

Ecofisiologia de plantas forrageiras

O funcionamento do Ecosistema Pastagem é caracterizado por fluxos de energia (radiação, calor) e de massa (CO_2 , H_2O , N, minerais) entre as plantas de uma população, o solo e a atmosfera (Lemaire, 2001), representados pelos diferentes processos fisiológicos de captação de energia e nutrientes. Esses fluxos são influenciados pelas características estruturais da população de plantas em termos de tamanho e distribuição espacial das superfícies de troca, como área foliar e distribuição radicular. Por outro lado, a interação entre plantas e seu ambiente externo é regulada por fatores fisiológicos, como a difusão estomática de CO_2 e água, fotossíntese e respiração, absorção do nitrato ou fixação de nitrogênio (Taiz & Zeiger, 2004).

É importante considerar que o tamanho dos diferentes órgãos de captura de recursos ou dos órgãos de reserva determina a capacidade de troca com o sistema e varia consideravelmente de acordo com o desenvolvimento da população e também com o pastejo. As alterações estruturais na população de plantas são consequências de modificações nos padrões de alocação de assimilados dentro de plantas individuais e entre seus diferentes órgãos, como folhas, colmos, perfilhos e raízes, que são afetados pela ontogenia das plantas ou por variáveis de ambiente.

Como esse ecossistema possui elevado grau de complexidade envolvendo a dinâmica de plantas individuais e da população de plantas, existe certa dificuldade na descrição da estrutura de plantas individuais, como tamanho, altura, relação folha/colmo, relação parte aérea/raízes etc. Mesmo em pastos monoespecíficos, a distribuição desses componentes estruturais não pode ser considerada normal, e sim assimétrica. Em populações de plantas pluriespecíficas, a dinâmica da estrutura é resultado tanto de variações demográficas na

população de perfilhos (aparecimento e morte) quanto de alterações na estrutura de cada espécie (morfologia) em resposta a interferências sobre o equilíbrio da comunidade de plantas (Lemaire, 2001).

Dessa forma, o conceito de ecofisiologia envolve o conhecimento dos mecanismos de competição entre plantas individuais dentro da comunidade e de suas consequências sobre a dinâmica estrutural. Envolve, também, conhecimento dos mecanismos morfogenéticos adaptativos das plantas à desfolhação (corte ou pastejo) e de suas consequências sobre a morfologia e estrutura do dossel, premissa básica para o entendimento da dinâmica da vegetação em uma comunidade de plantas em pastagens.

Fatores de crescimento e a produção de forragem

Luz

Comunidades vegetais constituem uma fonte incomensurável de energia caracterizada pelo elevado potencial de produção de biomassa renovável. Nesse processo, a energia luminosa incidente é captada e transformada em energia química (tecidos vegetais) por meio da fotossíntese. Durante o processo de assimilação do C, ocorrem processos fotoquímicos, controlados pela luz, processos enzimáticos, não dependentes da radiação solar, e processos de difusão, caracterizados pelas trocas de CO₂ e O₂ entre o cloroplasto e a atmosfera (Larcher, 2000).

Para que a energia luminosa possa ser utilizada pelas plantas, é necessário que ela seja absorvida. As plantas absorvem radiação cujo comprimento de onda encontra-se entre 380 e 750 nanômetros, amplitude essa conhecida como espectro luminoso, também é perceptível pela visão humana. A clorofila é o pigmento que torna as folhas verdes e é responsável pela absorção de luz, principalmente nos comprimentos de onda azul, violeta e vermelho. Por refletir a luz verde, possui coloração verde.

Parte do C assimilado pelas plantas é utilizada para produção de energia de manutenção dos tecidos existentes (respiração de manutenção). O restante é destinado à síntese de novos tecidos (respiração de crescimento). O carbono que não é perdido durante os processos respiratórios das plantas é armazenado na forma de

carboidratos não estruturais, principalmente amido nas plantas forrageiras tropicais, os quais são utilizados para a manutenção e sobrevivência das plantas em situações de estresse como desfolhações severas, período seco prolongado e desenvolvimento reprodutivo (florescimento).

A energia produzida pela respiração de manutenção é utilizada principalmente para o metabolismo protéico, manutenção de gradientes eletroquímicos, integridade da membrana celular e transporte ativo de íons. A taxa de respiração de manutenção é proporcional à massa protéica das plantas e possui relação direta com a temperatura do meio. A energia utilizada para a respiração de crescimento depende da natureza bioquímica dos componentes sintetizados, sendo proporcional ao conteúdo de C nos mesmos. Dessa forma, a assimilação líquida de C representa a quantidade desse elemento que pode ser utilizada para a formação de novos tecidos, podendo alcançar de 50 a 60% da fotossíntese bruta do dossel (Robson, 1973¹ apud Lemaire, 1997).

