpretação dos resultados observados na escala de população de plantas e predizer a evolução da competição da mistura num ambiente variável. Mais recentemente, alguns autores (GOLDBERG, 1990; KEDDY et al., 1998) tentaram identificar dois componentes da competição: (i) o “efeito competidor”, que mede a atitude de uma espécie em inibir a performance de seus vizinhos, e (ii) a “resposta a competição”, que mede a atitude de uma espécie em evitar a competição de seus vizinhos. Além disso, como esse enfoque não permite a identificação dos mecanismos ecofisiológicos do “efeito” e “resposta” subjacente é difícil predizer o assunto de competição num gradiente amplo de condições ambientais.

LEMAIRE e MILLARD (1999) identificaram cinco passos para análise do efeito da competição de plantas por meio de um enfoque mecanicista:

- (i) Modelo da aquisição de fonte e uso pelos perfilhos na ausência de competição;
- (ii) análise da resposta dos perfilhos a redução de fontes, quando induzida pela presença de plantas vizinhas;
- (iii) estudo da distribuição espacial de diferentes fontes físicas quando resultante da presença de plantas vizinhas e como as plantas percebem essas mudanças e desenvolvem uma resposta integrada;
- (iv) análise da sinalização planta a planta por meio de outros meios que a redução quantitativa de fontes físicas;
- (v) integração dos efeitos fontes com efeitos não-fonte num modelo mais compreensível ao nível do estande da planta.

Tal enfoque não distingue competição intra e interespecífica e pode permitir uma análise mais genérica através da identificação das modificações ambientais em que as plantas são capazes de perceber e adaptar-se quando estas estão crescendo em populações densas. Conforme relatado por TURKINGTON (1983), os aspectos da dinâmica da competição tem sido raramente estudado. Como o processo interativo entre a resposta da planta a seu ambiente por meio de mudanças no seu padrão de crescimento e a subsequente modificação do ambiente de plantas vizinhas, um enfoque de modelagem parece necessário com o uso de escalas espacial e temporal

apropriadas. Para tanto, é, portanto, necessário conseguir a junção entre os modelos da arquitetura tridimensional da planta e os modelos processo-baseado proposto por FOURNIER e ANDRIEU (1998, 1999) para plantas de milho. Tal enfoque permite a representação de um dossel como um grupo de perfilhos com estrutura tridimensional explícita e a união com modelos físicos para computar os efeitos do micro-clima nessa estrutura. Desse modo é possível seguir os diferentes passos definidos por LEMAIRE e MILLARD (1999) para analisar mecanicistamente a competição de plantas dentro do relvado.

DIVISÃO DE ASSIMILADOS DENTRO NA POPULAÇÃO DE PLANTA

As plantas que crescem em relvados densos têm que dividir as fontes para satisfazer suas próprias exigências para crescimento e manutenção. Quando essas fontes são reduzidas (esgotadas) e não são repostas na mesma taxa de seu uso ocorre a competição entre plantas. Assim, a habilidade de uma planta simples capturar uma fonte mais rapidamente e/ou mais eficientemente que outra pode conferir a essa planta maior habilidade competitiva que suas vizinhas. Para entender a relação competição entre perfilhos é, portanto, necessário conhecer as hierarquias entre as diferentes fontes para crescimento e desenvolvimento da planta sob diferentes condições ambientais. As fontes diferentes são classificadas em “acima do solo” (luz e CO₂) e “abaixo do solo” (água, nitrogênio e minerais). Em ambientes naturais o CO₂ é continuamente renovado com uma concentração mais ou menos constante no ar e nenhuma competição real ocorre entre plantas dentro da população para essa fonte. Mas na realidade, o uso de CO₂ por uma planta simples é determinada pelo nível de captura de luz. O CO₂ assimilado pela planta proporciona não apenas esqueletos carbônicos para o crescimento da planta, mas também energia para manutenção e ativação de funções metabólicas que determinam em grande parte a capacidade de absorção de minerais pela planta. Assim, o nível de captura de luz pela planta simples pode também determinar sua habilidade de absorção de N e minerais. Entretanto, a competição de plantas competidoras por fontes de N e minerais no solo depende de sua habilidade específica em capturar essas fontes (arquitetura radicular e propriedades de absorção dos tecidos radiculares), mas pode também ser fortemente influenciado por sua posição hierárquica dentro da população de plantas em relação a

captura de luz. LEMAIRE e MILLARD (1999) relataram que, num estande denso de sorgo, o status nutricional de nitrogênio de indivíduos foi menor para plantas dominadas que tinham acesso limitado a luz, apesar da abundante disponibilidade de N no solo permitindo taxa máxima de crescimento da população de plantas como um todo. Assim, quando a população de plantas se desenvolve, aumenta a competição por luz entre plantas dominantes e dominadas, e as plantas mais sombreadas tornam-se incapazes de absorver N do solo devido à perda de energia promovida pelas raízes. Em consequência, pequenas diferenças iniciais na interceptação de luz entre indivíduos dentro de uma população de plantas são progressivamente enfatizadas pela incapacidade das plantas sombreadas em satisfazer sua demanda de N para maximização da expansão foliar para captura de luz. Conforme verificado por LEMAIRE e GASTAL (1997), a dinâmica de absorção de N em nível de população de plantas é diretamente relacionada com a dinâmica da expansão do índice de área foliar fornecendo N para a planta por unidade de área mais ou menos constante. Porém, em nível de perfilho tal razão média não é igual, porque plantas menores acumulam menos N por unidade de área que plantas maiores quando estas tornam-se sombreadas. Entretanto, a constante notavelmente crítica de N para a planta por unidade de área ou seu equivalente, a curva de diluição de %N da planta observada para muitas espécies (GREENWOOD et al. 1990), parece ser uma “propriedade emergente” da população de plantas resultante da competição entre perfilhos (plantas individuais) por luz. Quando o dossel se desenvolve a distribuição de N entre folhas de diferentes camadas segue o perfil da extinção luminosa (HIROSE et al 1988); LEMAIRE et al. 1991) e portanto, o alto teor de N de plantas dominantes que desenvolve suas folhas na camada superior do dossel é progressivamente compensado pelo baixo teor de N de plantas dominadas. Assim, qualquer segregação hierárquica entre plantas dominantes e dominadas quando o dossel se desenvolve, a “planta intermediária” segue a mesma dinâmica de absorção de N em relação a sua massa (W) ou sua área foliar (L):

$$(1) N_{upt} = aW^b$$

ou:

$$(2) N_{upt} = kL$$

LEMAIRE et al. (1992) e LEMAIRES e GASTAL (1997) demonstraram que o declínio do %N da planta para a “planta intermediária” quando resultante da equação 1 foi também devido ao declínio na razão de área foliar (RAF), como demonstrado pela combinação das equações 1 e 2:

$$(3) L = a/kW^b$$

$$(4) RAF = L/W = a/kW^{b-1}$$

Assim, quando a massa da planta (W) aumenta, a proporção de tecidos foliares declina e, para a ‘planta intermediária’, o coeficiente b parece ser próximo do valor $2/3$ indicando um crescimento isométrico (igual) se nós assumirmos que as escalas L em área plana e W em volume de planta. Porém, tal isometria pode não ser observada em nível de perfilho porque plantas menores têm menor RAF como resultado do maior investimento no crescimento de tecidos estruturais com menor teor de N, enquanto plantas maiores têm maior RAF porque elas maximizam a expansão de área foliar na camada bem iluminada, superior do dossel. Essa é a razão pela qual, quando o L é plotado em relação ao W para um grupo de perfilhos dentro de uma população de plantas, nós não encontramos nenhuma relação isométrica como declarado pelo $b = 2/3$ na equação (3). Assim, “isometria” é uma propriedade dinâmica da população de planta como um todo e não uma propriedade dinâmica de plantas individuais (SACKVILLE-HAMILTON et al., 1995). Além disso, nós podemos imaginar uma população de planta com uma distribuição do tamanho da planta, em que a “planta intermediária” segue um padrão de crescimento isométrico apesar do fato que nenhum perfilho segue tal isometria.

Tal conceito tem sido desenvolvido para populações de plantas mono-específicas (LEMAIRE e GASTAL, 1997) e comparações entre espécies demonstraram que o coeficiente b não varia, enquanto os coeficientes a e k variam entre espécies C3 e C4 refletindo suas diferentes vias fotossintéticas. Essas relações têm sido demonstradas iguais também para relevados pluri-específicos (DURU et al. 1997; CRUZ e SOASSANA, 1997), demonstrando que competições intra e interespecíficas são dirigidas pelos mesmos mecanismos e têm sido estudadas com o mesmo enfoque e modelos. Num estande pluri-específico, a “planta intermediária” é apenas uma entidade virtual que segue uma armação par analisar as interações mútuas entre as diferentes

espécies de acordo com suas posições hierárquicas para captura de luz. Modelos para divisão de fontes entre perfilhos que competem em relvados densos estão agora disponíveis na literatura (SINOQUET et al., 1990; SINOQUET e BONHOMME, 1991). Esses modelos são baseados na dinâmica da arquitetura tridimensional da planta explícita para cada espécie considerada numa população de plantas. Essa dinâmica da arquitetura da planta pode ser obtida tanto através da digitação da arquitetura real do dossel ou como output (produção) de um modelo arquitetural explicitamente tridimensional como discutido acima.

A interação entre captura de luz e absorção de N é muito importante para o entendimento da dinâmica do relvado misto gramínea-leguminosa. CRUZ e LEMAIRE (1986) verificaram que no estande de *Medicago sativa* – *Dactylis glomerata*, quando a alfafa foi dominante, cocksfoot (orchard grass) foi deficiente em N, apesar da habilidade de espécie leguminosa em fixar nitrogênio e não competir intensivamente por N mineral do solo. Porém, em situações onde a cocksfoot é dominante, a nutrição de N de alfafa é reduzida devido a sua menor capacidade de fixação de N₂ como uma consequência do sombreamento. Muitos estudiosos demonstraram que qualquer fonte de N (N mineral do solo ou N₂ fixado), toda a população de plantas se comporta do mesmo modo no ajuste da dinâmica de absorção de N para acúmulo de biomassa (LEMAIRE et al., 1992) e, como dito acima, a divisão de fontes de N entre gramíneas e leguminosas é limitada pelas interações hierárquicas para captura de luz, que implica que alguma vantagem tida por uma espécie na aquisição de N provoca uma desvantagem correspondente para a outra espécie para manter a dinâmica da “planta intermediária” em nível de população de plantas. SOUSSANA et al. (1999 a,b) integraram tal interação entre captura de luz e acúmulo e repartição de N no seu modelo CANOPT simulando a dinâmica do relvado misto de *Lolium perenne* – *Trifolium repens*. A possibilidade de plantas leguminosas em obter seu nitrogênio de duas fontes complementares (i) N mineral do solo e (ii) N₂ fixado confere então vantagem da competição sobre as gramíneas quando o suprimento de N no solo é baixo, mas quando ocorre maior suprimento de N no solo as leguminosas estão em desvantagens para captura de luz e uso eficiente de luz, e sua habilidade em fixar N₂ declina. Assim, mudanças no balanço entre gramíneas e leguminosas no relvado causarão flutuações no N mineral do solo que em troca resulta na dinâmica complexa de populações de gramíneas-leguminosas caracterizada pela dominância cíclica de uma espécie sobre a

outra como mencionado nos modelos de THORNLEY et al. (1995) e SCHWINNING e PARSONS (1996a,b).

Enfoques similares têm sido desenvolvidos para a absorção de P e K no relvado (DURU e DUCROCQ, 1997; DURU e THÉLIER, 1997), os quais demonstraram que, como para o nitrogênio, a absorção de minerais do solo é regulada em nível da população de plantas como um todo. Além disso, para minerais com baixa mobilidade no solo como o P e K, a capacidade de absorção de plantas está diretamente associada ao crescimento radicular, permitindo as plantas explorar novos micro-lugares de solo (CADWELL, 1994). O comportamento das plantas para formar simbiose com fungos micorrízicos permite então explorar um grande volume de solo. A exsudação de C de raízes é também importante para compreender o funcionamento da rizosfera (BARDGET et al., 1998) e a disponibilidade de compostos de fósforo químicos insolúveis (MACKLON et al., 1994). Porém, as variações entre o importante papel das espécies forrageiras na dinâmica da vegetação de pastagens em solos de baixa fertilidade. É também importante considerar que, como o N mineral no solo, a repartição de minerais como P e K é muito heterogênea especialmente em relvados pastejados. Assim, a atitude forrageira de espécies de plantas para explorar rapidamente e intensivamente lugares rios em minerais através de uma forte plasticidade da morfologia radicular pode desempenhar um papel importante na competição entre plantas na comunidade pastejada, exceto em situações onde a competição por luz não domina.

