

# **INFLUÊNCIA DA ANATOMIA E DA MORFOLOGIA NA QUALIDADE DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS TROPICAIS\***

Trabalho apresentado como parte das exigências da disciplina ZOO 749 – Nutrição de  
bovinos em pastejo

**Janaina Azevedo Martuscello**

## **1- INTRODUÇÃO**

Do total do território brasileiro, 30% é ocupado pelo setor agropecuário. Nesse contexto, as pastagens naturais ou cultivadas aparecem com excepcional destaque, ocupando cerca de 185 milhões de hectares, ou seja, 73 % da área destinada ao setor (FAO, 2002). Essa fonte de alimentação adquire relevância ainda maior quando é levada em consideração sua competitividade econômica, comparada aos sistemas que adotam resíduos agro-industriais, cereais e silagens como base da alimentação (HODGSON, 1990). Assim, para que seja possível explorar o potencial de produção e crescimento de um determinada espécie forrageira é necessário conhecer a estrutura básica da planta e a maneira segundo a qual seus órgãos funcionais e seu metabolismo são afetados pelos estresses comuns a um ambiente de pastagem.

Um entendimento adequado dos efeitos de variação nas condições do pasto sobre o desempenho, tanto da planta, como do animal, e da resposta de ambos ao manejo que será adotado, somente poderá ser atingido quando se conduzir estudos baseados no controle de características do pasto. Assim, fica claro que estudos de anatomia, de fisiologia e de morfologia podem muitas vezes ser úteis para que se possa estabelecer uma estratégia ideal de manejo do pasto. Para forrageiras temperadas os estudos de morfogênese se encontram em favorável estado de desenvolvimento, ao passo para as gramíneas tropicais esses estudos são ainda restritos, havendo grande necessidade de investigação.

Características químicas da planta forrageira, como elevadas concentrações de lignina na parede celular, comprometem a digestibilidade da matéria seca e a alta concentração de parede celular limita o consumo pelos bovinos. Apesar de representar a maior parte da matéria seca das forrageiras e constituir-se na maior fonte de energia para ruminantes sob regime de pastejo, freqüentemente menos de 50 % da parede é prontamente digestível e utilizada pelo animal (PACIULLO, 2000). Alguns autores têm analisado a hipótese das limitações físicas à digestão. Neste caso, a anatomia da planta, especificamente o tipo de arranjo das células nos tecidos, a proporção de tecido e espessura da parede celular desempenham importante papel sobre a digestão de gramíneas forrageiras, tanto quanto, ou até mais que a composição da parede celular (WILSON E MERTENS, 1995).

O objetivo dessa revisão é mostrar a importância dos estudos de anatomia e morfologia em plantas forrageiras de metabolismo C4, bem como elucidar sua relação com a qualidade das mesmas.

## **2- REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1 - O ESTUDO DA ANATOMIA E SUA RELAÇÃO COM A QUALIDADE DA FORRAGEIRA**

#### **2.1.1 PROPORÇÃO DE TECIDOS VEGETAIS vs DIGESTIBILIDADE**

A digestibilidade de uma forrageira está relacionada a sua composição bromotalógica e, também a sua composição histológica. Segundo BRITO *et al.* (1997) essa digestibilidade relaciona-se também com os diferentes tipos e porcentagens de tecidos e seus órgãos e com a idade da planta, permitindo diferenciação nutricional de espécies e cultivares. De acordo com AKIN *et al.* (1973), pode-se relacionar o potencial de digestibilidade de uma planta com os diferentes tecidos vegetais ou com tecidos específicos. Assim, maiores quantidades de tecidos vasculares lignificados e esclerenquimáticos proporcionam menores taxas de digestibilidade (RODELLA, 1982). Com o envelhecimento das plantas ocorre espessamento e lignificação das paredes celulares, principalmente na região dos feixes vasculares. Este fenômeno foi relacionado com a redução das áreas de digestão dos tecidos (HANNA *et al.*, 1973). A epiderme constitui-se em barreira para a aderência e penetração dos microrganismos ruminais

no processo de digestão dos tecido vegetais, daí a importância da mastigação e da ruminação no processo de fragilização da epiderme. Segundo PACIULLO (2000) a digestibilidade apresenta acentuada redução com o aumento da idade, evidenciando que o estágio de desenvolvimento é o mais importante fator a influenciar o valor nutritivo das plantas forrageiras. Em geral, mais altos valores de digestibilidade são observados nas estações frias que nas quentes (MADAM *et al.*, 1996). De acordo com WILSON (1982) em revisão dos efeitos de fatores climáticos sobre o valor nutritivo de espécies forrageiras, a temperatura é o fator mais importante, sendo que a digestibilidade diminui de 0,08 a 1,81 unidades percentuais para cada grau centígrado de elevação da temperatura.

A anatomia da folha influencia não só a produção de forragem, mas também seu valor nutritivo e o desempenho animal. Os tecidos vegetais apresentam potencial de digestão diferenciados, do que decorre a proporção de tecidos e o valor nutritivo de gramíneas forrageiras (BRITO *et al.*, 1999). Em termos gerais, as células do mesofilo e as do floema de parede celular delgada são rapidamente digeridas (AKIN *et al.*, 1973). As células da epiderme e da bainha parenquimática dos feixes são reconhecidas como de digestão lenta e parcial. Tecidos como esclerênquima e o xilema, que apresentam parede celular espessa e lignificada, são muito pouco digeridos (AKIN, 1989) (Tabela 1). Além disso, a elevada proporção destes tecidos em lâminas foliares de gramíneas atua negativamente na apreensão da forragem, reduzindo o tamanho do bocado e o consumo (WILMAN *et al.*, 1996).

Tabela 1: Digestão relativa dos tecidos vegetais em plantas de clima temperado e tropical

FRAÇÃO/ORIGEM	DIGESTÃO RELATIVA DOS TECIDOS <sup>1</sup>		
	Rápida	Lenta e parcial	Não digerido
Folha/ Tropicais	<b>MES e FLO</b>	<b>EPI e BPF</b>	<b>XIL e ESC</b>
Folha/ Temperadas	<b>MES, FLO, EPI e BPF (depende da espécie)</b>	<b>BPF (depende da espécie) e ESC</b>	<b>XIL e BIF</b>
Colmo/gramíneas	<b>FLO e PAR (imatur)</b>	<b>PAR (meia idade)</b>	<b>EPI e ESC (anel)</b>

1- MES- mesofilo; FLO- floema; EPI- epiderme; BPF- bainha parenquimática dos feixes; ESC- esclerênquima; XIL- xilema; BIF- bainha interna dos feixes; PAR- parênquima.

Fonte: Adaptada de AKIN, 1989.

A figura 1 mostra o que processo digestivo de capim-gordura ocorreu da extremidade do fragmento, maior digestão dos tecidos, para o interior, digestão menor ou nula, e da região do mesofilo em direção a epiderme, ou seja as células epidérmicas sofreram digestão posteriormente às células mesofílicas. Os tecidos em estágio inicial de degradação, em 48 horas, foram degradados com 72 horas. Tecidos altamente lignificados, com feixe vascular lignificado e esclerênquima, não foram degradados.

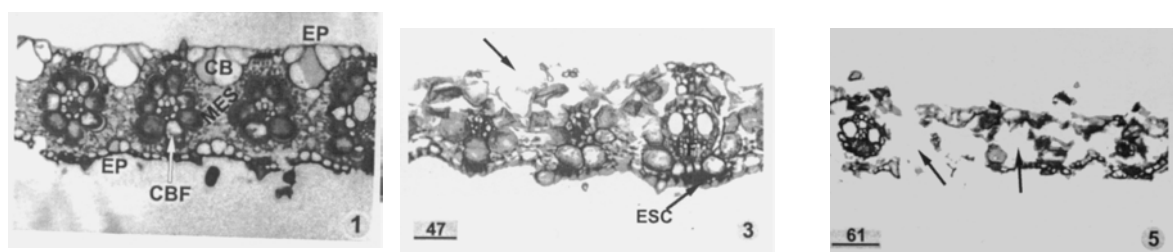


Figura 1: Seção transversal de lâmina de lâmina foliar de *Melinis minutiflora* antes e após a digestão *in vitro*. 1 – Tempo 0 de digestão; 3 – 48 horas após a digestão; 5 – 72 horas após a digestão. Abreviações: CB: células buliformes; EP: epiderme; CBF: célula da bainha do feixe; F: Floema; ESC: esclerênquima; MES: mesofilo. Seta: tecido digerido. Escala em micrometros. Adaptado de BAUER (2000).