A assimilação de CO₂ e as perdas que ocorrem por meio da respiração são altamente dependentes do suprimento de água e N. As respostas da fotossíntese ao suprimento desses nutrientes estão relacionadas à atividade fotossintética das folhas e à distribuição espacial da área foliar das plantas. Esta, por sua vez, resulta do balanço entre os processos de crescimento e senescência/decomposição de tecidos (Gastal & Durand, 2000), altamente influenciados por práticas agronômicas de manejo da pastagem.

IAF e fotossíntese

A taxa de crescimento de comunidades de plantas forrageiras é uma função de seu IAF e da eficiência fotossintética das folhas. Em geral, aumenta ao longo do período de rebrotação como consequência do aumento do IAF do dossel, resultando em maior interceptação da luz incidente (Figura 10).

¹ Robson, M.J. The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. 2)- Carbon assimilation and respiration in a seedling swards. *Annals of Botany*, v.37, p.501-508, 1973.

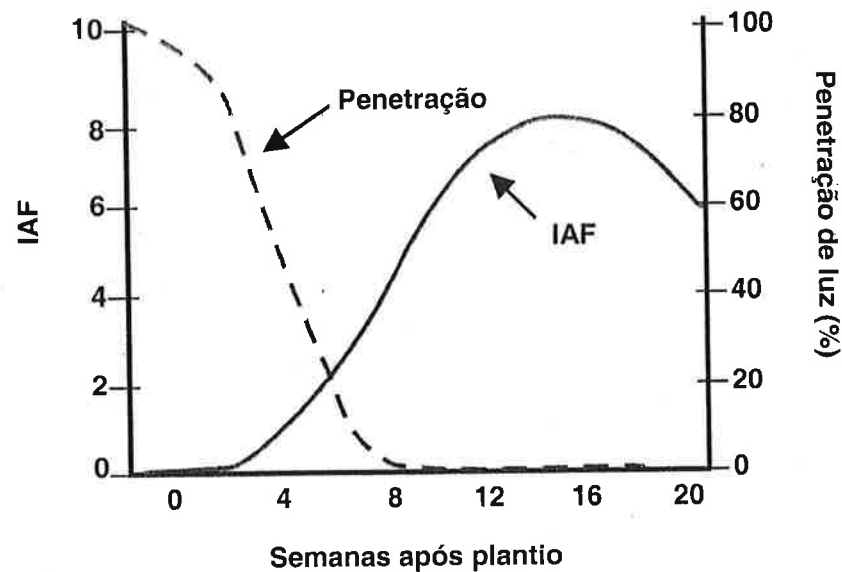


Figura 10 - Relação entre índice de área foliar e penetração de luz no dossel (Brown, 1984 *apud* Da Silva & Pedreira, 1997).

A quantidade de C fixada pelo dossel forrageiro por unidade de tempo depende diretamente da qualidade da radiação fotossinteticamente ativa absorvida (RFA_a) pelas folhas verdes. A eficiência de absorção é determinada por características estruturais como IAF, ângulo foliar e propriedades óticas das folhas, como transmitância e refletância dos comprimentos de onda visíveis da luz incidente (Lemaire & Chapman, 1996).

O modelo proposto por Monsi & Saeki (1953)² *apud* Lemaire (1997) explica a relação entre a eficiência média diária de absorção da radiação (E_a) e o IAF do pasto:

$$E_a = K_1 (1 - e^{-K_2 IAF})$$

² Monsi, M.; Saeki, T. Über den Lichtfaktor in den Planengesellschaften und seiner Bedeutung für die Stoff production. *Japanese Journal of Botany*, v.14, p.22-52, 1953.

O valor do coeficiente K_1 é determinado pelas propriedades óticas da folha e é igual a 0,95 para muitas espécies (Varlet-Grancher et al., 1989³ *apud* Sbrissia & Da Silva, 2001). K_2 é o coeficiente de extinção luminosa e é dependente do arranjo (orientação) espacial das folhas no dossel. Valores próximos de zero indicam uma orientação horizontal da forragem (leguminosas) e valores próximos a 1 uma orientação vertical (gramíneas). A equação permite a determinação de um valor de IAF ótimo onde aproximadamente 95% de toda a radiação incidente seriam interceptados pelo dossel forrageiro.

Folhas individuais apresentam grande variação em sua capacidade fotossintética, que é determinada por vários fatores como quantidade de radiação solar incidente, temperatura, suprimento de água e nutrientes e, principalmente, seu estágio de desenvolvimento. O ambiente em que as folhas se desenvolvem também afeta sua eficiência fotossintética. Folhas crescendo sob condições de baixa disponibilidade de luz em pastos densos possuem menor eficiência fotossintética quando emergem no topo do dossel que folhas formadas sob condições de alta disponibilidade de luz logo após desfolhação, no início do processo de rebrotação (Lemaire, 1997).