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 modo mais eficiente para um perfilho exercer vantagem sobre seus vizinhos em condições secas é ter um desenvolvimento radicular mais rápido permitindo: (i)

absorção inicial de água solo e (ii) acesso a fontes de água nas camadas mais profundas do solo. Além disso, os resultados de GARWOOD e WILLIAMS (1967^{a,b}) 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 com sistema radicular profundo pode ser reduzido por meio da deficiência induzida-seca de N e P-K antes de ocorrer o estresse hídrico. Uma comparação entre espécies apresentando desenvolvimento do sistema radicular contrastante (por exemplo, *Festuca arundinacea* com raízes profundas e pouco ramificadas na camada superior do solo e *Dactylis glomerata*, com um sistema radicular superficial e muito ramificado) demonstra que, em condições secas, a vantagem do sistema radicular mais profundo para aquisição de água pode ser totalmente compensado pela desvantagem da aquisição menos eficiente de N e minerais na camada superior do solo (LEMAIRE e DENOIX, 1997). A eficiência do uso da água de *D. glomerata* permanece alta mesmo em condições secas, enquanto declina rapidamente em *Festuca arundinacea* quando o solo seca, pois a água absorvida nas camadas mais profundas do solo não é acompanhada pelo fluxo equivalente de nutrientes. Na realidade, *D. glomerata* parece mais resistente a seca, não por causa da maior resistência intrínseca ao estresse hídrico, mas apenas devido a sua habilidade em explorar mais intensivamente as camadas superiores do solo e continuar a fornecendo nutrientes a suas raízes através da manutenção ao fluxo de massa mínimo. LEMAIRE et al. (1997) encontraram diferenças semelhantes entre milho e sorgo. Assim, parte da resistência a seca atribuída a espécies pode ser amplamente re-examinada na luz da interação água-nutriente no solo. Esse fenômeno pode ser grandemente aumentado em relvados pastejados permanente onde a restituição no N, P e K tanto pela excreta animal ou aplicação de fertilizantes estão apenas concentradas acima de 10 cm do solo. Nessas condições, qualquer curto período de seca provoca desvantagem da espécie que não tem sistema radicular muito denso nessa camada de solo. Raízes de gramíneas formam micorrizas arbusculares na maioria dos ecossistemas naturais e agricultura (NEWMAN e REDDELL, 1987). O papel da micorriza na rizosfera da planta no nutriente pode desempenhar um papel importante nessas condições. É também importante considerar que nós conhecemos virtualmente nada das interações raiz-raiz entre diferentes plantas: são os sistemas radiculares inter-penetrante? Ou eles são

especialmente exclusivos? Qual papel para exsudados radiculares e sinalização química? Muitas pesquisas adicionais são necessárias para responder essas questões e ter uma visão clara da dinâmica da vegetação da complexa comunidade de plantas em vários níveis de intensificação onde solos contrastantes impõem forte competição por fontes de nutrientes.

Após essa curta revisão, parece claro que nenhuma fonte pode ser considerada independente de outras. Num relvado denso, a divisão de fontes do solo é amplamente dirigida pela luz. Essa dependência de sistemas radiculares na energia capturada pelas folhas impo um forte hierarquia entre competição por luz e competição por fontes de solo entre plantas que crescem em relvados densos. Logo que toda a luz incidente é interceptada pelo relvado, as plantas competem por luz e suas posições hierárquicas dentro do relvado para captura de luz determina sua própria taxa de crescimento e sua habilidade em capturar luz adicional. Com tal visão da dinâmica da competição de plantas é possível reconciliar a teoria de GRIME (1979), que postulou que a competição por luz foi o fenômeno mais importante da dinâmica da vegetação, com a teoria de TILMAN (1982), que considerou que a aquisição e conservação de nutriente pelas plantas foram as características mais importantes a considerar na habilidade de competição. Em solos de baixa fertilidade, a taxa de aquisição de nutrientes é baixa, e, portanto, as plantas crescem muito menos e a competição por luz ocorre muito tarde ou não ocorre. Nessas condições, habilidade de competição de perfilhos por fontes do solo como determinado por sua arquitetura radicular e propriedades da rizosfera pode ser expressa. A teoria de TILMAN indica que em tal situação, as plantas que têm capacidade de absorver mais eficiente as fontes mais limitantes e/ou a habilidade de armazenar e conservar essa fonte por uma reciclagem interna eficiente dominarão. Porém, quando a fertilidade do solo aumenta, a competição por luz inicia e é aumentada e, nessas condições, a habilidade das plantas em usar eficientemente as fontes de nutrientes no crescimento da parte aérea de modo que a posição de suas folhas na camada iluminada do dossel determina sua habilidade competitiva. Assim, o estudo da resposta adaptativa de plantas a sombra parece muito importante para o entendimento da dinâmica de competição durante o crescimento do relvado.

RESPOSTA ADAPTATIVA DE PLANTAS AO SOMBREAMENTO

O IAF parece ser a principal característica do relvado que determina a intensidade de competição por luz entre plantas individuais. Quando o IAF alcança um valor 1, as áreas foliares sobrepõem-se e algumas folhas tornam-se sombreadas. O primeiro efeito do sombreamento sobre um perfilho é a redução na taxa de assimilação de C. Conforme demonstrado por vários experimentos em condições controladas, a redução no nível luz recebida pelas folhas leva a uma alocação preferencial de assimilados de C na parte aérea às expensas do crescimento radicular (RYLE e POWELL, 1976; GASTAL e SAUGIER, 1986). Tal decréscimo no suprimento de C da planta tem sido demonstrado diminuir a capacidade de absorção de N da raiz (GASTAL e SAUGIER, 1989), assim, tal resposta das plantas à baixa irradiação pode explicar o efeito do sombreamento na aquisição de N e P-K conforme discutido acima. Além disso, essa alocação preferencial de assimilados de C nos meristemas da parte aérea pode ser interpretado como uma resposta adaptativa da planta que permite as plantas sombreadas desenvolverem sua área foliar e entrenós do colmo mais rapidamente para aumentar a captura de luz. Assim, as plantas podem desenvolver duas estratégias diferentes de adaptação ao sombreamento numa comunidade densa de plantas: (i) tanto a estratégia de tolerância a sombra, que corresponde a aclimação fotossintética em resposta a baixa irradiação (PEARCY e SIMS, 1994) e/ou aumento na área foliar específica (PEACE e GRUBB, 1989), que permite a planta minimizar a redução de seu suprimento de C, ou (ii) estratégia de fuga a sombra, que corresponde a uma otimização da alocação do suprimento de C para os meristemas da parte aérea de modo a otimizar o posicionamento de nova área foliar nas camadas do dossel menos sombreadas por meio de um aumento na alongação dos entrenós, redução na razão peso seco de folha:colmo e aumento da relação parte aérea:raiz (BALLARÉ et al. 1991^a).

No dossel, a luz da sombra é rica em luz vermelha extrema e pobre em luz azul (HOLMES e SMITH, 1977). Essa mudança espectral é a consequência da mudança preferencial da absorção do comprimento de onda pelas folhas (VARLET-GRANCHER et al., 1993). Muitos autores (MORGAN e SMITH, 1981; CASAL e SMITH, 1989; BALLARÉ et al., 1991b; APHALO e BALLARÉ, 1995) têm demonstrado que a maioria das plantas são capazes de mudar sua morfologia e seu padrão de alocação de C em resposta a mudanças na qualidade de luz por meio de fotorreceptores

sensíveis tanto a relação vermelho: vermelho extremo (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. Uma interpretação ecológica desses resultados pode ser dada. *Trifolium repens* pode ser considerada como uma espécie que evita a sombra com uma estratégia composta por dois elementos: i) exploração de espaço através da modulação pelo fitocromo de taxa de alongamento de entrenós e ramificação e, ii) exploração de espaço através da produção e posicionamento de nova área foliar pelo aumento do comprimento do pecíolo. GAUTIER et al. (1997, 1998) 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 vermelho:vermelho extremo 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). Essas respostas podem ser interpretadas como “foraging” por aumentar a qualidade do habitat (HARPER, 1977). A adaptação morfogenética permite a planta otimizar seu suprimento de C, mas é apenas benéfico se alguns pontos de crescimento do estolão alcançarem locais iluminados. Quando a planta foge do habitat sombreado, seu suprimento de C é baixo devido as folhas estarem sombreadas e, além disso, maior proporção de C 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 micro-

ambientes (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 vermelho:vermelho extremo dentro do dossel provoca redução no perfilhamento de *Lolium* spp.. GAUTIER et al. (1999) demonstraram que tanto a redução no fluxo de fóton fotossintético (quantidade de luz) e/ou redução da razão vermelho:vermelho extremo têm efeito no perfilhamento de *Lolium perenne*, enquanto redução na luz azul não tem efeito. A taxa de perfilhamento é o resultado da taxa de aparecimento de folhas, que determina a taxa de aparecimento de novos locais potenciais para perfilhos (aparecimento da gema) e, “site filling” (Fs), que mede a taxa de desenvolvimento de uma gema em perfilho (DAVIES, 1974). GAUTIER et al. (1999) verificaram que o efeito quantitativo do sombreadamento (redução de apenas da densidade de fluxo fotossintético, com uma razão constante de vermelho:vermelho extremo) reduziu principalmente a taxa de aparecimento de folhas e levemente o “site filling”, enquanto o efeito qualitativo do sombreadamento (redução da razão vermelho:vermelho extremo com densidade de fluxo de fóton fotossintético constante) teve efeito principalmente no “site filling” e não teve efeito na taxa de aparecimento de folhas. Em outro experimento GAUTIER e VARLET-GRANCHER (1996) demonstraram que redução na luz azul com o mesmo nível de densidade de fluxo de fóton fotossintético teve efeito no tamanho da bainha e lâmina de *Lolium perenne* e *Festuca arundinacea* através do aumento da taxa de alongamento foliar e/ou aumento na duração do alongamento de folhas. Investigações de respostas de gramíneas a mudanças na qualidade de luz foram realizadas apenas em espécies de gramíneas temperadas cespitosas, tais como *Lolium* spp. e *Festuca arundinacea*. Pouco se sabe a respeito de respostas de espécies de gramíneas estoloníferas, porém CRUZ e BOVAL (2000) relataram que em relvado de *Digitaria decumbens* a taxa de alongamento do estolão aumenta drasticamente quando o dossel apresenta IAF próximo de 3. Esse resultado indica que, assim como em trevo branco, as espécies de gramíneas estoloníferas podem desenvolver a estratégia de fuga, mas investigações adicionais para outras espécies são necessárias.

O efeito do sombreamento no crescimento da planta parece ser uma resposta muito complexa de plantas a vários sinais intimamente interrelacionados, todos resultantes de processos de extinção de luz dentro do dossel de plantas: redução da densidade de fluxo de fóton fotossintético, que reduz o suprimento de C de plantas (efeito trófico); mudança na qualidade de luz percebida pela planta através da redução da razão vermelho:vermelho extremo e; redução na luz azul (efeitos morfogênicos). BALLARÉ et al. (1987) verificaram que as plantas são capazes de perceber mudanças na qualidade de luz através da reflexão horizontal da luz pelas suas vizinhas, antes que a quantidade de luz absorvida pelas plantas seja significativamente reduzida. Desse modo, a percepção “proximidade” de suas vizinhas faz com que as plantas possam responder antecipadamente por meio de mudanças no padrão de alocação do C antes que o suprimento de C seja também afetado. A inibição da ramificação e perfilhamento através do sombreamento, observado respectivamente em trevo branco e em espécies de gramíneas e, a alocação de C preferencial no meristema primário da parte aérea corresponde a uma mudança de uma estratégia de exploração de fontes de luz por meio da colonização horizontal do espaço, que permite a proliferação de unidades novas de vegetação explorando locais mais bem iluminados, através do desenvolvimento na vertical (comprimento da bainha e pecíolo) ou horizontal (estolão). Porém, esse investimento da planta em tecidos não fotossintéticos é mantido apenas se ao seu suprimento de C for adequado. Num estande natural, o decréscimo em vermelho:vermelho extremo ocorre muito antes do decréscimo da densidade de fluxo de fóton fotossintético (DFFF), que inibe o desenvolvimento de perfilhos em gramíneas e gemas axilares em trevo branco ante alguma redução no suprimento de C. A redução da DFFF e o decréscimo no suprimento de C podem também afetar o perfilhamento e ramificação. A falta de C pode levar a mortalidade de gemas emergentes, perfilhos novos e ramos, enquanto a rápida extensão de folhas no perfilho principal ou de entrenós no estolão principal continua até que o suprimento de C da planta torne-se também baixo para a manutenção de raízes e aquisição de nutrientes. Então a planta morrerá, levando a auto-compensação em nível de população de plantas (SACKVILLE-HAMILTON et al., 1995).