Dos tecidos do colmo, apenas o parênquima, em estágio inicial de desenvolvimento, e o floema são rapidamente digeridos, sendo o xilema, a epiderme e o esclerênquima praticamente indigestíveis (Tabela 1). A digestibilidade do parênquima decresce a medida que a forrageira se desenvolve (AKIN, 1989).

BRITO *et al.* (1999) acompanharam o crescimento de três cultivares de capim-elefante (307 Texto, Roxo (Tabela 2) e 309 Areia) para determinar a porcentagem dos diferentes tecidos presentes nas folhas e nos colmos e avaliar a seqüência de degradação do tecidos após a incubação *in vitro* em líquido ruminal de bovinos. Esses autores concluíram que a área ocupada pelo tecido lignificado aumentou com o crescimento das plantas, tanto nas folhas quanto no colmo. A degradação dos tecidos presentes nas diferentes estruturas diminuiu com a idade da planta, com exceção da bainha foliar, que, devido à presença do aerênquima, tem sua área de degradação aumentada.

Tabela 2: Porcentagem de diferentes tecidos presentes na folha e no colmo de *Pennisetum purpureum* (cv. Roxo), ao longo de três períodos de crescimento (4, 8 e 16 semanas de rebrotação).

	Limbo			Colmo		
	4 <sup>a</sup>	8 <sup>a</sup>	16 <sup>a</sup>	4 <sup>a</sup>	8 <sup>a</sup>	16 <sup>a</sup>
Tec. Vas + Escl.	7,9 c	9,4 b	10,7 a	11,5 b	14,5 a	14,6 a
Tec. Epid.	19,3 b	15,9 a	14,5 c	0,6 a	0,7 a	0,7 a
Tec. Pareq.	79,2 a	72,9 a	75,2 a	82,9 b	82,9 a	88,3 a

### 2.1.2 – DEGRADAÇÃO DA FORRAGEM

Evidentemente, para verificação da digestibilidade de diferentes tecidos, o ponto de partida é a presença do substrato no rúmen e o modo de ação dos microrganismos nos diferentes tecidos. Bactérias, protozoários e fungos colonizam praticamente todas as partículas que chegam ao rúmen (LEMPP, 1997). A maior rota de invasão, segundo CHESSON (1981) parece ser via lesão da epiderme, embora a invasão pelo estômato possa ser de grande importância para a colonização de folhas.

A mastigação pelo animal, durante a ingestão do alimento e a ruminação, contribui para a degradação física da forragem

### 2.1.3 – NÍVEL DE INSERÇÃO DA FOLHA NO PERFILHO E SUAS CARACTERÍSTICAS HISTO-ANATÔMICAS

Entre o grupos fotossintéticos C3 e C4 existem diferenças histo-anatômicas (Figura 2) bastante visíveis, e essas diferenças, segundo QUEIROZ (2000) podem existir até mesmo dentro de plantas de um mesmo grupo fotossintético ou dentro de uma mesma espécie, variando com suas cultivares. Em uma mesma planta, observa-se um gradiente das características anatômicas e nutricionais, segundo o nível de inserção, quando se comparam folhas de um mesmo estágio de desenvolvimento (RODELLA *et al.*, 1984). PACIULLO (2000) estudando a composição química e digestibilidade *in vitro* de lâminas foliares em três níveis de inserção e duas idades de capim-gordura, capim-tifton 85 e capim-braquiária,

observou que os teores de FDN e FDA foram mais elevados, respectivamente, em lâminas de idade mais avançada e amostradas na estação do verão. Entre as espécies, o capim-braquiária foi a que apresentou mais alto teor de lignina, sendo que as demais espécies não diferiram entre si. Em geral, a composição química foi acentuadamente influenciada pelo nível de inserção da folha no perfilho. Lâminas foliares de posição superior apresentaram maiores teores de FDN e lignina (Tabela 3). Segundo o autor isso se explica pelo fato de que o mais longo período de alongamento das folhas de posição superior contribui para os mais elevados teores de FDN, uma vez que a deposição dos constituintes da parede celular aumenta linearmente com a idade.

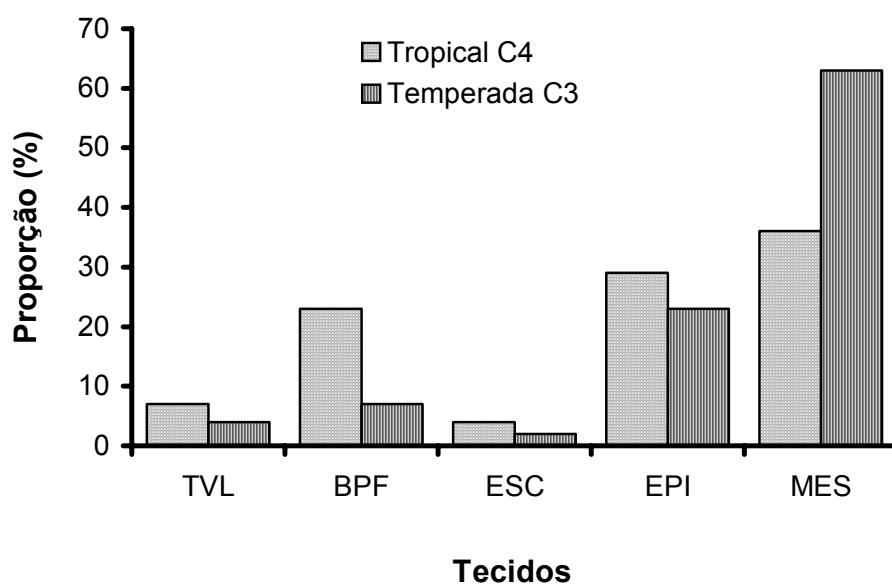


Figura 2- Proporção de tecidos em lâminas foliares de gramíneas de clima tropical C<sub>4</sub> e temperado C<sub>3</sub>. TVL- tecido vascular lignificado; BPF- banha parenquimática dos feixes; ESC- esclerênquima; EPI- epiderme; MES- mesofilo (adaptado de WILSON, 1997).

Tabela 3: Teores de fibra em detergente neutro (FDN) e lignina (LIG) (%MS), em lâminas foliares, conforme a espécie, a idade e o nível de inserção.

Comp. Quím.	Espécie			Idade (dias)		Nível de inserção	
	BRA	GOR	TIF	0	20	INF	SUP
FDN	-	-	-	65,6 b	67,9 a	64,9 b	68,6 a
LIG	4,0 a	3,1 b	3,2 b			3,1 b	3,5 a

BRA – Capim-braquiária; GOR – Capim-gordura; TIF – Capim-tifton 85; INF – inferior; SUP –superior; idade 0 – após exposição da lígula; idade 20 – 20 dias após exposição da lígula. Médias seguida da mesma letra , na mesma linha, não diferem entre si pelo teste Tukey a 5 % de probabilidade.

Adaptado de PACIULLO (2000)

O que nota-se na literatura é um confundimento do efeito do nível de inserção com a o da idade cronológica da folha, porque folhas de diferentes níveis de inserção diferem em idade. WILSON (1976) mostrou que lâminas foliares de mais alto nível de inserção apresentaram maior proporção de esclerênquima e xilema, paredes celulares mais espessas e menor quantidade de mesofilo que lâminas localizadas na base do perfilho.