Parte da hierarquia desenvolvida entre plantas individuais dentro de um estande de vegetação para interceptação de luz e, portanto, para aquisição de fontes de nutrientes, é resultado de cada resposta morfogênica antecipada a sinais desenvolvidos a qualidade de luz durante o estágio inicial de desenvolvimento do

dossel. A sensibilidade na percepção na presença de plantas vizinhas e a eficiência da resposta morfogênica a sinais, portanto, desempenha um papel importante na competitividade de espécies de plantas (LEMAIRE e MILLARD, 1999). Estudos adicionais são necessários para definir a variabilidade inter e intra-específica na resposta morfogenética e como usar essa informação em modelos de dinâmica de população de plantas.

QUAIS AS CARACTERÍSTICAS DE HABILIDADE COMPETITIVA DA PLANTA

Variações na definição de habilidade competitiva por diferentes autores (GOLDBERG, 1997) leva a diferenças na avaliação entre espécies de acordo com as condições ambientais (AERTS, 1999). A competitividade de espécies é avaliada através de diferentes características em situações onde a competição por luz domina a aquisição de fontes do solo e em situações onde as plantas não competem por luz. De acordo com GRIME (1979) a intensidade de competição aumenta quando a disponibilidade de fonte do solo aumenta, correspondendo a situações em que a capacidade de crescimento da planta é suficiente para permitir que toda população de plantas intercepte a maior da fonte de luminosa. Assim, espécie com maior habilidade competitiva é aquela que desenvolve mais rapidamente uma arquitetura para interceptar luz: rápida expansão de área foliar e rápida colonização da camada superior do dossel por meio do alongamento da bainha, pecíolo e entrenós do colmo. Além disso, de acordo com TILMAN (1982) a competição pode ser também intensa em ambientes de solo pobre, sendo nessas condições planta mais competitiva aquela que tiver menor exigência pela fonte mais limitante na situação considerada. A teoria de TILMAN é baseada no conceito de “conservação de fonte” dentro da planta: quando o tempo de residência de uma fonte dentro da planta aumenta, essa fonte torna-se mais eficiente e em consequência pode ser absorvida em menor quantidade para manutenção da vida da planta. Essa demanda mínima de fonte pela planta, denominada R^* na teoria de TILMAN, pode ser variável entre as espécies de plantas de acordo com sua habilidade de manter suas folhas viva durante um determinado período de tempo. Espécies com duração de vida foliar longa apresentam menores valores de R^* para fontes de N e P persistem mais em condições de solo pobre que espécies com duração de vida foliar curta. BERENDSE e ELBERSE (1990) e BERENDSE (1994)

concluíram a teoria de TILMAN com a teoria de GRIMES e indicaram que em condições de solos férteis a espécie mais competitiva é aquela que apresenta alta taxa de absorção de fontes do solo, aumentando o crescimento da parte aérea para uma rápida interceptação luminosa, enquanto em solos pobres, a espécie que domina é aquela que apresenta menor taxa de crescimento associada com alto grau de conservação interna de fonte. Assim, para a maioria de espécies de plantas herbáceas a habilidade competitiva para absorção e conservação de fontes pode ser descrita pelas características da folha (POORTER e GARNIER, 1999). Características como: área foliar específica, teor de matéria seca da folha, %N da folha e duração de vida da folha, podem ser usadas para descrever diferenças no funcionamento, permitindo uma rápida classificação entre espécies de crescimento “lento” e “rápido” (GARNIER et al., 1999). É claro que mesmo se essas características tenham um significado ecofisiológico claro, elas não são suficientes para a caracterização da habilidade competitiva da planta. Outros caracteres morfológicos como, razão de área foliar ou razão parte aérea:raiz, também desempenham um importante papel na otimização da alocação do C para interceptar luz. Porém, essas características não são apenas características específicas da espécie de planta, mas também resulta de respostas adaptativas da planta a competição por luz. Como demonstrado acima, as plantas dominadas por suas vizinhas em um estande apresentam um declínio mais rápido na sua razão área foliar e razão parte aérea:raiz que as plantas dominantes. Assim, diferenças nas características morfológicas observadas numa determinada data entre espécies de plantas da mesma comunidade podem revelar mais uma diferença na sua posição hierárquica dentro do estande que diferença intrínseca entre espécies. Somente estudos da dinâmica usando essas características permitem uma distinção entre habilidade competitiva intrínseca de uma espécie e sua resposta a determinada intensidade de competição dentro do estande de plantas.

O enfoque ecofisiológico de competição de plantas que desenvolvemos aqui tende a considerar competição por luz como o mecanismo mais importante determinante da partição de outras fontes. Porém, a forma de absorção de nutrientes pelas plantas no solo determina em grande parte o sucesso dessas plantas na competição por luz e, como demonstrado acima, plantas que têm uma posição dominante no dossel continua a ter grande acesso a fontes do solo, o que reforça sua habilidade competitiva. Assim, existe uma forte interação entre competição por luz e competição por nutrientes no solo, de modo que qualquer sucesso em um tipo de

competição reforça a chance de sucesso no outro. Desse modo, logo que planta domina suas vizinhas, sua vantagem competitiva aumenta e a diferença entre plantas dominante e dominada aumenta continuamente até ocorrer a morte de mais indivíduos dominados quando a maior parte da luz não é mais interceptada em nível de população de plantas. Assim, como descrito muitas vezes para diversas espécies, a densidade de plantas individuais declina alometricamente com o aumento da massa média da planta com um coeficiente de $-3/2$, indicando um crescimento isométrico da população média de plantas (SACKVILLE-HAMILTON et al., 1995). Então, a regra de autocompensação, que descreve a relação tamanho-densidade da população de plantas ter interceptado toda a luz incidente, parece ser o estágio final do processo de competição por luz, o qual impõe a adaptação morfológica da população de plantas através de respostas fotomorfogenéticas de plantas individuais. Como a evolução da população de plantas pode ser interrompida ou revertida por um distúrbio tal como a desfolhação, que permite as plantas dominadas sobreviveres e possivelmente recuperar-se.

RESPOSTA E ADAPTAÇÃO DA PLANTA A DESFOLHAÇÃO

A severidade e frequência de desfolhações intermitentes de comunidade de plantas pastejadas dependem dos animais em pastejo, taxa de lotação e do manejo do pastejo (WADE e CARVALHO, 2000). Cada evento de desfolhação representa para a planta um distúrbio no seu crescimento e, portanto, interferirá na sua habilidade competitiva na dinâmica da população. As respostas da planta ao distúrbio de desfolhação pode ser visto como tendo o alvo de restauração e manutenção dos padrões de crescimento homeostático, onde todas as fontes são usadas de modo balanceado para o crescimento ótimo da planta (LEMAIRE e CHAPMAN, 1996). Porém, numa comunidade pastejada, as desfolhações não afetam apenas a planta individual, mas também suas vizinhas, de modo que a desfolhação em nível local pode também ser vista como um meio pelo qual a competição por luz é removida. Assim, a resposta total da planta individual a desfolhação numa comunidade pastejada parece ser um mecanismo complexo dependendo não apenas da severidade e intensidade de desfolhação experimentada pelas plantas, mas também no padrão de desfolhação de suas vizinhas. Então, dependendo do comportamento do pastejo seletivo dos animais para diferentes espécies ou tipos morfológicos de plantas, a competitividade de

diferentes plantas dentro da comunidade complexa pastejada pode ser fortemente influenciado pelo manejo do pastejo (CRAWLEY, 1983; LOUDA et al., 1990).

A resposta de plantas ao pastejo pode ser estudada através do uso do conceito de resistência ao pastejo (BRISKE, 1986). BRISKE (1996) considerou que a resistência ao pastejo pode ser dividida em “escape ao pastejo” e “tolerância ao pastejo”. Os mecanismos de tolerância são considerados, à curto prazo, como aclimação fisiológica a restrição de suprimento de carboidrato para o crescimento da planta, a qual resulta na remoção de tecidos fotossintéticos e rápida restauração na rebrotação, enquanto, à longo prazo, adaptação morfológica, que permite a planta reduzir a probabilidade e severidade de desfolhações adicionais.

FLUXOS DE CARBONO E NITROGÊNIO EM RELVADOS PASTEJADOS

A produção primária de uma pastagem é determinada pela quantidade de carbono que é acumulado por unidade de área de solo por um relvado por unidade de tempo. O acúmulo de C no material da planta acima do solo resulta dos processos fotossintético bruto, perdas respiratórias e partição de C entre parte aérea e raiz. Todos esses processos são influenciados pelo status nutricional de nitrogênio da planta. Por outro lado, a absorção de fontes de N no solo, tanto pela fixação de N_2 pelas leguminosas ou pela absorção de N mineral também dependem da absorção de C pelas plantas. Assim, a dinâmica dos fluxos de C e N tem sido estudados juntos. Considerando que o C é absorvido pelas folhas e o N é absorvido pelas raízes, os fluxos de tecidos nas pastagens podem somente ser completamente entendidos através da análise da captura, alocação e uso da fonte tanto na elaboração do tecido radicular como do tecido da parte aérea, mesmo que apenas o crescimento da parte aérea seja diretamente concernido com a produção do rebanho.

Fluxos de Carbono

Conforme representado na Figura 1, o fluxo de C no interior do dossel do relvado por intermédio da fotossíntese bruta do dossel (FBD), que está diretamente relacionada com a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) que é

absorvida pelo dossel. Uma parte do C fotossintetizado é diretamente perdido através da respiração de manutenção das partes aérea e radicular, o C líquido disponível (fotossíntese bruta menos respiração de manutenção) é alocado na parte aérea e nas raízes para a síntese de novos tecidos com perdas associadas a respiração de crescimento. Os tecidos da parte aérea podem ser pastejados pelo animal ou podem senescer e se decompor com um retorno de C ao solo como matéria orgânica e perdas de CO₂ através da atividade dos decompositores. Os tecidos radiculares estão também sujeitos a senescência, que determina o fluxo de C no solo juntamente com os exsudados radiculares que dão C diretamente para a biomassa microbiana associada com a rizosfera.

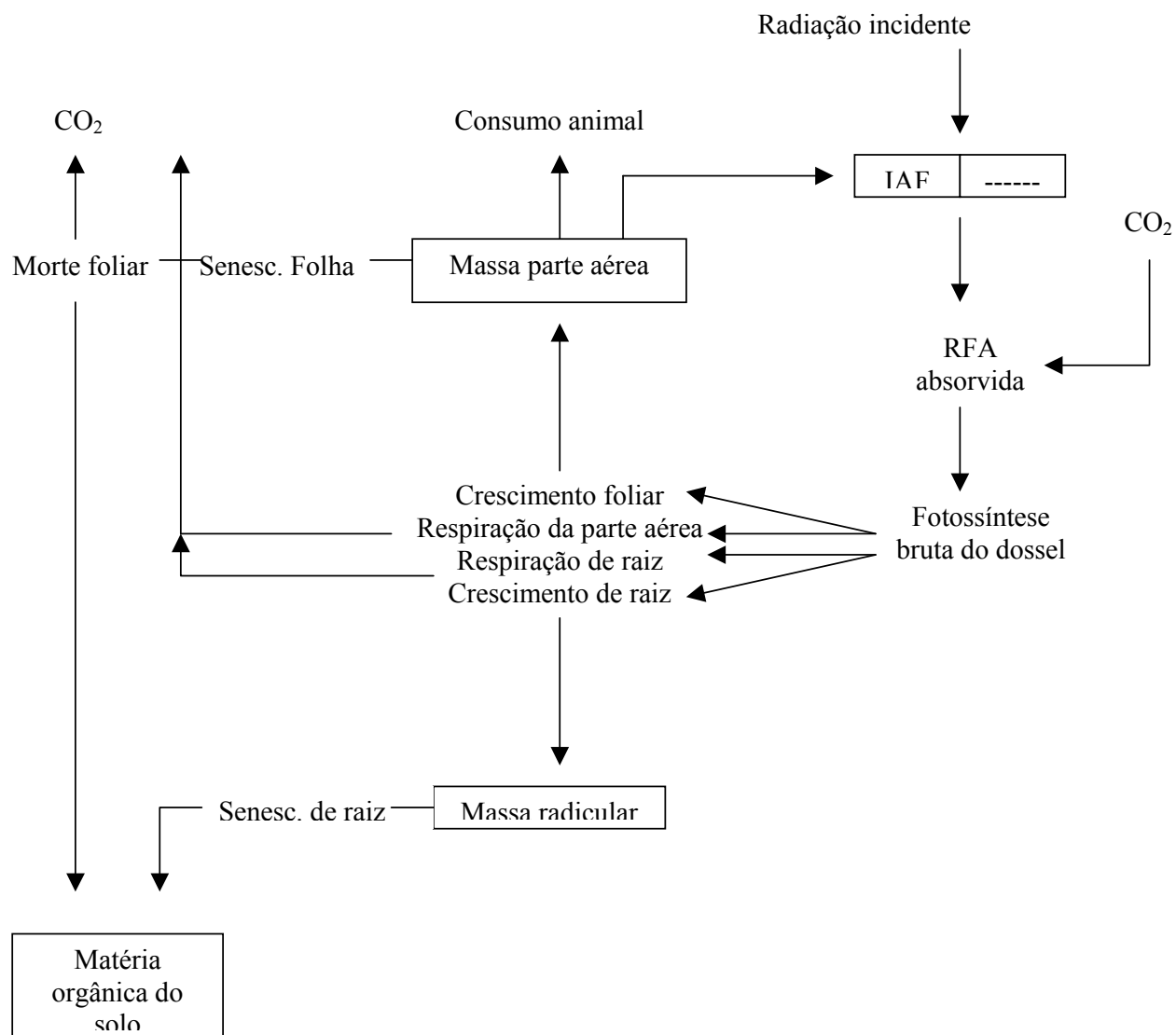


Figura 1 – Diagrama do fluxo de C em relvado pastejado (adaptado de LEMAIRE e CHAPMAN, 1996).

Interceptação de luz pelo relvado:

A proporção de radiação fotossinteticamente ativa incidente (RFA_o), que é absorvida pelo dossel de plantas, ou seja, a eficiência de absorção (E_a), é determinada pelas variáveis do relvado, como o IAF (Índice de área foliar), o ângulo médio da lâmina e as propriedades ópticas dos tecidos foliares como a transmitância e refletância de comprimentos de ondas visíveis. Algumas características de radiação solar também influenciam a eficiência em que a RFA incidente é absorvida pelo dossel de plantas, como a razão de luz difusa/direta e o ângulo de radiação incidente, porém a integração da eficiência de absorção durante um dia completo reduz amplamente o efeito instantâneo desses parâmetros. Portanto, usando a equação de MONSI e SAEKI (1953), uma relação entre a eficiência de absorção média diária (E_a) e o IAF do relvado pode ser estabelecida:

$$E_a = K_1(1 - e^{-K_2 \text{ IAF}}) \quad (I)$$

O valor do coeficiente K_1 é determinado pelas propriedades ópticas das folhas e é próximo de 0,95 para a maioria das espécies (VARLET-GRANCHER et al., 1989), indicando que apenas 5% da luz é refletida. K_2 é coeficiente de extinção de luz que depende da estrutura geométrica do dossel foliar. O valor de 0,55 tem sido encontrado para as espécies de folhas eretas como *Festuca arundinacea* (BELANGER et al., 1992a) ou *Dactylis glomerata* (PEARCE et al., 1965), enquanto o valor de 0,8-0,9 para espécies com folhas orientadas mais horizontalmente, como *Medicago sativa* (GOSSE et al., 1982) ou *Digitaria decumbens* (SINOQUET e CRUZ, 1993). A equação I permite a determinação do IAF ótimo, aquele em que aproximadamente 90% da radiação incidente é interceptada pelo relvado (DONALD, 1961). Esse IAF ótimo é maior para espécies erectófilas (maioria das gramíneas) que para aquelas planófilas (maioria das leguminosas). Como consequência, para relvados mantidos a um IAF baixo por meio de desfolhação freqüente e severa, espécies prostradas podem manter maior eficiência de absorção de radiação que espécies erectófilas. Porém, essa comparação não leva em conta a mudança no hábito de crescimento de algumas espécies resultado, à longo prazo, de resposta adaptativa ao regime de desfolhação. Após uma desfolhação severa do relvado a dinâmica de restauração da capacidade para absorção de luz e, portanto, do suprimento de C depende diretamente da dinâmica de expansão da área foliar.

Assim, as plantas que têm maior taxa de alocação de C nos meristemas foliares (alta relação parte aérea:raiz ou lâmina:colmo) associado com maior área foliar específica (AFE), que corresponde a alta razão de área foliar (RAF em m^2 de área foliar por g de massa da planta), pode ter maior taxa de crescimento após a desfolhação severa que plantas com baixa RAF. Quando a desfolhação é mais leve, a área foliar remanescente permite a planta alcançar seu IAF ótimo rapidamente e as diferenças entre as duas categorias de espécies, baixa e alta RAF, pode ser menos importante. Em pastos pastejados continuamente a quantidade de RFA absorvida pelo relvado durante um período de tempo depende diretamente do IAF médio no qual o relvado foi mantido até o equilíbrio dinâmico entre expansão foliar, consumo e senescência, dependendo da densidade de lotação (HODGSON, 1985).

Fotossíntese e perdas por respiração

A fotossíntese bruta do dossel do relvado pode ser estimada por meio da média das mensurações de troca de gás pela cultura numa câmara que permite medir a fotossíntese líquida durante o dia e a taxa de respiração durante a noite (período escuro). Se nós assumirmos que a respiração no escuro mensurada no início da noite representa a estimativa dos fluxos de C pela respiração durante o dia, nós podemos adicionar esse valor aos valores da fotossíntese líquida para obter a estimativa da fotossíntese bruta do dossel (FBD em $\mu\text{mol CO}_2/m^2.s$). Muitos autores têm obtido estimativas da FBD para relvados desfolhados contínuo ou intermitentemente (DEINUM et al., 1981; LEAFE e PARSONS, 1981; PARSONS et al., 1983; KING et al., 1984; LANTINGA, 1985; MAZZANTI, 1990; GASTAL e BELANGER, 1993). Num determinado IAF a curva de resposta da FBD a RFA incidente pode ser expressa por meio da média de dois parâmetros: FBD_{max} , que representa o valor assintótico da fotossíntese bruta obtida nas condições de saturação de luz e, RL_{max} (em $\mu\text{mol CO}_2/m\text{mol RFA}$), que é o rendimento máximo de luz e representa a inclinação inicial da curva de resposta.

A FBD_{max} em nível de folha individual é função da idade da folha, declinado com a idade. O valor inicial para folhas jovens depende das condições de irradiação nas quais as folhas foram expostas durante sua expansão. Folhas que crescem em condições de baixa irradiação em relvados densos têm menor taxa fotossintética na luz

saturada, ou seja, quando emergem no topo do dossel, que folhas que crescem em condições de alta taxa de irradiação logo após a desfolhação (WOLEDGE, 1971, 1973; PRIOUL, 1971). Durante o crescimento reprodutivo de gramíneas, o alongamento dos entrenós do colmo empurra as folhas em expansão para o horizonte bem iluminado do dossel, evitando o declínio na fotossíntese bruta do dossel mencionado acima (WOLEDGE, 1978). Portanto, num IAF similar, a FBD_{max} de relvados reprodutivos pode ser maior que aquela de relvados vegetativos. Durante o período de rebrotação após desfolhação completa, tanto a FBD_{max} como o RL_{max} aumentam com o incremento de IAF, então a fotossíntese bruta do relvado aumenta rapidamente até alcançar o valor ótimo de IAF. Deficiência de N afeta apenas a FBD_{max} , porém não muda muito o RL_{max} para relvados comparados com o mesmo IAF. O maior efeito da nutrição nitrogenada no suprimento de C de relvados em rebrotação após a desfolhação opera por meio da dinâmica do crescimento foliar e expansão do IAF do relvado (BELANGER et al., 1992a). Diferenças na FBD_{max} são importantes entre espécies C_3 e C_4 devido suas diferenças na fotossíntese foliar na saturação de luz, resultante da diferença na via metabólica (LUDLOW, 1985). Diferenças entre espécies do mesmo grupo metabólico, quando comparado no mesmo IAF, são muito menos importantes. Valores similares tem sido relatados para *Festuca arundinacea* (GASTAL e BELANGER, 1993) e *Lolium perenne* (PARSONS e ROBSON, 1981).

Uma parte do assimilado pelo dossel é respirado pelas plantas para produção de energia para a manutenção dos tecidos existentes (respiração de manutenção) ou para a síntese de novos tecidos da planta (respiração de crescimento). A energia produzida pela respiração de manutenção é usada principalmente para o metabolismo do fluxo de proteína, a manutenção de gradientes eletroquímicos e integridade biológica e o transporte ativo de íon. A taxa de respiração de manutenção é proporcional a massa de proteína da planta e responde a temperatura com um Q_{10} de 2, aproximadamente. A energia usada pela respiração de crescimento depende da natureza bioquímica dos compostos sintetizados e é proporcional ao seu teor de C (VERTREGT e PENNING de VRIES, 1987). Assim, a assimilação líquida diária de C, que representa a quantidade de C que pode ser usado para a formação de novos tecidos, pode alcançar apenas 50-60% da fotossíntese bruta diária do dossel (ROBSON, 1973).

Para relvados que são continuamente pastejados e mantidos num IAF mais ou menos constante, a FBD_{max} e o RL_{max} são menores que para relvados desfolhados intermitentemente quando as comparações são feitas em IAF similares (KING et al.,

1984; LANTINGA, 1985; MAZZANTI, 1990). Em relvados sob pastejo contínuo, as folhas mais jovens são preferencialmente desfolhadas pelos animais em pastejo (BARTHAM e GRANT, 1984; MAZZANTI e LEMAIRE, 1994) levando a uma estrutura de folhagem mais velha quando comparado com um relvado em rebrotação após a desfolhação severa, no qual o IAF é composto de folhas jovens em expansão (PARSONS et al., 1988). Porém, essa diferença entre pastejo contínuo e intermitente é importante principalmente para IAF baixo e progressivamente desaparece quando comparação é feita num IAF alto.

Alocação de carbono

O padrão de alocação de C entre meristemas de raízes e parte aérea para formação de novos tecidos foliares e radiculares é fundamental para entender não apenas o modo que determina a quantidade de C que pode ser colhido como uma consequência da produtividade do relvado, mas também como o fluxo de C abaixo do solo suporta o crescimento radicular, absorção de água e minerais e também os exsudados radiculares que são uma importante fonte de energia para fungos e bactérias associadas com a rizosfera da planta e que interagem com a nutrição da planta.

A alocação de C recém fotossintetizado para raízes e parte aérea tem sido estudada por vários autores usando técnicas de C marcado. BELANGER et al., 1992b) demonstraram que, durante a rebrotação após a desfolhação severa de um relvado de *Festuca arundinacea*, a proporção de C alocado para o crescimento radicular aumentou de 10% na primeira semana após a desfolhação para 20% na quarta semana. RYLE e POWELL (1975) indicaram que após a desfolhação a proporção de C 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). 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 C para novo crescimento.

A deficiência de N afeta grandemente o partição de C parte aérea/raiz. BELANGER et al. (1992b) verificaram que um relvado de festuca alta sob condições

não limitantes de N para o crescimento, aproximadamente 15% do C recém fotossintetizado foi alocado para o crescimento radicular, enquanto essa proporção pode alcançar 40% em condições de deficiência severa de N. Os mesmos autores concluíram que para festuca alta a proporção de C alocado para o crescimento das raízes é menor durante o crescimento reprodutivo na primavera que durante o crescimento vegetativo no verão como consequência do aumento do crescimento de perfilhos reprodutivos na parte aérea. Resultados semelhantes foram obtidos por PARSONS e ROBSON (1981b) em que esse padrão pacereu ser característica geral para gramíneas temperadas. Baixas temperaturas aumenta a proporção de C alocado para as raízes em espécies de gramíneas temperadas (PRUD'HOMME e GASTAL, 1993). Um decréscimo no suprimento de C por meio da diminuição na RFA levou ao aumento de C alocado para o crescimento foliar (RYLE e POWELL, 1976).

Como conclusão, aqueles fatores que afetam o suprimento de C das plantas, como desfolhação ou sombreamento, leva ao aumento da proporção de C usado para o crescimento foliar, enquanto fatores que afetam a atividade meristemática das plantas, como deficiência de N e baixa temperatura, leva ao aumento relativo na alocação de C para as raízes, conferindo as plantas um equilíbrio funcional entre raízes e parte aérea (DAVIDSON, 1969).