Os estudos de GREENBERG *et al.* (1989) (citado por LEMPP, 1997), demonstram que o tecido esclerenquimático confere resistência à lâmina foliar, conseqüentemente pode-se inferir que tanto a proporção como a localização desse tecido pode interferir na colheita da forragem pelos animais em pastejo.

Admitindo-se que as diferenças entre lâminas de um mesmo perfilho, entre perfilhos e plantas podem afetar a apreensão da forragem, o melhor amostrador, nessas circunstâncias passa a ser o próprio animal. A utilização de animais esôfago–fistulados, para a coleta de forragem, apresenta a vantagem de incluir o efeito físico da apreensão e mastigação primária do material vegetal. A dieta selecionada deve ser entendida como sendo de preferência do animal modificada pela acessibilidade das espécies dentro de uma determinada vegetação, o que a princípio pode ser extrapolado também para diferenças na inserção de lâminas de um determinado perfilho (HODGSON, 1982). Embora, a coleta de forragem por animais esôfago-fistulados possa não representar a variabilidade na preferência do animal quando se considera um dia de pastejo, ela pode permitir detectar diferenças entre espécies ou cultivares em estudo

(LEMPP, 1997). Os animais selecionam a forragem, porém os nutrientes disponíveis aos animais em pastejo, freqüentemente, são inferiores àqueles requeridos para expressar o potencial genético.

No caso específico das gramíneas C4, por apresentarem maior densidade de feixes vasculares em relação às C3, e esses serem circundados por células da bainha parenquimática, ou seja, maior proporção de parede celular espessa, a composição em carboidratos estruturais torna-se um atributo qualitativo altamente importante, tendo em vista o grau de fermentescibilidade que esses apresentam.

## **2.2- MORFOLOGIA RELACIONADA COM A QUALIDADE DA FORRAGEIRA**

O consumo de forragens em sistema baseado na exploração de pastagem é influenciado pelo manejo das mesmas, ou seja, a quantidade de forragem disponível e seu valor nutritivo. Em pastagens imaturas, com mais de 1.000 kg/ha de matéria seca disponível, os animais colhem grande quantidade de forragem em cada bocado (LEMPP, 1997).

Além das características bromatológicas da forragem, a produção animal a pasto depende das características fenológicas (ontogenia associada ao clima) e estruturais da vegetação, as quais determinam o grau de pastejo seletivo exercido pelos animais, assim como a eficiência com que o bovino colhe o pasto na pastagem, determinando a quantidade ingerida de nutrientes (STOBBS, 1973). Todavia, as características estruturais do relvado dependem não só da espécie botânica, mas também do manejo adotado, principalmente a pressão de pastejo (GOMIDE, 1999).

Numa pastagem em crescimento vegetativo, na qual, aparentemente apenas folhas são produzidas (pois ainda não há alongamento do entre-nó), as características morfogênicas de plantas individuais são determinadas geneticamente, mas também são influenciadas por variações ambientais e/ou de manejo, o que determina mudanças na estrutura do relvado e na atividade de pastejo dos animais, havendo portanto um reflexo direto na produção animal. Esse fenômeno, denominado plasticidade fenotípica, desempenha importante papel na interface planta-animal em sistemas de produção a pasto, pois confere às forrageiras maior resistência ao pastejo (LEMAIRE, 1997) e conseqüentemente maior longevidade no



ecossistema pastagem. O entendimento sobre essas características é de fundamental importância para que se possa relacioná-los ao manejo de pastagens, e otimizar a utilização da forrageira.

A qualidade da forragem pode ser estimada pelo desempenho animal obtido quando uma forragem é oferecida ao animal (PENATI et al., 1999). Segundo MERTENS (1994), o desempenho animal é função do consumo de nutrientes digestíveis e metabolizáveis. De acordo com este autor a variação existente no consumo de matéria seca (MS) digestível ou da energia digestível, entre animais ou alimentos, 60 a 90 % estão relacionados ao consumo de MS, enquanto que apenas 40 a 10 % estão relacionados às diferenças na digestibilidade. Assim, a estimativa do consumo de MS e do valor nutritivo da dieta ingerida pelos bovinos em pastejo constituem os principais fatores limitantes para prever o desempenho (produtividade animal) e fazer previsões sobre a relação custo:benefício das estratégias e tecnologias disponíveis.

Portanto, o conhecimento do ecossistema pastagem e o processo de pastejo em ruminantes requer o aprofundado conhecimento dos componentes da estrutura da pastagem e sua influência nos processos de escolha e colheita de forragem por esses animais, já que esta escolha reflete dietamente em ganho de peso, kg de leite ou lã.

## 2.2.1- CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS DO RELVADO

As características estruturais do relvado (número de folhas por perfilho, tamanho das folhas e população de perfilhos) que contribuem para a definição do IAF na pastagem são estimadas pelas taxas de aparecimento e alongamento das folhas e pela duração de vida das folhas, através da ação do ambiente (LEMAIRE e CHAPMAN, 1996)

### 2.2.1.1 - O PERFILHAMENTO

O perfilho é considerado a unidade básica de desenvolvimento das plantas forrageiras e são constituem nas estruturas sobre as quais as sementes irão se desenvolver (NABINGER e MEDEIROS, 1995). As gramíneas utilizam o perfilhamento como forma de crescimento, aumento de produtividade e sobretudo como forma de sobrevivência das plantas na pastagem

(HODGSON, 1990). Em espécies de gramíneas perenes encontra-se dois grupos de perfilhos: os basais, que se originam da base da planta e possuem seu próprio sistema radical, e os perfilhos aéreos que surgem a partir de nós superiores dos colmos basais em florescimento e não desenvolvem sistema radical independente (LOCH, 1993 citado por NABINGER e MEDEIROS, 1995). Segundo MOZZER (1993), as brotações dos perfilhos aéreos a partir de gemas axilares correspondem a 70-80% do número total de perfilhos e são responsáveis por apenas cerca de 20% da produção de massa verde, ao passo que os 20-30% de perfilhos basais são os responsáveis por aproximadamente 80% da produção total de massa verde.

O perfilhamento é geralmente um indicador de vigor e persistência de plantas forrageiras, e pode ser afetado por uma série de fatores ambientais. A demografia de perfilhos varia substancialmente entre gramíneas e geralmente começa a declinar antes do início da emissão das inflorescências (quando a qualidade da forrageira decresce e observa-se seu reflexo em termos de produtividade) . Esse declínio decorre de uma elevada taxa de mortalidade de perfilhos, até mesmo antes de completarem o desenvolvimento. Os perfilhos aéreos são produzidos durante a fase reprodutiva, sendo estimulados por alta disponibilidade de umidade e nitrogênio no solo (NABINGER e MEDEIROS, 1995). O pastejo e sua severidade, influem na taxa de aparecimento e morte dos perfilhos (YOUNGNER, 1972). CUNHA *et al.* (2001), trabalhando com *Paspalum atratum* cv. Pojuca, concluíram que esta gramínea, tem potencial para ser utilizada em pastejo rotativo, pois apresentou crescimento vigoroso no início da estação de crescimento e baixa mortalidade de perfilhos, sendo que o pastejo não interferiu no perfilhamento durante a fase vegetativa. SANTOS *et al* (2001) estudando características morfológicas e de perfilhamento em plantas de capim-elefante sob quatro alturas de corte em duas épocas do ano, concluíram que os cortes mais elevados resultaram em plantas mais altas independente da época do ano e tiveram proporções maiores de folhas e maior número de perfilhos aéreos. A época mais chuvosa ofereceu melhores condições ao perfilhamento das plantas e melhorou a relação folha/colmo. Esses dados são importantes quando se relacionam com a qualidade da forrageira porque a maior relação folha:colmo promove maior digestibilidade do material vegetal e conseqüentemente maior produção animal.