SENESCÊNCIA E ACÚMULO LÍQUIDO DE FORRAGEM

Em relvados desfolhados intermitentemente, durante o resto do período na ausência de animais em pastejo, a taxa de acúmulo de C nos tecidos vivos da parte aérea pode ser considerado como o balanço entre a produção bruta de tecidos foliares e a taxa de senescência e morte de folhas. Logo após um evento de desfolhação severa, nos estádios iniciais de rebrotação, há pouca ou nenhuma morte de tecido foliar até que a duração de vida das primeiras folhas produzida após o corte seja alcançada. Durante esse período a taxa de acúmulo de biomassa aérea é igual a produção de forragem bruta. Depois, as primeiras folhas a morrerem são aquelas produzidas no início do período de rebrotação; essas folhas são, em geral, menores que aquelas produzidas subseqüentemente, estão a taxa de senescência de folhas em termos de fluxo de massa inicialmente é lenta e inferior a taxa de produção de novos tecidos (ROBSON et al., 1988), porém a diferença desaparece gradualmente quando o

tamanho das folhas subseqüentes torna-se mais ou menos constante. Assim, após o período inicial correspondente a duração de vida da folha, a produção líquida de tecidos foliares diminui e torna-se zero quando a senescência foliar se iguala ao crescimento foliar. Nesse estágio, a quantidade de biomassa viva aérea do relvado permanece constante, o “rendimento teto” do relvado.

Conforme discutido por LEMAIRE e CHAPMAN (1996), as espécies de gramíneas (e em menor extensão leguminosas) têm a duração de vida foliar geneticamente determinado. Para *Lolium perenne*, essa é aproximadamente 330 graus-dia e corresponde ao aparecimento de 3 folhas; uma vez três folhas tenha sido produzida no perfilho principal, a mais velha começa a morrer. Para *Festuca arundinacea*, a duração de vida da folha é de aproximadamente 570 graus-dia e corresponde ao aparecimento de 2,5 folhas no perfilho principal (LEMAIRE, 1988). Essas diferenças entre espécies ocasiona grandes diferenças na sua capacidade de acumular massa aérea viva e alcançar alto rendimento teto apesar de uma taxa de produção bruta de forragem relativamente semelhante (LEMAIRE e CHAPMAN, 1996). CRUZ et al. (1989) e CRUZ e SOBESKY (1989) verificaram diferenças semelhantes entre espécies tropicais. Portanto, a comparação da produção de forragem de diferentes espécies por meio do rendimento obtido através de colheitas seqüenciais, o procedimento mais comum, tem de ser analisada com alta precaução, pois para espécies com duração de vida foliar contrastante o resultado será diferente de acordo com a freqüência de corte adotada.

EFICIÊNCIA DO USO DA RADIAÇÃO E PRODUÇÃO DE FORRAGEM

Usando o enfoque abordado por MONTEITH (1972) para a análise do crescimento cultural, é possível relacionar diretamente a quantidade de biomassa acumulada acima do solo num relvado durante um determinado período e a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) absorvida pelo dossel durante o mesmo período de tempo. Em geral, para muitas culturas é encontrada uma relação linear entre biomassa acima do solo e RFA absorvida durante o curso de tempo de crescimento (GOSSE et al., 1986) e uma constante de eficiência de uso da radiação (EUR) pode ser calculada e expressa em g MS/MegaJoule.

Após uma desfolhação severa, antes do início da senescência foliar (ver acima), a EUR pode ser estimada. A quantidade de C fixado pelo relvado por unidade de tempo depende diretamente da quantidade de RFA absorvida pelas áreas foliares verdes (RFA_a). A determinação diária de RFA incidente e a eficiência de absorção de luz (E_a) por meio da equação I permite estimar a RFA absorvida diariamente. Conforme demonstrado por BELANGER et al. (1992a) num relvado de festuca alta, uma linha de regressão linear se ajustou aos dados de biomassa aérea quando plotados em relação a RFA_a acumulada. A inclinação dessa linha de regressão não representou exatamente a EUR do relvado porque somente o crescimento da parte aérea é levado em conta. Assim, variações na inclinação podem ser observadas como consequência do padrão da partição de C entre parte aérea/raiz, descrito acima. Por exemplo, BELANGER et al. (1992a) verificaram uma EUR de aproximadamente 2,0 gMS/MJ para relvados reprodutivos de festuca alta na primavera e 1,6 – 1,8 para relvados vegetativos no verão. Similarmente, BELANGER et al. (1992a) demonstraram que a EUR é reduzida com a deficiência de N e que essa redução é parcialmente devido ao aumento da proporção de C alocado para o crescimento da parte aérea, conforme discutido acima, e parcialmente, devido ao efeito direto da deficiência de N na EUR através de seu efeito na fotossíntese do dossel. Estimativas da EUR para crescimento da parte aérea em relvados de *Festuca arundinacea* sob pastejo contínuo, mantidos com o IAF constante, foram feitas por MAZZANTI (1990) usando mensurações de fluxo de tecidos em perfis marcados para estimar a produção bruta de forragem acima do solo. Os valores obtidos por esse autor em tais relvados, em condições não limitantes de N, não são muito diferentes daqueles relatados por BELANGER et al. (1992a) para relvados desfolhados intermitentemente. Esses resultados indicam que, se a comparação de manejo da lotação contínua versus manejo da lotação intermitente é feita com o mesmo IAF durante um determinado período de tempo (que corresponde a quantidade similar de RFA absorvida), as produções de forragem bruta dos dois sistemas de manejo podem ser aproximadamente iguais. A mesma conclusão geral foi obtida por PARSONS et al. (1988) num modelo de crescimento de relvado. É importante notificar aqui que produções de forragem bruta similares foram obtidas nos dois sistemas apesar das diferenças substanciais na fotossíntese bruta do dossel, como apresentado anteriormente. Assim, a alocação de C para as raízes pode ser reduzida em relvados pastejados continuamente como uma consequência da desfolhação mais freqüente que no sistema pastejado intermitentemente.

ABSORÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DE N DENTRO DAS PLANTAS E DOSSÉIS

Como demonstrado nos parágrafos anteriores, o suprimento e alocação de C afetam diretamente o status de nutrição nitrogenada da planta. O status de N na planta e seu efeito na dinâmica de crescimento e fluxo de C dentro dos relvados são então determinados pela taxa de absorção de N e sua distribuição entre os órgãos da planta.

Quando a disponibilidade de N no solo não é limitante, o %N crítico da planta, ou seja, o %N mínimo na planta necessário para alcançar a taxa de crescimento máxima, diminui quando as plantas tornam-se maiores (LEMAIRE e SALETTE, 1984):

$$Nc\% = aW^{-b} \quad (II)$$

Em que $Nc\%$ é a concentração de N crítica na planta, W é a biomassa do relvado acima do solo em t/ha, a e b são coeficientes. Dessa equação é possível derivar uma relação entre a quantidade mínima de N exigida pela planta para alcançar biomassa acima do solo máxima (W):

$$N_{upt} = 10aW^{1-b} \quad (III)$$

GREENWOOD et al. (1990) verificaram que o valor do coeficiente b não diferiu entre as espécies C_3 e C_4 , enquanto valor diferente de a foi encontrado para as duas vias metabólicas de acordo com a diferença na eficiência fotossintética, mas pouca ou nenhuma diferença foi observada entre as espécies do mesmo grupo metabólico. Para a maioria das gramíneas temperadas DURU et al. (1997) propuseram o valor de 4,8 para a e 0,32 para b , enquanto para gramíneas tropicais, valores de 3,6 e 0,34 foram propostos, respectivamente, para a e b . Portanto, LEMAIRE e GASTAL (1996) verificaram que um valor teórico de 1/3 é esperado para b , qualquer a espécie considerada.

Esse declínio na quantidade de N necessário para produzir uma nova unidade de produção de forragem (gN/gMS) com o aumento da massa de forragem é consequência do aumento na proporção de material estrutural quando as plantas tornam-se maiores, conforme demonstrado por LEMAIRE e GASTAL (1997), e, do sombreamento das folhas com o desenvolvimento do IAF, em que há o declínio progressivo do conteúdo de N por unidade de área foliar quando as folhas são sombreadas (HIROSE et al., 1988; LEMAIRE et al., 1991). Esse declínio no N% crítico da planta com o aumento da massa da planta paralelo ao declínio na razão de área foliar (RAF), conforme verificado para sorgo por LEMAIRE e GASTAL (1997), assim o

acúmulo de N no dossel acima do solo é linearmente relacionado com o IAF. DURU e tal. (1997) encontraram relação similar entre Nc% e RAF ou Nupt e IAF para pastagens naturais. Como demonstrado por POORTER (1989), espécies de crescimento lento e rápido como *Festuca rubra* e *Lolium perenne* diferem principalmente por sua RAF quando elas são comparadas com a mesma massa de planta, portanto, seu N% intrínseco da planta pode ser diferente. Quando o dossel da planta se desenvolve, maior proporção de folhas são sombreadas e parte do N das dessas folhas é remobilizado e translocado para folhas em expansão. Porém, essa redução aparente do N exigido para a expansão de área foliar extra é acompanhada por um investimento de suprimento de N do colmo ou tecidos de sustentação para colocar as novas folhas na parte superior do dossel, ou seja, na camada bem iluminada. Assim, quando o dossel se desenvolve e a competição por luz aumenta, existe uma ligação entre o investimento de N no tecido fotossintético com alta concentração de N e o investimento de N nos tecidos de sustentação com baixa concentração de N, mas a quantidade de N acumulado na biomassa aérea por unidade de área foliar (gN/m^2 de área foliar/ m^2 de área de solo) permanece relativamente constante e o valor ótimo está em torno de 3 gN/m^2 para muitas espécies (GRINDLAY et al., 1993). Quando a disponibilidade de N no solo não atende a exigência de N% para manutenção da planta próximo seu valor crítico definido pela Equação 1, a taxa de crescimento da planta diminui proporcionalmente a razão entre N% real da planta e N% crítico da planta (LEMAIRE e GASTAL, 1997). Essa razão pode ser considerada como um indicador do status nutricional de N do relvado e pode ser usado com o propósito de diagnóstico. GASTAL et al. (1992) verificaram que o crescimento foliar de festuca alta é linearmente relacionado com o indicador do status de N da planta quando as outras funções estão envolvidas no crescimento da planta. A capacidade que a planta tem em manter seu N% o mais próximo possível do seu N% crítico quando a disponibilidade de N no solo declina, confere sua adaptação a condições de baixa fertilidade e, uma vantagem competitiva contra as plantas circunvizinhas na comunidade de plantas. A regulação da absorção de N pelas plantas, qualquer a fonte de N, absorção de nitrato e/ou amônia, fixação de N_2 , está sobre o controle de suprimento de C e do consumo de N pelos drenos meristemáticos ou de armazenamento da planta. Assim, qualquer variação no suprimento de C por meio da modificação na intensidade de luz ocasiona variações mais ou menos proporcionais na absorção de N (GASTAL e SAUGIER, 1989). Resultados similares são obtidos com variação no suprimento de C seguido da

desfolhação em gramíneas (CLEMENT et al., 1978) ou em leguminosas fixadoras (RYLE et al., 1985; KIM et al., 1993). Em relvados desfolhados intermitentemente, as plantas individuais são submetidas alternativamente a grande variação no seu suprimento de C devido a sucessão do período de pequena área foliar seguida da desfolhação, período de área foliar ótima e período de sombreamento mútuo e intensa competição por luz. Essa enorme variação no suprimento de C cria paralela uma enorme oscilação na capacidade de absorção de N pela planta individual mesmo quando essas variações são consideravelmente contidas em nível de comunidade de planta por causa da compensação entre plantas, de acordo com sua posição hierárquica dentro do dossel. Para relvados freqüentemente desfolhados e mantidos com o IAF mais ou menos constante, a taxa de absorção de N de plantas individuais na comunidade de planta não pode ser alterada e pode ser mantida mais ou menos constante e proporcional a luz interceptada por cada planta individual.

Vários estudiosos têm ressaltado a importância das reservas de N e da dinâmica da remobilização para uma capacidade de crescimento das plantas submetidas a desfolhação. Em estandes de *Medicago sativa*, LEMAIRE et al. (1992) verificaram que, 2 semanas após o corte, aproximadamente 40 Kg N/ha foi aparentemente removido das pontas das raízes para o crescimento da parte aérea, correspondendo a aproximadamente 30% do conteúdo total de N da massa aérea no final do período de rebrotação de cinco semanas. Usando a técnica de ^{15}N marcado, KIM et al. (1991) confirmaram esse resultado para N_2 fixado ou não por alfafa. Observações similares foram relatadas por vários autores para diferentes espécies, *Lolium perenne* (OURRY et al., 1988) ou *Trifolium repens* (CORRE et al., 1994). AVICE et al. (1997) confirmaram o papel específico das reservas de N para manter a capacidade de crescimento da parte aérea de alfafa após o corte, as reservas de C sendo usadas, principalmente, para respiração de manutenção das raízes durante o período de baixo suprimento de C, ou seja, antes que a área foliar suficiente seja restabelecida (AVICE et al., 1996). Assim, a taxa de crescimento da parte aérea após a desfolhação severa depende diretamente das reservas de N armazenadas durante o período de crescimento precedente (OURRY et al., 1994) e não diretamente, como indicado anteriormente, pelas reservas de C. Portanto, AVICE et al. (1997) demonstraram que as plantas menores no estande de alfafa, ou seja, as plantas que foram sombreadas pelas plantas dominantes quando o dossel se desenvolveu, apresentaram dificuldades para restaurar suas reservas após a desfolhação devido a sua menor capacidade de absorção de N

em função do seu menor suprimento de C e, como conseqüência, seu crescimento da parte aérea após o novo corte é reduzido, enfatizando sua condição de sombreamento para a rebrotação adicional, que acarreta no final a eliminação total das plantas pequenas e autopolinização do estande. Conforme demonstrado pelos resultados de THORNTON e MILLARD (1997), desfolhação freqüente não afeta a remobilização das reservas de N por causa da adaptação morfogênica das gramíneas a repetidas desfolhações, que permite as plantas manterem área foliar suficiente para suportar a absorção de N numa taxa alta o suficiente para atender a exigência de N para o crescimento da parte aérea e, portanto, apenas pequena quantidade ou mesmo nenhuma reserva de N será remobilizado para assegurar a rebrotação da parte aérea.

Assim, o fluxo de N dentro de relvados pastejados são profundamente afetados pelo regime de desfolhação. Em relvados desfolhados intermitentemente, os períodos de alta taxa de absorção de N do solo e formação de reserva de N são alternados com períodos de baixa taxa de absorção e mobilização de reserva de N, enquanto em relvados sob pastejo contínuo, mantidos no IAF aproximadamente constante, a taxa de absorção de N pode ser mais ou menos constante. Porém, como proposto por LEMAIRE et al. (1992) para alfafa, a taxa de absorção de N pode ser considerada proporcional a RFA absorvida pela cultura. Assim, durante um determinado período de tempo, a quantidade de N absorvida tanto pelos relvados sob pastejo contínuo ou intermitente pode ser a mesma, quando comparados com o IAF médio similar.

Além disso, outras diferenças no fluxo de N dentro dos relvados podem ser criadas pelo manejo do pastejo. Como demonstrado acima, a combinação da severidade e freqüência de desfolhação com a duração média de vida da folha da espécie de planta no relvado pode induzir grandes diferenças na senescência de tecidos foliares. A remobilização de N de folhas velhas para folhas novas que são se alongando parece ser um processo geral que acompanha a senescência foliar (THOMAS e STODDART, 1980). LEMAIRE e CULLETON (1989) verificaram que aproximadamente 75% do N da folha foi reciclado dentro da planta e apenas 25% foi perdido e retornado ao solo por meio da senescência e morte das folhas não desfolhadas. Assim, quando a senescência de folhas no relvado aumenta em conseqüência da desfolhação leve ou infreqüente, maior proporção de N necessário para o crescimento de novas folhas pode ser proporcionado pela reciclagem de N de folhas senescentes, enquanto num sistema de desfolhação mais severa e freqüente essa fonte de N será colhida e não estará disponível diretamente para a planta. Então,

do ponto de vista ecológico, o manejo do pastejo determina a importância relativa das duas vias de reciclagem de N, ou seja, reciclagem interna (via senescência foliar) versus reciclagem externa (via consumo animal e deposição de fezes e urina). A reciclagem interna está sujeita a menos perda de N do ecossistema pastagem que a reciclagem externa, que pode levar a emissões gasosas e lixiviação substanciais com efeitos deletérios para o ambiente. Portanto, o retorno de N para o solo por meio de animais é distribuído no espaço de forma muito heterogênea levando a redução da eficiência do uso dessa fonte de N e criação de lugares dentro da pastagem com modificações no padrão de desfolhação pelos animais em pastejo.

MORFOGÊNESE DE PLANTAS PASTEJADAS

Morfogênese da planta pode ser definida como a dinâmica de geração e expansão de formas da planta no espaço (CHAPMAN e LEMAIRE, 1993) e pode ser expressa em termos de taxa de aparecimento e expansão no tamanho de novos órgãos e sua taxa de senescência. O aparecimento e expansão de folhas, colmos e raízes estão sob o controle da atividade coordenada de meristemas da planta. A atividade de um determinado meristema (zona de crescimento da raiz, ponta da raiz, gemas dos perfilhos ou meristema do colmo intercalar) pode ser analisada como seu potencial de divisão e taxa de expansão celular resultante das variáveis ambientais como temperatura ou qualidade de luz percebida pela planta, ou sinais externos como termo ou fotoperíodo que determinam a mudança da planta para o desenvolvimento reprodutivo. De acordo com sua atividade potencial, a taxa de formação de novos tecidos por meio do meristema depende do suprimento e partição de C e N entre os diferentes drenos competitivos dentro da planta. Assim, o estudo da morfogênese da planta por meio do controle da atividade de seus principais drenos meristemáticos parece ser de grande importância para o entendimento dos fluxos de C e N em relvados sob pastejo e para análise das partes dos fluxos de C e N que são usados para o crescimento foliar e assim suscetível a colheita pelo animal.

MORFOGÊNESE DA PARTE AÉREA DE RELVADOS VEGETATIVOS

Na maioria das espécies de gramíneas, os tecidos foliares são produzidos seqüencialmente em nível de planta individual como uma cadeia de fitômeros, dos quais cada um segue uma série pré-programada de estágio de desenvolvimento, da iniciação do primórdio até o tamanho maduro e senescência ontogênica (SILSBURY, 1970). A duração de tempo entre a iniciação de dois novos primórdios foliares sucessivos é denominado “plastocrono”, porém, a observação do plastocrono implica em métodos destrutivos sendo o conceito mais útil o “filocrono”, que é a duração de tempo entre o aparecimento de duas folhas visíveis sucessivas no mesmo perfilho. Para uma determinada espécie, o filocrono parece ser relativamente constante quando expresso em tempo térmico (graus-dia), proporcionando escala de tempo base para os estudos de morfogênese. Essa produção seqüencial de fitômeros por meio do ápice terminal da parte aérea descreveu a morfogênese de espécies de gramínea cespitosa e algumas estoloníferas; para a primeira forma o fitômero é reduzido a bainha e lâmina, enquanto para a última, é necessário também incluir o entrenó do estolão correspondente. O aparecimento seqüencial de folhas determina também o aparecimento seqüencial de gemas axilares suscetíveis a se desenvolverem em perfilhos ou ramificação, originando o conceito “site filling”, que descreve a taxa de desenvolvimento de perfilho filho em relação a taxa de aparecimento de folhas (DAVIES, 1974). A estrutura do nó do desenvolvimento do fitômero também permite o aparecimento de raiz ser relacionado ao desenvolvimento de folha e perfilho (MATTHEW et al., 1991), de modo que a dinâmica do relvado pode ser analisada em termos de processos de crescimento clonal. Assim, para um relvado vegetativo em que o meristema terminal ou apical apenas produz primórdio foliar, a taxa de aparecimento de folhas (TApF) parece desempenhar um papel central na morfogênese da parte aérea da planta com as outras duas características morfogênicas, que são a taxa de alongamento foliar (TAF) e a duração de vida da folha, conforme o diagrama da Figura 2. As principais características estruturais do relvado podem ser deduzidas diretamente das combinações dessas variáveis morfogênicas:

- **Tamanho final da folha:** pode ser considerado o produto da TAF e a duração do período de alongamento para uma folha. ROBSON (1967) e DALE (1982) verificaram que esse período foi proporcional ao intervalo de aparecimento de

folhas determinando uma proporcionalidade entre o tamanho final da folha e a razão TAF/TApF.

- **Densidade de perfilhos:** é parcialmente relacionada com a TApF por meio da determinação do número potencial de lugares para aparecimento de perfilho (DAVIES, 1974). Assim, espécies com baixa TApF produzirão relvados com número reduzido de perfilhos grandes (por exemplo, *Festuca arundinacea*), enquanto espécies com alta TApF produzirão relvados com grande número de perfilhos pequenos (por exemplo, *Lolium perenne*).
- **Número de folhas verdes por perfilho:** em associação com o tamanho final da folha, o número de folhas verdes por perfilho determina a quantidade máxima de tecido foliar verde que um perfilho pode acumular. Portanto, o rendimento teto do relvado é diretamente determinado pelo produto da duração de vida da folha e a TApF.

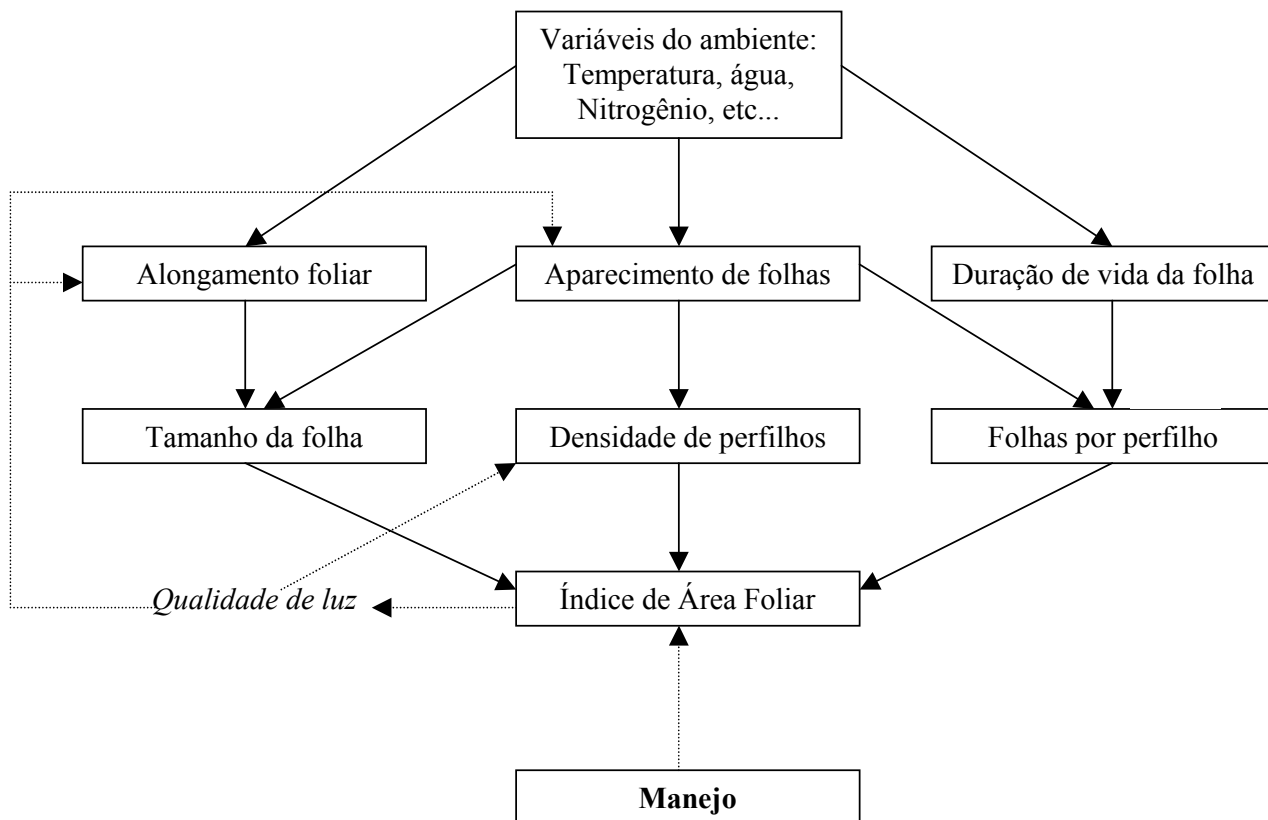


Figura 2 – Diagrama da relação entre as principais variáveis morfogênicas das gramíneas e os componentes da estrutura do relvado.