A desfolhação durante o desenvolvimento vegetativo reduz a atividade de perfilhamento (DETLING *et al.*, 1980) e o desfolhamento intenso reduz o tamanho do perfilho (DETLING e PAINTER, 1983). De acordo com CARVALHO *et al.* (2000) práticas de manejo devem ser idealizadas afim de assegurar altas taxas de natalidade durante o verão, em capim coastcross (*Cynodon sp.*), em função da existência de um período de alta renovação (turnover) de perfilhos observada nesta época do ano. Segundo FRAME (1981) quanto mais baixos forem mantidos os pastos maior será a quantidade de perfilhos pequenos e com baixa interceptação de luz. Assim, um relvado apresenta numerosos pequeno perfilhos sob pastejo pesado, mas poucos e grandes perfilhos sob pastejo leve (HODGSON, 1983). Quando os perfilhos são mantidos isolados da ação de herbivoria, crescem em tamanho sem haver redução proporcional na densidade durante um período de 3 a 4 semanas, há portanto um intervalo entre o final de competição por luz e morte dos perfilhos para um novo equilíbrio. GOMIDE e GOMIDE (2000) trabalhando com morfogênese em 4 cultivares de *Panicum maximum*, concluíram que o número de perfilhos por planta cresceu até a terceira semana de idade, estabilizando-se em 15 perfilhos/planta, aos 28 dias, na cultivar Tanzânia, mas em apenas 10 nas cultivares Mombaça e Vencedor. Os autores observaram diferenças entre perfilhos principal e primário, apenas durante o crescimento de estabelecimento, quando o perfilho principal exibiu as mais altas taxas de aparecimento de folhas. Este fato indicaria a prioridade deste perfilho relativamente à alocação dos assimilados, bem com dos vários fatores de crescimento, já que ele dispõe de uma sistema radical mais desenvolvido. De acordo com HUME (1991) a produção de perfilhos é controlada pelo padrão de aparecimento das folhas. Para o autor, consideráveis perdas de perfilhos ocorrem através do corte ou pastejo diminuindo o efeito da dominância apical e promovendo o perfilhamento.

Não existe um ponto em comum entre os pesquisadores no que diz respeito aos efeitos da desfolhação sobre o surgimento de perfilhos em forrageiras durante seu desenvolvimento vegetativo. Para DETLING e PAINTER (1980) a desfolhação pode diminuir a atividade do perfilhamento, porém para GRANT *et al.* (1983) podem aumentar o número de perfilhos. Sabe-se, no entanto que algumas gramíneas têm adaptações morfológicas e fisiológicas que permitem suportar repetidas desfolhações, daí a rebrota é dependente da ativação das gemas basais e da habilidade da planta para mobilizar carboidratos para os demais órgãos (CALDWEL *et al.*, 1991). A necessidade de maior surgimento de perfilhos aéreos é defendida

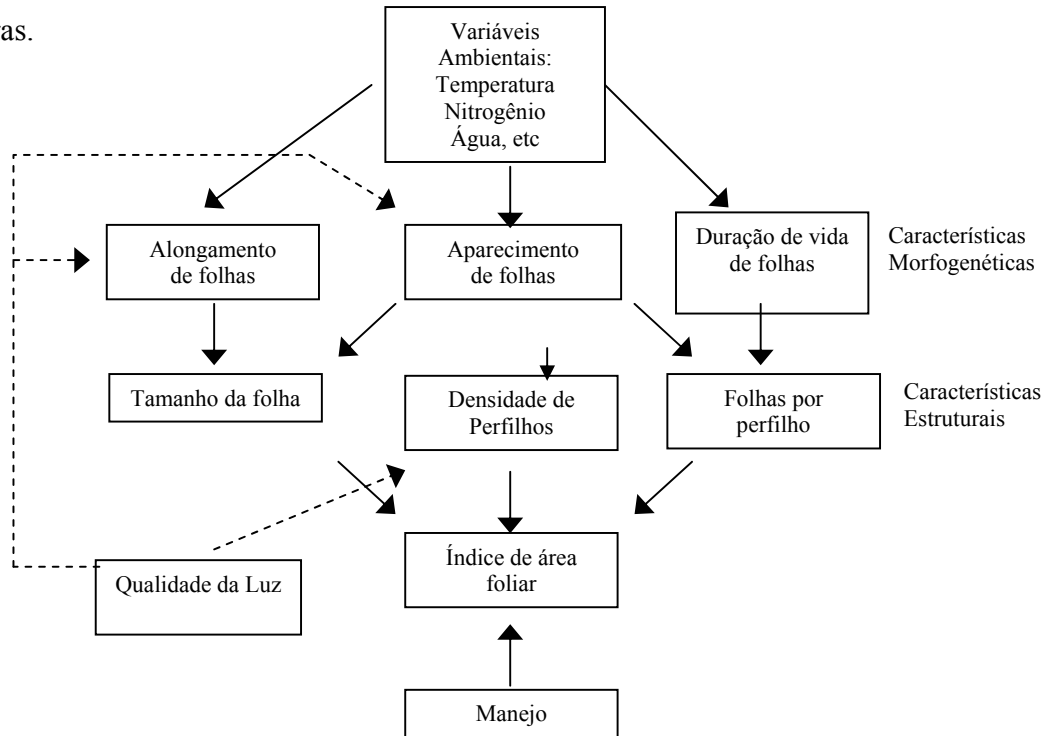
por JACQUES (1994), quando afirma que em cortes mais altos (50-60 cm) em capim-elefante, deixa-se maior número de gemas axilares responsáveis pelo rebrote e reserva da planta, e que algumas folhas remanescentes são importantes na interceptação de luz, auxiliando, assim a velocidade de rebrotação.

### 2.2.2 – MORFOGÊNESE

Morfogênese pode ser definida como a dinâmica de geração (*genesis*) e expansão/forma da planta (*morphos*) no espaço (CHAPMAN e LAMAIRE, 1993). A programação morfogênica (cuja taxa é dependente da temperatura) determina o funcionamento e o arranjo dos meristemas em termos de produção e taxas de expansão de novas células, as quais por sua vez, definem a dinâmica de expansão dos órgãos (folha, internódio, perfilho) e as exigências de carbono e nitrogênio necessárias para preencher os correspondentes volumes de expansão (DURANT *et al.*, 1991).

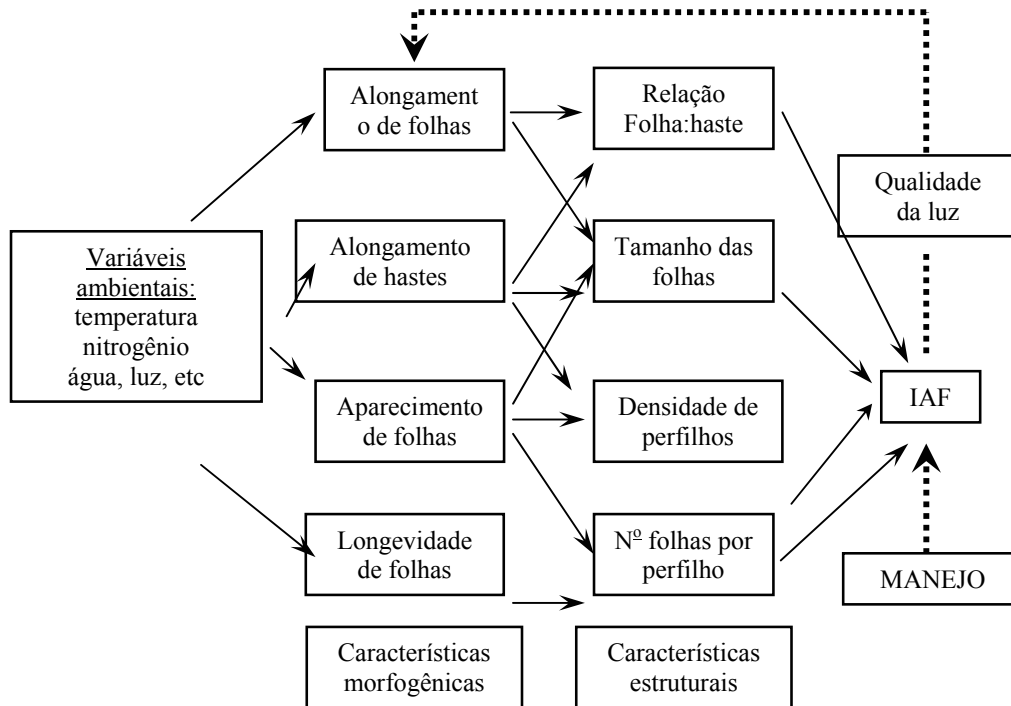
A morfogênese em uma gramínea durante seu crescimento vegetativo é caracterizada por 3 fatores: a taxa de aparecimento, a taxa de alongamento e a longevidade das folhas (CHAPMAN e LAMAIRE, 1993- Figura 3). Segundo esses autores a taxa de aparecimento e a longevidade das folhas ditam o número de folhas vivas por perfilho. Essas características são determinadas geneticamente, mas podem, no entanto ser influenciadas por variáveis como temperatura, suprimento de nutrientes e disponibilidade de umidade no solo (FISCHER e da SILVA, 2001).