Para uma determinada relação constante de área foliar/comprimento de folha, é visto ser geneticamente determinado, as três características estruturais do relvado são os componentes do IAF do relvado que determinam a quantidade de RFA absorvida e o suprimento de C do relvado. Porém, 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 para um $IAF > 3$ (SIMON e LEMAIRE, 1987). Outras variáveis morfogênicas podem também responder a mudanças na qualidade de luz; o intervalo de aparecimento de folhas e a duração de expansão de folhas individuais aumentam gradualmente com o desenvolvimento do IAF em associação com os baixos níveis de luz azul e da relação vermelho:vermelho distante (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.

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 a temperatura é aproximadamente linear, enquanto a TAF responde conforme a função de Gompertz (GASTAL et al., 1992). Portanto, o tamanho final da folha, que é determinado pela razão TAF/TApF, aumenta rapidamente com o aumento da temperatura até alcançar a estabilização ou declínio leve em altas temperaturas. A resposta da TAF 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 TAF a 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 permanece relativamente constante quando expressa em tempo térmico, haja vista que essa duração é geneticamente determinada.

Para espécies de gramíneas cespitosas, o efeito da nutrição de N da planta na TApF é muito pequeno (GASTAL e LEMAIRE, 1988) enquanto seu efeito na TAF é

muito importante (GASTAL et al., 1992) levando a um aumento expressivo no tamanho da folha com o incremento do nível de N. Para algumas gramíneas estoloníferas tropicais, conforme verificado por CRUZ (1996), o efeito da nutrição nitrogenada na TApF é da mesma amplitude do seu efeito na TAF e no alongamento do entrenó do estolão, assim, o tamanho da lâmina e dos entrenós permanece não afetado. Para gramíneas cespitosas tropicais, a duração de vida da folha é levemente reduzida pela deficiência de N (GASTAL e LEMAIRE, 1988) e conseqüentemente, essa redução paralela com aquela da TApF, ou o número de folhas vivas por perfilho não é afetado pela nutrição nitrogenada e maior rendimento teto por perfilho é alcançado pela média de aumento no tamanho da folha. Para espécies estoloníferas, por causa da taxa de aparecimento acelerada e da ausência de efeito marcante da duração de vida da folha, o efeito da nutrição nitrogenada no rendimento teto por ponto de crescimento do estolão opera apenas por meio do aumento do número de folhas verdes de tamanho similar. Para ambos tipos de espécies, uma vez o máximo tecido foliar é alcançado, a taxa de fluxo de senescência absoluta é mais importante sob o nível de nutrição mais alto (MAZZANTI e LEMAIRE, 1994). Portanto, após a aplicação de fertilizante nitrogenado a quantidade de perdas de tecido foliar por senescência será profundamente aumentada quando comparado com os relvados não adubados, se o relvado não é severamente desfolhado antes do período de tempo correspondente a duração de vida da folha média da espécie da comunidade. Assim, quando o regime de manejo é bem controlado e não acompanha o uso de fertilizantes nitrogenados, efeitos adversos na produção animal pode ser obtida como conseqüência do acúmulo de excesso de material foliar morto.

A densidade de perfilho em relvados pastejados é resultado do equilíbrio dinâmico entre taxa de aparecimento e morte de perfilhos. O efeito da nutrição de N na densidade de perfilho depende do IAF do relvado. Quando o IAF é baixo, há um efeito positivo do N na densidade de perfilho por meio da taxa de aparecimento de folha maximizando o site filling (LEMAIRE, 1985), mas esse efeito não persiste com a aceleração do desenvolvimento do IAF resultante do efeito da nutrição de N, uma vez que leva a um severo coeficiente de extinção com uma mudança associada na qualidade de luz, a qual inibe o desenvolvimento de gemas axilares em novos perfilhos. Período de sombreamento prolongado devido ao alto IAF ocasiona também a morte de perfilhos jovens menores em conseqüência da escassez de C levando a redução da densidade de perfilhos. Assim, quando a aplicação de N não é seguida por um manejo

de desfolhação relativamente freqüente, o efeito positivo do N na taxa de aparecimento de perfilhos pode ser totalmente compensada ou mesmo supercompensada pelo efeito negativo na inibição de gemas de perfilhos e morte de perfilhos. Quando o N é aplicado num relvado sob pastejo contínuo, mantido com o IAF baixo, um importante aumento na densidade de perfilho pode ser observado (MAZZANTI e LEMAIRE, 1994). Conforme demonstrado por esses autores, o aumento na densidade de perfilho é o principal processo pelo qual a produção de forragem é aumentada pela adubação de N em pastos manejados sob pastejo contínuo, pois a taxa de alongamento foliar em nível de perfilho individual não responde muito a nutrição de N nessas condições. O oposto desse resultado, a resposta da produção de forragem à aplicação de N em relvados desfolhados menos freqüentemente é essencialmente devido ao aumento na taxa de alongamento foliar no perfilho individual e muito menos ao aumento na densidade de perfilhos. Então, a aplicação de fertilizante de N apenas aumenta o componente de morfogênese da planta que é inicialmente favorecido pela adaptação morfológica da planta ao regime de desfolhação.

PLASTICIDADE FENOTÍPICA E ADAPTAÇÃO AO PASTEJO

As principais características morfogênicas de plantas individuais, conforme definidas no diagrama da Figura 2, são geralmente determinadas, mas elas 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), 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. Conforme discutido por BRISKE (1986, 1991, 1996), a resistência ao pastejo pode ser dividida em dois componentes: tolerância ao pastejo e escape ao pastejo.

A tolerância ao pastejo refere-se aos mecanismos fisiológicos que permite a planta continuar e maximizar seu crescimento seguido da desfolhação, apesar da perda de tecidos fotossintéticos, por meio do fornecimento de meristemas residuais com níveis adequados de N e substratos de C através dos processos de reciclagem eficientes e pela rápida restauração das capacidades de absorção da planta. Assim, a

tolerância ao pastejo de um genótipo pode ser estimado por meio do tempo necessário para a planta, após a desfolhação com uma determinada intensidade, recuperar seu crescimento na mesma taxa antes da desfolhação. Isso corresponde aproximadamente ao tempo necessário para restaurar a área foliar inicial da planta ao tempo da desfolhação. O crescimento foliar após a desfolhação pode ser afetado por meio da redução do suprimento de C e N resultante, proporcionalmente, das perdas de área foliar, através da redução direta da quantidade RFA absorvida pela planta individual e efeito indireto, através da consequência da redução do suprimento de C na capacidade de absorção de N pelas raízes. Assim, conforme demonstrado por AVICE et al. (1997), a rapidez de rebrotação da planta após uma desfolhação severa depende diretamente da quantidade de reservas de N suscetíveis a remobilização para manter nova formação foliar. THORNTON e MILLARD (1997) verificaram que essa habilidade de armazenar e usar as reservas pode variar entre as espécies de gramíneas e determina diferenças na tolerância ao pastejo. O crescimento foliar após a desfolhação pode ser também afetado pelo efeito direto do corte na atividade meristemática da folha. Para espécies de gramíneas, o meristema foliar basal é protegido pelo tubo da bainha de folhas precedentes. O encurtamento do tubo da bainha pela desfolhação severa pode afetar diretamente a atividade do meristema basal, conforme os experimentos de DAVIES et al. (1983) em bainhas foliares simuladas tenderam a demonstrar. A natureza do sinal envolvido nessa resposta do meristema foliar a manipulação do comprimento do tubo da bainha é ainda desconhecido, em que nós podemos postular que a luz percebida pelo meristema dentro do tubo da bainha pode ser uma possível explicação. Além disso, experimentos são necessários para determinar a exata contribuição relativa dos dois mecanismos, trófico ou morfogênico, para a redução observado no crescimento foliar após intensidade diferente de desfolhação e para analisar corretamente as diferenças genotípicas na tolerância a desfolhação.

O escape ao pastejo refere-se as características que permitem a planta reduzir tanto sua freqüência e sua intensidade de desfolhação. Os mecanismos de escape são compostos de adaptação morfogênica e mudanças arquiteturais, que reduzem a acessibilidade das folhas ao pastejo animal, e, de defesas mecânicas ou compostos repelentes bioquímicos, que reduzem a palatabilidade da planta. A mudança na arquitetura da planta que resulta em mecanismos de escape pode também contribuir para aumentar a tolerância ao pastejo. Por exemplo, o tamanho dos meristemas foliares pode ser reduzido e posicionado mais próximo do nível do solo e assim, mais

protegido do efeito direto da desfolhação. Esse atributo particular de espécies de gramíneas representa uma vantagem seletiva importante em relação às espécies dicotiledôneas, cujos meristemas apicais são facilmente removidos pelos animais. Para espécies de gramíneas, os mecanismos de escape morfológicos podem ser desenvolvidos como uma resposta plástica a desfolhações de intensidade e frequência diferentes. Essa plasticidade fenotípica permite a planta responder e adaptar rapidamente a qualquer mudança no sistema de desfolhação enfatizando desse modo, sua própria adaptação genotípica. Desfolhações freqüente e severa ocasiona redução no tamanho de perfilhos individuais, acompanhado pelo aumento na densidade de perfilhos. O aumento na densidade de perfilho pode ser devido ao fato que desfolhações freqüentes evita a redução da razão de luz vermelho:vermelho distante percebida pelas plantas (DEREGIBUS et al., 1983). A redução concomitante na densidade de perfilho não é facilmente explicada, porém, como discutido anteriormente, pode ser mediada pela manutenção de altura da bainha pequena e constante. Desfolhações severas e repetidas leva a planta desenvolver folhas com bainhas menores, cujas língulas são posicionadas logo abaixo do nível do corte e cujas lâminas torna-se mais horizontal, permitindo o relvado manter material foliar verde sob o horizonte de pastejo e preservar seu suprimento de C. essa resposta da planta é totalmente reversível. Logo que a desfolhação cessa ou torna-se menos freqüente, o comprimento da bainha das folhas sucessivas aumenta gradualmente e recupera seu valor inicial, que é acompanhado de lâminas maiores e mais eretas, até que uma nova desfolhação provoque nova mudança. Assim, a habilidade das espécies de gramíneas ou cultivares em modificar seu comprimento da bainha em resposta ao regime de desfolhação parece ser importante na determinação da variação de sua resposta plástica e sua adaptação a vários regimes de desfolhações.

Para clones de plantas como *Trifolium repens* a plasticidade morfogenética é expressa, principalmente, através de mudanças no tamanho da lâmina, no comprimento do pecíolo e alongamento e ramificação do estolão. Essas características morfogenéticas são influenciadas pela qualidade de luz, mudando com aumento do IAF do relvado. O aumento na razão vermelho: vermelho distante leva ao aumento no comprimento do pecíolo e tamanho da lâmina, que permite a planta posicionar sua área foliar na camada mais bem iluminada do dossel. Essa resposta é acompanhada pelo decréscimo na emergência de gemas axilares e um alongamento mais rápido nos entrenós do estolão. Como consequência dessas mudanças morfogenéticas, ROBIN et

al. (1993) verificaram que menor proporção de C foi alocado nas raízes. Assim, quando o sombreamento da planta persiste durante um longo período, o número de pontos de crescimento e o crescimento radicular serão reduzidos e a persistência da planta pode ser comprometida (CHAPMAN, 1983). O hábito de crescimento estolonífero confere a esse tipo de espécie a habilidade de explorar preferencialmente alguns locais favoráveis menos sombreados e evita locais sombreados desfavoráveis num relvado heterogêneo. As espécies cespitosas não têm essa possibilidade para explorar esses lugares mais favoráveis e são confinadas a micro-habitat fixo. Assim, em relvados desfolhados intermitentemente, de acordo com a sucessão de eventos de desfolhações de diferentes intensidades seguidos por um período de rebrotação de duração variável, as plantas estão sujeitas a períodos alternativos de condições contrastantes para competição por luz e mudanças na qualidade de luz, desse modo elas têm que adaptar sua morfologia muito rapidamente por meio de mecanismos de escape ao pastejo para minimizar a ocorrência e o impacto da desfolhação futura, e mecanismos de competição de luz, porém esses dois tipos de mecanismos são relativamente incompatíveis. Apenas uma larga resposta plástica fenotípica pode dar a planta flexibilidade suficiente para adaptar a mudanças nos padrões de desfolhações. Porém, também provavelmente uma grande plasticidade fenotípica pode dar o relvado flexibilidade suficiente para adaptar a uma grande variação nos sistemas de manejo de desfolhação.

FLUXO DE TECIDOS EM DIFERENTES SISTEMAS DE PASTEJO

Padrão de desfolhação

O padrão de desfolhação de plantas individuais numa comunidade de plantas depende primeiramente do sistema de manejo do pastejo: contínuo ou intermitente. Nos relvados sob pastejo intermitente (sistema rotacionado) os animais pastejam a forragem acumulada durante os períodos fixos (em média de 1 a 5 dias). Nessas condições, a frequência de desfolhação de plantas individuais é diretamente determinada pelo intervalo de pastejo, que é determinado por todo o sistema de manejo da fazenda: número de piquetes, duração do resto do período. A intensidade de desfolhação, com base no perfilho individual, pode ser expresso como a proporção do comprimento inicial das folhas (antes do início do período de pastejo) que foi

removido até o fim do período de pastejo, quando a duração do período de pastejo é curta suficiente para ignorar o alongamento de folha enquanto os animais estão no piquete. Assim, a intensidade de desfolhação resulta diretamente da densidade de lotação e da duração do período de pastejo, que são ambos determinados pelo completo sistema de manejo. No sistema de pastejo contínuo, a relação íntima entre as variáveis do relvado e o comportamento dos animais determina a frequência e intensidade de desfolhação de perfilhos individuais.

WADE (1991) verificou que a probabilidade de desfolhação de plantas individuais de relvados de azevém perene dominadas durante um período de pastejo pode ser diretamente relacionado com a densidade de lotação instantânea quando expressa em peso vivo, e que a mesma relação existe para sistemas de pastejo contínuo, rotacionado e em faixa, e para diferentes tipos de animais (ovino, gado de leite, gado de corte). Quando os eventos de desfolhação são registrados em perfilhos marcados casualmente distribuídos no piquete, a probabilidade de desfolhação (que é recíproca do intervalo entre duas desfolhações no mesmo perfilho) pode ser interpretada como a proporção da área do piquete que foi pastejada cada dia pelos animais (WADE et al., 1989). Assim, no sistema de pastejo em faixa com alta densidade de lotação (150×10^3 Kg peso vivo/ha) a área total do piquete pode ser pastejada baixo em quatro camadas sucessivas dentro de um dia, enquanto no sistema de pastejo contínuo, com uma densidade de lotação variando aproximadamente de 1 a 8×10^3 Kg peso vivo/ha, apenas 6 a 20% da área do piquete é pastejada cada dia, correspondendo a intervalos de desfolhações de 16 a 5 dias, que é variação relatada por vários autores para relvados de *Lolium perenne* (HODGSON, 1966; HODGSON e OLLERENSHAW, 1969; BARTHAM e GRANT, 1984), e para relvados de *Festuca arundinacea* (MAZZANTI e LEMAIRE, 1994).

A intensidade de desfolhação pode ser analisada em nível de eventos de desfolhações de plantas individuais como a proporção do comprimento das folhas que é removida pelos animais em cada desfolhação. WADE et al. (1989) verificaram que a intensidade de desfolhação estimada pela redução da altura de perfilhos foi dificilmente constante (35%) para vacas de leite pastejando tanto contínuo como rotacionadamente sobre relvados de altura superficial ampla. Esses resultados foram confirmados por EDWARDS (1994). Uma intensidade de constante de desfolhação em nível de planta individual de 50% foi observado por MAZZANTI e LEMAIRE (1994) em relvados de festuca alta pastejado continuamente por ovinos. A diferença entre os dois dados 35%

e 50% ocorre principalmente devido a diferença no método de determinação (nível de perfilho vs. nível de folha) e não reflete muitas diferenças entre as espécies de planta e animal. Além disso, investigações adicionais são necessárias para determinar não apenas o valor médio da intensidade de desfolhação, mas também sua freqüência de distribuição de modo a quantificar a heterogeneidade espacial da pastagem e para investigar sua variação de acordo com a grande variação na morfogênese e estrutura da planta.

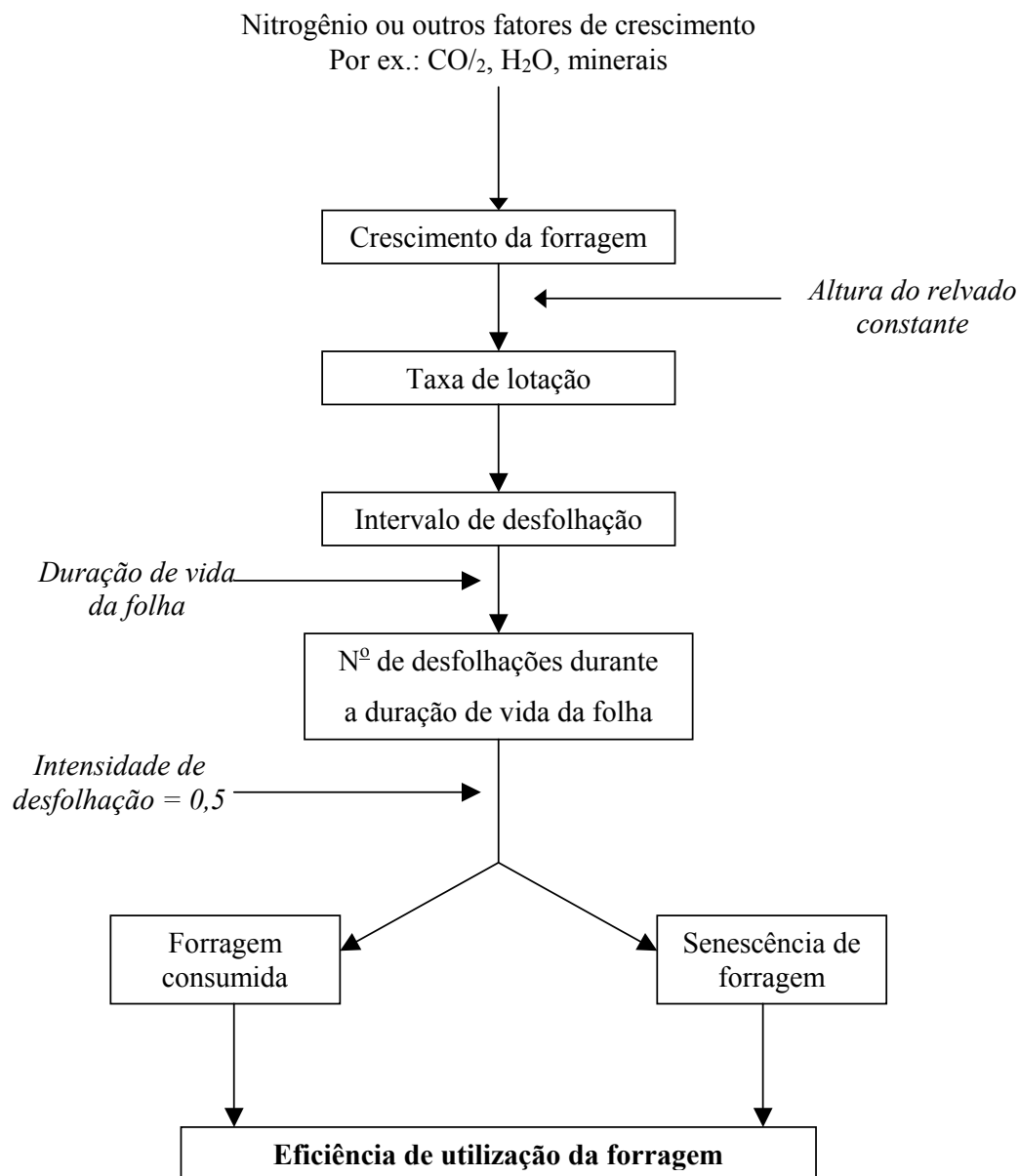


Figura 3 – Representação do efeito da taxa de suprimento de fontes de crescimento na eficiência de utilização no relvado sob pastejo contínuo.

OTIMIZAÇÃO DA UTILIZAÇÃO DE FORRAGEM

A eficiência de utilização da forragem num sistema de pastejo pode ser definida como a proporção da produção bruta de forragem (produção de biomassa primária acima do solo) que é removida pelos animais em pastejo. Como demonstrado anteriormente, para um determinado nível de produção bruta de forragem, a otimização da eficiência de utilização de forragem corresponde a minimização das perdas de tecidos foliares através da senescência. Conforme MAZZANTI e LEMAIRE (1994), a proporção de tecido foliar que escapa a desfolhação e senesce pode ser estimada por meio da razão entre duração de vida da folha e intervalo de desfolhação. Essa razão determina o número máximo de vezes que uma folha pode ser desfolhada antes da senescência. Assim, com uma intensidade de desfolhação relativamente constante de 50% e um intervalo médio de desfolhação de 20 dias em nível de folha individual, para um relvado de festuca alta com uma duração de vida da folha de 40 dias, a proporção máxima de tecido foliar removido pelo animal pode ser 75%, que é consistente com a eficiência de uso máxima da forragem de 73%, registrada em relvados sob pastejo contínuo por MAZZANTI e LEMAIRE (1994). Assim, conforme o diagrama na Figura 3, qualquer aumento no crescimento da forragem acompanhou o aumento correspondente na taxa de lotação para manter uma altura do relvado mais ou menos constante, de modo que há um decréscimo no intervalo de desfolhação e um aumento da eficiência de utilização da forragem. Assim, no sistema de pastejo contínuo, por causa da forte dependência da frequência de desfolhação na densidade de lotação, a eficiência de utilização da forragem é positivamente correlacionada com o crescimento da forragem levando a uma resposta da produção animal mais que proporcional ao crescimento da forragem para o relvado mantido em estado constante. No relvado sob pastejo intermitente, a frequência de desfolhação de folhas individuais é determinada, principalmente, pela duração do intervalo entre dois períodos de pastejo sucessivos, que é característico de todo o sistema de manejo do pastejo (tamanho do piquete, número de piquetes, número de animais) e pode ser o resultado de decisões ou táticas estratégicas em nível do sistema fazenda. Em cada sistema, a duração do resto do período pode ser ajustado por meio da decisão do fazendeiro, de acordo com a duração de vida da folha das principais espécies do relvado de modo a minimizar as perdas por senescência, independentemente do nível de produção de forragem. Portanto, a redução na taxa de lotação que resulta da extensificação dos sistemas de

pastejo pode não ter exatamente o mesmo efeito de acordo com o sistema de manejo do pastejo. No sistema de pastejo contínuo, a redução do crescimento da forragem e densidades de lotação resultantes da extensificação pode ocasionar um decréscimo na eficiência de utilização da forragem e um decréscimo na produção animal mais relevante que a redução do crescimento da forragem. No sistema de pastejo rotacionado é possível manter uma eficiência de utilização de forragem mais ou menos constante por meio da escolha de um intervalo de pastejo adequado, para evitar o decréscimo mais relevante na produção animal. Essas conclusões, deduzidas de idéias teóricas, podem ser testadas apenas em nível de sistema de pastejo como um todo numa grande variação de condições ambientais e para diferentes tipos de comunidades de pastagens.

CONCLUSÕES

Essa revisão apresentou um conceito limitado da dinâmica de população de plantas em comunidades pastejadas. O enfoque desenvolvido foi restrito a análise de características morfológicas e fisiológicas de plantas individuais para competição com suas vizinhas no seu próprio ambiente. Assim, a análise foi confinada a elementos da dinâmica da população de plantas em escala local, que corresponde ao ambiente que uma planta individual é capaz de perceber. Obviamente, a extrapolação do local ao piquete ou à área de pastagem requer informação além daquelas discutidas aqui no trabalho. A interferência entre plantas, em longo prazo, é mediada pelos herbívoros através do seu comportamento de pastejo seletivo e deposição de excreta, que determina a dinâmica da heterogeneidade espacial da área pastejada (ver PARSONS et al., 2000 e LACA, 2000). Assim, a heterogeneidade espacial criada numa área pastejada pode diversificar os nichos ecológicos para manutenção da alta diversidade entre a população de plantas. Implicações para relvados mistos de gramíneas com trevo branco foram demonstradas através do modelo desenvolvido por SCHWINING e PARSONS (1996a,b). Esse modelo pode ser extrapolado para a maioria das complexas comunidades pastejadas quando em situações de pastejo extensivo. O segundo aspecto não abordado nesse trabalho é em relação à dinâmica de espécies invasoras por meio da dispersão reprodutiva ou clonal. Para o controle de espécies invasoras indesejáveis, é necessário conhecer não apenas sua habilidade de dispersão

através de sementes e multiplicação por ramos, mas também suas características morfológicas para manter a planta jovem e sobrevivência (MAGDA, 1998). Essas características morfológicas devem ser analisadas com a mesma base conceitual desenvolvida para espécies forrageiras neste trabalho. Desse modo, é possível desenvolver um enfoque mais global de dinâmica de vegetação ligando as visões ecofisiológicas e agronômicas com os conceitos mais gerais desenvolvidos na ecologia e dinâmica de populações de plantas.