Figura 3: Influência de fatores abióticos sobre a morfogênese e a estrutura de plantas forrageiras.



Assumindo-se uma proporção constante entre área e comprimento foliar para um dado genótipo o produto entre o tamanho da folha, a demografia populacional dos perfilhos e o número de folhas verdes por perfilhos do pasto determina seu índice de área foliar (IAF), a principal variável estrutural de pastos e que possui alta correlação com as respostas tanto de plantas como de animais em ambientes de pastagens. Em algumas espécies de plantas tropicais, particularmente aquelas de crescimento ereto, existe um outro componente importante de crescimento que interfere significativamente na estrutura do pasto e nos equilíbrios dos processos de competição por luz, a taxa de alongação das hastes (FISCHER e da SILVA, 2001, Figura 4).

Figura 4: Influência de fatores abióticos sobre a morfogênese e a estrutura de plantas forrageiras tropicais



### 2.2.2.1 - O índice de área foliar e a taxa de aparecimento, alongamento e senescência das folhas

A formação das folhas se inicia a partir do desenvolvimento dos primórdios foliares que surgem à cada lado do domo apical, alternadamente (LANGER, 1972), assim, originam-se os fitômeros, que são as unidades básicas de crescimento das gramíneas (Gomide e Gomide, 2000). A arquitetura de um perfilho de gramínea é determinada pelo tamanho, número e arranjo espacial dos fitômeros. Cada fitômero diferencia-se a partir de um único meristema apical e é constituído pela lâmina e bainha foliar, entre-nó, nó e uma gema axilar localizada abaixo do ponto de inserção da bainha (SKINNER e NELSON, 1994).

A partir do instante que se inicia o desenvolvimento de um perfilho vegetativo, há possibilidade de distinção de 3 tipos de folhas: as completamente expandidas (suas bainhas formam pseudocolmos); folhas emergentes (seus ápices se tornam visíveis acima dos

pseudocolmos); e as folhas ainda em expansão (que estão completamente contidas no interior do pseudocolmo) (GOMIDE e GOMIDE, 2000). Para HUNT (1965), a produção de folhas em gramíneas caracteriza-se pelo aparecimento de uma folha acima da bainha da folha mais nova do perfilho, após vários dias de crescimento ativo; a visível folha continua a se expandir com o tempo e a lâmina alcança o seu tamanho máximo quando a lígula é exposta. Porém, antes da completa expansão da folha ser atingida, provavelmente uma ou duas novas folhas já apareceram. Após um certo tempo a folha torna-se senescente, perdendo sua cor verde e algumas substâncias que podem se repassadas para outras partes da planta, e então morre.

Um alto padrão de aparecimento de folhas é de extrema importância para a planta, uma vez que é a folha a responsável pela interceptação de luz. O tamanho da folha, é também importante, mas em algumas espécies é inversamente proporcional à taxa de aparecimento (HUME, 1991). A taxa de aparecimento de folhas varia entre e dentro de espécies. Em ambiente uniforme, a taxa de aparecimento de folhas é considerado constante, porém é amplamente influenciada por mudanças estacionais. As flutuações estacionais são causadas não apenas pela temperatura, mas também por mudanças na intensidade luminosa, fotoperíodo e disponibilidade de água e nutrientes no solo (LANGER).

O potencial de perfilhamento de um genótipo é determinado pela sua velocidade de emissão de folhas pois a cada folha formada corresponde a geração de uma gema axilar. O intervalo entre o surgimento de duas folhas consecutivas pode ser expresso por uma soma de temperaturas, chamada termocrone ou filocrono (NABINGER e MEDEIROS, 1995). Para WILHELM e McMASTER (1995), o filocrono é definido como o intervalo de tempo (em horas, dias ou graus-dia) entre estádios de crescimento similares de folhas sucessivas num colmo. Durante cada filocrono é adicionado ao colmo um fitômero, que é a unidade básica de desenvolvimento e crescimento de gramíneas. GOMIDE e GOMIDE (2000) avaliando as taxas de aparecimento de folhas de quatro cultivares de *Panicum maximum* em crescimento de estabelecimento e rebrotação concluíram que ocorre menores taxas de aparecimento foliar durante a rebrotação. OLIVEIRA *et al.* (2000) estudando a morfogênese de capim-tifton 85 (*Cynodon spp.*) em diferentes idades de rebrotação, concluíram que ocorre redução na taxa de aparecimento de folhas individuais entre as idades de 14 e 70 dias, correspondente a variações no filocrono de 1,6 e 4,1 dias/folha. Para SKINNER e NELSON, 1994) o aumento do filocrono (dias/folha) com a idade ocorre em razão do aumento do tempo necessário para a

folha percorrer a distância entre o meristema apical e a extremidade do pseudocolmo formado pelas bainhas das folhas mais velhas.

PEARSE e WILMAN (1984) estudando o efeito do intervalo de cortes e doses de adubação nitrogenada em azevém perene, constataram o favorecimento da produção de primórdios foliares com a aplicação de nitrogênio. Esses autores, verificaram que a taxa de alongamento foliar aumentou de 4,2 para 12,1 mm/perfilho.dia, devido à adição de 132 kg de N/ha. DAVIES (1971) verificou que o aparecimento de folhas nessa espécie foi bastante influenciado pela dose de nitrogênio aplicado. Já PINTO *et al.* (1994), não constataram efeito das doses de nitrogênio sobre a taxa de aparecimento de folhas de *Panicum maximum* e *Setaria anceps*, que apresentaram respectivamente, taxas de 0,233 e 0,425 folhas/perfilho. dia. A maior taxa de aparecimento verificada para capim-setária foi acompanhada de maior número de folhas, porém de menor tamanho.

Mudanças na qualidade da luz ocorrem naturalmente no interior do dossel, e podem ser responsáveis pela variação nas taxas de alongamento e aparecimento foliares das gramíneas (GAUTIER e VARLET-GRANCHER, 1996). Esses autores trabalhando com capins festuca e azevém perene, verificaram que a redução na luz azul aumentou os comprimentos da bainha e lâmina foliares de ambas as espécies. A disponibilidade hídrica exerce também influencia sobre a taxa de alongamento foliar. WILHELM e NELSON (1978) verificaram maior taxa de alongamento foliar de capim-festuca no outono (8,2 mm/dia) em detrimento ao inverno (4,2 mm/dia) em decorrência da alta temperatura e do baixo status hídrico. Segundo HUMPHREYS (1981) citado por CAVALCANATE (2001), a expansão foliar é um dos processos fisiológicos mais sensíveis ao déficit hídrico, pois a planta cessa o alongamento de folhas e raízes muito antes de os processos de fotossíntese e divisão de células serem afetados.

As folhas de gramíneas são órgãos de crescimento de vida útil limitada, uma vez que, quando alcançam o seu tamanho final, elas permanecem no perfilho por um certo período, e depois morrem. O processo de senescência se inicia no ápice da folha, que é a parte mais velha, e se estende para a base (LANGER, 1963). O progressivo amarelecimento e eventualmente escurecimento (cor marrom) e a desidratação são os primeiros sinais visíveis de senescência. Nos estádios iniciais desse processo, parte dos constituintes celulares é mobilizada e redistribuída, mas a maioria é usada na própria respiração do órgão senescente



(HODGSON, 1990). OLIVEIRA *et al.* (2000) observaram que a taxa de senescência de capim-tifton 85 apresentou comportamento sigmoideal e aumentou de 0,24 para 12,24 mm/perfilho.dia com o avanço da idade dos 14 aos 70 dias. Outro fator extrínseco à planta que afeta a taxa de senescência foliar é o manejo. GRANT *et al.* (1983), avaliando plantas de azevém perene mantidas nas alturas de 2,0, 3,0, 4,5 e 6,0 cm verificaram resposta linear da taxa de senescência foliar à altura. CAVALCANTE (2001) trabalhando com *Brachiaria decumbens* em quatro diferentes alturas de corte em quatro períodos de avaliação observou efeito significativo da interação entre altura do relvado e período, verificando maior taxa de senescência na altura de 127 mm., promovendo assim baixa taxa de acúmulo de forragem.

### 2.2.3 - MANEJO

O perfilhamento das gramíneas forrageiras seria a característica mais importante para o aumento da produtividade dessas plantas, mas pode ser influenciada pelo sistema de manejo da pastagem (WARD e BLASER, 1961). Sob pastejo, as plantas sofrem desfolhas sucessivas, cuja frequência e intensidade dependem principalmente do sistema e da pressão de pastejo. Em se tratando de plantas individuais, dois tipos de respostas à desfolha podem ser diferenciados: uma resposta fisiológica, oriunda da redução no suprimento de carbono para a planta, devido à perda de parte dos tecidos fotossintetizantes; e uma morfológica, que resulta em modificações na alocação do carbono entre os diferentes órgãos de crescimento da planta (folhas, perfilhos, raízes), o que confere às plantas tolerância às desfolhações (LAMAIRE, 1997). FAVARETTO (1993) afirmou que, de acordo com a severidade de corte, o estágio de crescimento e o genótipo das plantas, a remoção do ápice ou de todo o caule pode promover ou inibir seu perfilhamento. O pastejo além de reduzir a área foliar total do dossel, altera a estrutura das folhas do dossel e, conseqüentemente, a capacidade fotossintética das plantas (BRISKE, 1991, citado por CAVALCANTI, 2001). Comunidades de plantas forrageiras em pastagens procuram se ajustar às diferentes condições e intensidade de desfolhação através de mecanismos que visem assegurar sua perenidade e eficiência fotossintética. O IAF é o principal componente estrutural do pasto sensível à adaptações dependentes da desfolha (FISCHER e DA SILVA, 2001). De acordo com MATTHEW (1995), a área foliar é determinada basicamente pelo comprimento da folha, que por sua vez, é controlada pela

intensidade de desfolha. Assim a densidade populacional de perfilhos é o componente do IAF (já que como dito anteriormente este é composta por três características: densidade populacional dos perfilhos, número de folhas por perfilhos, e tamanho da folha) que permite a maior flexibilidade de ajuste por parte da planta a diferentes regimes de desfolha, já que o número de folhas vivas por perfilho é um valor relativamente constante para uma dada espécie. Então isso explica porque o IAF é otimizado em pastos mantidos baixos através de uma alta densidade populacional de perfilhos pequenos. Por outro lado, existem limites de plasticidade em perfilhos individuais, não permitindo que a comunidade de plantas otimize seu IAF, assim a pastagem pode entrar em colapso e num rápido processo de degradação se correções rápidas no manejo de desfolha não forem realizadas.

HILLESHEIN e CORSI (1990) trabalhando com plantas de capim-elefante observaram que a predominância de perfilhos basais produz plantas muito altas e isso provavelmente a dificuldade de consumo no pastejo durante o verão. Esses autores verificaram que o perfilhamento basal promove maior perda de forragem no pastejo direto, devendo-se, portanto promover mais perfilhamento lateral e rápido crescimento para atingir alta disponibilidade de forragem e manejá-la sob forte pressão de pastejo. O potencial de perfilhamento de uma forrageira influencia a produção, a qualidade e a persistência das espécies perenes, assim HILLESHEIM e CORSI (1990) propuseram mudanças no manejo de capim-elefante que venham promover redução da altura do meristema apical, favorecendo assim o perfilhamento lateral, promovendo então, melhoria da estrutura da gramínea sob pastejo e conseqüentemente diminuindo as perdas de forragem. Para os autores o estímulo à formação de perfilhos axilares em comparação ao perfilhamento basal resulta em vantagens, devido à menor tendência de elevação dos meristemas apicais.

### 2.2.3.1 – Respostas morfofisiológicas das plantas forrageiras em diferentes sistemas de pastejo

#### A) – Lotação Contínua

A estrutura de uma pastagem varia consideravelmente em relação ao manejo sob o qual é submetida. Pastagens mantidas com baixo IAF em pastejo contínuo apresentam grande número de pequenas hastes. Assim esta pastagem, quando pastejada severamente por longo período de tempo não pode depender continuamente das reservas, pois estas não são

restabelecidas devido a seu baixo IAF. Entretanto, quando uma pastagem é mantida com baixo IAF, algumas plantas têm capacidade de reagir, modificando sua estrutura, e passam a produzir maior número de hastes por planta, porém de menor tamanho (entre-nós mais curtos) e com folhas também de menor tamanho e dessa forma passarão a ser desfolhadas apenas parcialmente, tornando-se, portanto capazes de manter a produção a partir da fotossíntese atual (NABINGER, 1997). Entretanto, apesar do alto potencial fotossintético das folhas e da adaptação morfológica das plantas mantidas em baixo IAF em pastejo contínuo, isto não é o suficiente para compensar a redução na área foliar, redundando em baixa produtividade na pastagem, já que em altas pressões de pastejo, muitas folhas são removidas ainda jovens ou mesmo ainda na fase de expansão. Assim, uma proporção importante das folhas fotossinteticamente mais eficientes é removida, e a fotossíntese do dossel diminui progressivamente com o aumento da intensidade de desfolhação (PARSONS *et al.*, 1983). Esses autores verificaram que pastagens de *Lolium perenne* mantidas em IAF próximo de 1 possuíam uma população de aproximadamente 40.000 perfilhos/m<sup>2</sup>. Essa é uma característica importante, já que uma alta densidade populacional de perfilhos propicia uma boa cobertura do solo e, conseqüentemente, uma interceptação de luz eficiente, que é o ponto chave para altas taxas fotossintéticas. Apesar disto, dentro de uma pastagem sob lotação contínua, mantidas num mesmo IAF, ocorre uma proporção relativamente constante de folhas de diferentes idades no dossel.

O pastejo contínuo pode ser prejudicial à produção animal em altas pressões de pastejo ao reduzir a oferta de forragem através de seu efeito sobre o IAF global. No entanto, em baixas pressões de pastejo que determinem a manutenção de um IAF próximo a máxima interceptação da radiação, o pastejo contínuo pode ser mais favorável que o pastejo rotativo, pois mantém um IAF constante ao longo da estação favorável, evitando o acentuado declínio na interceptação devido à drástica redução do IAF após a desfolha que se observa no pastejo rotativo, sobretudo se a rebrota coincide com o período de alta disponibilidade de energia luminosa (NABINGER, 1997).

## **B) Lotação rotacionada**

Em situações de lotação intermitente, típicas de práticas de pastejo rotacionado, a capacidade fotossintética da pastagem após a desfolha depende da quantidade de área foliar

residual e da capacidade das folhas remanescentes no que tange a fotossíntese. Em pastagem com um alto IAF, as folhas que permaneceram após o pastejo são adaptadas a baixa luminosidade, já que foram geradas em condições de pouca luz e temperaturas mais baixas, assim quando a radiação incide sobre elas ocorre uma certa dificuldade dessas folhas em retomar sua capacidade máxima de fotossíntese. Assim, o que se concluiu é que o IAF residual tem uma baixa capacidade fotossintética, muito embora haja alta incidência de radiação. Como consequência, a fase inicial da rebrota é lenta até que um número suficiente de folhas tenha se expandido e passe a contribuir substancialmente para a fotossíntese da cultura (NABINGER, 1997).

Em desfolhações severas, onde a maior parte do tecido fotossintetizante é removido, a fixação de carbono pode ser insuficiente para assegurar a manutenção dos tecidos restantes e para a síntese de nova área foliar. Nessa condição, a produção de novas folhas necessita ser suportada pelo aporte de reservas. Ocorrendo “perdas” de C pela respiração, determinada pela síntese dos novos tecidos, ocorre uma perda inicial da massa da forragem (balanço de C negativo). Esse balanço só se tornará positivo quando a massa surgida for capaz de assimilar C suficiente para superar as perdas por senescência e respiração (FISCHER e da SILVA, 2001). Assim, quanto mais severa for a desfolha, maior será o período de descanso para que a pasto possa ser novamente submetido a desfolha.

#### 2.2.4 - PLASTICIDADE FENOTÍPICA OU MORFOLÓGICA

A plasticidade fenotípica pode ser definida como uma mudança progressiva e reversível nas características fenotípicas de plantas individuais (LEMAIRE e AGNUSDEI, 1999). Esse fenômeno, chamado de “plasticidade morfológica” ou “plasticidade fenotípica”, possui uma importante função na adaptação de espécies forrageiras à desfolhação. Nesses termos pastagens podem ser consideradas como sistemas altamente regulados onde qualquer mudança estrutural determina respostas na morfogênese de plantas que, por sua vez, modificam a estrutura do pasto. Dentro deste contexto o IAF aparece como sendo o maior integrador de características estruturais do relvado, sendo que o primeiro efeito da desfolha, de acordo com a prática de manejo que se utiliza, é possibilitar a variação do IAF entre a pré e a pós-desfolha. Isso determina a amplitude das respostas plásticas que as plantas devem

desenvolver, bem como a escala de tempo que dispõem para adaptar-se a mudanças no ambiente (LEMAIRE, 2001 citado por FISCHER e DA SILVA, 2001).

Alterações morfológicas são tidas como mecanismos de adaptação à desfolhação de médio e longo prazo, contrariamente ao balanço de carbono e nitrogênio, num mecanismo fisiológico de curto prazo. Uma vez submetido ao estresse (desfolha) a planta inicia seu processo adaptativo através de mudanças fisiológicas de curto prazo para tentar manter seu equilíbrio dentro da comunidade de plantas. Se o estresse persistir ou se sua intensidade aumentar, respostas fisiológicas deixam de ser efetivas e precisam ser combinadas com respostas morfológicas, caracterizando a natureza dinâmica das alterações de forma das plantas em pastagens e sua influência sobre a estrutura do pasto e da forragem disponível ao animal em pastejo (FISCHER e DA SILVA, 2001).

### 3- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKIN, D.E. 1989. Histological and physical affecting digestibility of forages. *Agronomy Journal* 21:17-25.
- AKIN, D.E. 1973. Rumen microbial degradation of grass tissue revealed by scanning electron microscopy. *Agronomy Journal* 65:825-828.
- BAUER, M.O. 2000. Avaliação da técnica micro-histológica para a estimativa da dieta de ruminantes. Tese (Doutorado em Zootecnia). Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 135p.
- BRITO, C.J.F.A.; RODELLA, R.A.; DESCHAMPS; ALQUINI, Y. 1999. Anatomia quantitativa e degradação *in vitro* de tecidos em cultivares de capim-elefante. *Revista Brasileira de Zootecnia* 28(2):223-229. ALQUINI, Y.;
- BRITO, C.J.F.A.; ALQUINI, Y.; RODELLA, R.A.; DESCHAMPS, C. 1997. Alterações histológicas de três ecótipos de capim-elefante (*Penisetum purpureum*) após digestão *in vitro* In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 34. Juiz de Fora, MG. *Anais...*p.12-14.

- CALDWELL, M., RICHARD, J.H., JOHNSON, D.A. 1991. Coping with herbivore: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid. Agrophyron bunchgrasses. *Oecologia* 50:14-24.
- CARVALHO, C.A.B., da SILVA, S.C., SBRISSIA, A.F., PINTO, L.F.M., CARNEVALLI, R.A., FAGUNDES, J.L., PEDREIRA, C.G.S. 2000. Demografia de perfilhamento e taxas de acúmulo de matéria seca em capim “tifton 85” sob pastejo. *Scientia Agrícola* 57(4):591-600.
- CAVALCANTE, M.A.B. 2001. Características morfogênicas, estruturais e acúmulo de forragem em relvado de *Brachiaria decumbens* cv. Basilisk sob pastejo, em diferentes alturas. Viçosa, MG: UFV. 2001. 64p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia), Universidade Federal de Viçosa.
- CHAPMAN, D.F., LEMAIRE, G. 1993. Morfhogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: Grasslands fou our world. Cap 3, p. 55-56
- CHESSON, A. 1981. Effect of sodium hydroxide on cereal straw in relation to the enhanced degradation of structural polysaccharides by rumem microorganisms. *Journal Science Food Agriculture* 32/:745-748.
- CUNHA, M.A.D., LEITE, G.G., DIOGO, J.M.S., VIVALDI, L.J. 2001. Características morfológicas do *Paspalum atratum* cv. Pojuca submetido ao pastejo rotacionado. Dinâmica de perfilhamento e alongação de folhas. *Revista Brasileira de Zootecnia* 30(3):935-940 (supl.1).
- DAVIES, A. 1971. Changes in growth rate and morfology of perrennial ryegrass swards at high and low nitrogen levels. *Journal Agriculture Science*, 77(2): 123-134.
- DETLING, J.K., PAINTER,E.L. 1980. Defoliation response of western wheatgrass population with diverse histories of prairie dot grazing. *Oecologia* 51:65-71.

- DURANT, J.L., VARLET-GRANCHER,C. LEMAIRE,G., GASTAL, F.1991. Carbon partitioning in forage. *Acta biotheoretica* 30: 213-224.
- FARIA, V.P.; PEDREIRA, C.G.S.; SANTOS, F.A.P. 1996. Evolução do uso de pastagens para bovinos. In: Anais do 13º Simpósio sobre manejo da pastagem. Piracicaba:FEALQ, p. 1-15.
- FAVARETTO, V. 1993. Adaptações de plantas forrageiras ao pastejo. In: SIMPÓSIO SOBRE ECOSSISTEMAS DE PASTAGENS, 2. Jaboticabal. Anais...Jaboticabal: FUNEP, p. 1-17.
- FISCHER, A., da SILVA, S.C. 2001. O ecossistema de pastagens e a produção animal. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38. Piracicaba, *Anais...Piracicaba:ESALQ.* p.733-754.
- FULKERSON, W.J.; MICHELL, P.J. 1987. The effect of height and frequency of mowing on the yield and composition of perennial ryegrass-white clover swards in the autumn to spring period. *Grass and Forage Science* 42:169-174.
- GAUTIER,H., VARLET-GRANCHER,C., HAZARD.L. 1999. Tillering responses to the light environment and to the defoliation in populations of perennial ryegrass selected for constant leaf length. *Annals of botany*, 83: 423-429.
- GRANT, S.A., BARTHARAM,S., TORVELL, C. 1983. Sward management tannin turnover and tiller population density in continuously stocked *Lolium perenne* dominated swards. *Grass and Forage Science*, 38:333-334.
- GOMIDE, C.A.M., GOMIDE, J.A. 2000. Morfogênese de cultivares de *Panicum maximum* Jacq. *Revista Brasileira de Zootecnia* 29(2):341-348.

- GOMIDE, J.A. Potencial das pastagens tropicais para a produção de carne e leite. Simpósio de Brasilândia. Anais do I SIMBRAS (ed). JOSÉ CARLOS PEREIRA. Brasilândia de Minas, 1999. p. 15-40. 164p.
- HANNA, W.W.; MONSON, W.G.; BURTON, G.W. 1973. Histological examination of fresh leaves after in vitro digestion. *Crop Science* 13:98-102.
- HILLESHEIN, A., CORSI, M. 1990. Capim-elefante sob pastejo: fatores que afetam as perdas e utilização de matéria seca. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 25(9):1233-1246.
- HODGSON, J. 1990. Herbage production and utilization. In: Grazing management – science into practice. New York: John Wiley & Sons. P. 38-54.
- HODGSON, J. The influence of grazing pressure and stocking rate on herbage intake and animal performance. In: HODGSON et al. *Pasture utilization by the grazing animal*. Occasional symposium. N.8. p. 93-103, 1981.
- HUME, D.E. 1991. Leaf and tiller production of prairie grass (*Bromus willdenowii*) and two ryegrass (*Lolium*) species. *Annals of Botany* 67: 111-121.
- HUNT, L.A. 1965. Some Implications of death and decay in pasture production. *Journal British Grassland Society*, 20(1)
- JACQUES, A.V.A. 1994. Caracteres morfofisiológicos e suas implicações com o manejo. In: CARVALHO, M.M., ALVIM, M.J., XAVIER, D.F. (Eds) *Capim-elefante, produção e utilização*. Coronel Pacheco: EMBRAPA/CNPGL. p.31-48.
- LANGER, R.M.H. 1963. Tillering in herbage grasses. *Herbage abstracts*. 33(3):141-148.



- LEMAIRE, G. 1997. The physiology of grass growth under grazing: tissue turnover. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO, Viçosa. *Anais...* Viçosa: UFV, p. 117-144.
- LEMAIRE, G. 1999. Leaf tissue turn-over and efficiency of herbare utilization. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL “GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND ECOLOGY 1., Curitiba, 1999. *Anais...* Curitiba: UFPR, p. 165-183.
- LEMPP, B. 1997. Avaliações qualitativas, químicas, biológicas e anatômicas de lâminas de *Panicum maximum* Jacq. cv Aruana e Vencedor. Tese (Doutorado). Jaboticabal. Unesp. 148p.
- MATTHEW,C., LEMAIER, G. SACKVILLE HAMILTON, N.R.; HERNÁNDEZ GARRAY, A. 1995. A modified self-thinning equation do describe size/density relationships for defoliated swards. *Annals of Botany*, 76:579-587.
- MERTENS, D.R. 1994Regulation of forage intake. In: FAHEY JR et al. Forage quality, evaluation and utilization. Madison: ASA, CSSA, SSSA, p. 450-493.
- MOZZER, O.L. 1993. *Capim-elefante – curso de Pecuária Leiteira*. Coronel Pacheco: EMBRAPA/CNPGL. 2 ed. (Documento nº 43).
- NABINGER, C. 1997. Eficiência de uso de pastagens: disponibilidade e perdas de forragem. In: In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 14 Piracicaba, *Anais...* Piracicaba: ESALQ, p. 231-251.
- NABINGER, C. MEDEIROS, R.B. 1995. Produção de sementes em *Panicum maximum* Jacq. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM,12 Piracicaba, *Anais...* Piracicaba: ESALQ, p. 59-121

- OLIVEIRA, M.A., PEREIRA, O.G., MARTINEZ, C.A.Y., GARCIA, R., GOMIDE, J.A., CECON, P.R. 2000. Características morfogênicas e estruturais do capim-bermuda “Tifton85” (*Cynodon spp.*) em diferentes idades de rebrota. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 29(6):1939-1948.
- PACIULLO, D.S.C. 2000. Características anatômicas e nutricionais de lâminas coliares e Colmos de gramíneas forrageiras, em função do nível de inserção no perfilho, da idade e da estação de crescimento. Tese (Doutorado em Zootecnia). Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 104p.
- PARSONS, A.J., LEAFE, E.L., COLLET, B., STILES, W. 1983. The physiology of grass production under grazing. 1. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously grazed swards. *Journal Applied Ecology* 20:117-136.
- PEARSE, P.J., WILIAN, D. 1984. Effects of applied nitrogen on grass leaf initiation, development and death in field swards. *Journal agriculture Science*, 103(2):405-413.
- PENATI, M.A.; CORSI, M.; MARTHA JR., G.B.; SANTOS, P.M. Manejo de plantas forrageiras no pastejo rotacionado. Simpósio goiano sobre produção de bovinos de corte. 1999. Anais.... CBNA, 1999.p. 123-144.
- PINTO, J.C., GOMIDE, J.A., MAESTRI, M. 1994. Crescimento de folhas de gramíneas forrageiras tropicais, cultivadas em vasos, com duas doses de nitrogênio. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 23(3):327-332.
- POPPI, D.P.; HUGHES, T.P.; L’HUILIER, P.J. 1987. Intake os pasture by grazing ruminants. In: *Livestock Feeding on Pasture*. New Zealand Society of Animal Production. p. 55-63.

- QUEIROZ, D.S. 1997. Características anatômicas, químicas e digestibilidade *in vitro* de três gramíneas forrageiras. Viçosa. Tese (Doutorado em Zootecnia). Universidade Federal de Viçosa, 90p.
- RODELLA, R.A. ISHIY, C.M; MAIMONI, R.C.S. 1982. Estudo quantitativo de características anatômicas de folhas de duas espécies de *Brachiaria*. *Revista Agraciência* 2(2):21-30.
- RODELLA, R.A. AYOUB; MAIMONI, R.C.S. 1984. Estudo quantitativo de características anatômicas de folha de *Panicum maximum* e *Panicum coloratum*. *Revista Agricultura* 59(2):163-174
- SANTOS, E.A., da SILVA, D.S., QUEIROZ FILHO, J.L. 2001. Perfilamento e algumas características do capim-elefante cv. Roxo sob quatro alturas de corte em duas épocas do ano. *Revista Brasileira de Zootecnia* 30(1):24-30.
- SKINNER, R.H., NELSON, C.J. 1994. Role of leaf appearance rate and coleoptile tiller in regulating tiller production. *Crop Science* 34(1):71-75.
- STOBBS, T. H. 1975. The effect of plant structure on the intake of tropical pasture. 1. Variation in the bite size of grazing cattle. *Aust. J. Agric. Res.*, 24: p. 809-819
- WARD, V.Y. BLASER, R.E. 1961. Carbohydrates feed reserves and leaf. *Crop Science*, 1:366-370.
- WILHELM, W.W, McMASTER, G.S. 1995. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science*, 35(1):1-3.
- WILHELM, W.W., NELSON, C.J. 1978. Leaf growth, leaf aging, and photosynthetic rate of tall fescue genotypes. *Crop Science*, 18(5):769-772.

WILSON, J.R. 1973. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. II Anatomy. *Australian Journal Agriculture Research* 47:199-225.

WILSON, J.R., MERTENS, D.R. 1995. Cell wall accessibility and cell structure limitations to microbial digestion of forage. *Crop Science* 35:251-259.