Com relação ao tipo de folha, as completamente expandidas (lígula visível) fazem fotossíntese com intensidade máxima e os assimilados por elas produzidos servem não apenas para sua própria manutenção, mas também para atender às necessidades do meristema apical, sistema radicular e folhas em expansão. Por outro lado, folhas cujas lâminas estão parcialmente expostas e a lígula ainda não se encontra visível são chamadas de folhas em expansão, e não disponibilizam assimilados para outras partes do perfilho, utilizando-os para seu próprio desenvolvimento. Por essa razão, são denominadas folhas-dreno (Pedreira et al., 2001). De maneira geral, as folhas em expansão respondem por 38% da fotossíntese do dossel, sendo as folhas jovens completamente expandidas responsáveis por aproximadamente 40%, as folhas velhas 18% e as bainhas 4% (Parsons et al., 1983a).

Espécies de hábito de crescimento prostrado são, geralmente, capazes de manter maior eficiência de absorção da RFA que espécies

³ Varlet-Grancher, C.; Gosse, G.; Chartier, M.; Sinoquet, H.; Bonhomme, R.; Allirand, J.M. Mise au point: rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert vegetal. *Agronomie*, v.9, p.419-439, 1989.

eretas e cespitosas, quando submetidas a desfolhações severas e frequentes, uma vez que, para um mesmo valor de IAF, a distribuição de sua área foliar favorece maior interceptação da luz incidente. No entanto, as plantas possuem o que se chama de plasticidade fenotípica, que permite alterações em sua forma (morfologia) e função (partição de assimilados) de maneira a assegurar adaptação ao processo de pastejo, resultando, em longo prazo, na recuperação de sua capacidade de absorção da luz. Nesse caso, o suprimento de C depende unicamente da dinâmica de expansão foliar.

As práticas de manejo adotadas determinam uma resposta estrutural e morfológica da planta e condicionam estratégias de resistência das espécies à desfolhação e ao uso da luz disponível no ambiente. Alterações na arquitetura da planta e do dossel, provocadas pela desfolhação ou competição por luz, podem resultar em modificações no desenvolvimento, crescimento e morfogênese das plantas forrageiras que, por sua vez, resultam nos padrões de produção de forragem e desempenho animal.

Uso e partição dos fotoassimilados

Cerca de 90% do peso seco das plantas é constituído por compostos oriundos da fixação do CO₂ atmosférico e sua transformação em carboidratos solúveis. Esses são utilizados como fonte de energia nos processos de síntese de tecidos, sendo distribuídos às diversas partes da planta (Zelitch, 1982⁴ apud Pedreira et al., 2001).

Estudos realizados com muitas espécies de plantas de fisiologia C₃ e C₄ revelaram que o crescimento radicular é paralisado quando 50% ou mais da área foliar são removidos. A prioridade de alocação de assimilados para a parte aérea pode ser considerada uma resposta adaptativa da planta à desfolhação, permitindo restauração rápida do IAF para captura de luz e fixação de C para o crescimento (Richards, 1993).

O conhecimento da distribuição de C na parte aérea e raízes para formação de novas folhas ou tecido radicular é fundamental para a compreensão não apenas do mecanismo que controla a quantidade

⁴ Zelitch, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. *BioScience*, v.32, p.796-802, 1982.

de C que pode ser assimilada, mas também porque o fluxo de C suporta o crescimento de raízes e a absorção de água e nutrientes minerais do solo (Hopkins, 1995). Esses são aspectos determinantes da produtividade de forragem e pressuposto básico para a utilização das pastagens.

A distribuição de carboidratos nas plantas depende de padrões definidos como força e proximidade dos drenos. A importância dos drenos é modificada ao longo do ciclo de vida das plantas e de acordo com a distribuição espacial e função fisiológica dos tecidos em crescimento. Durante a fase vegetativa, os meristemas apicais e radiculares são mais importantes, mas durante a fase reprodutiva as sementes se tornam os drenos preferenciais (Hopkins, 1995). A partição do C assimilado depende de uma série de fatores fisiológicos, genéticos e de meio ambiente que, em alguns casos, podem ser manipulados para aumentar a produtividade do pasto (Pedreira et al., 2001).

Temperatura

A temperatura constitui importante fator abiótico determinante da distribuição, adaptabilidade e produtividade das plantas. As vias e processos metabólicos são controlados por enzimas, que têm sua ação catalisada pela temperatura, indicando que as taxas de crescimento e acúmulo de matéria seca, além de diversos outros processos associados, variam com a temperatura. Esse fato explica também porque a adaptabilidade das plantas a altas temperaturas pode ser medida em função de sua capacidade em manter estável sua taxa de fotossíntese líquida (FL) quando submetidas a temperaturas supra-ótimas ou acima do ótimo requerido para FL máxima (Larcher, 2000).

Sob altas temperaturas, as plantas forrageiras apresentam tecidos com maior proporção de parede celular e, conseqüentemente, menor digestibilidade tanto da folha quanto do colmo (Wilson et al., 1976). A redução em digestibilidade com o aumento da temperatura pode ocorrer devido a um aumento no processo de alongamento de colmos (Wilson, 1982; Silva et al., 1987), além de aumento do processo de espessamento e lignificação da parede celular (Van Soest, 1994). Dessa forma, a temperatura constitui o principal fator de ambiente que influencia a qualidade da forragem produzida.

A temperatura estimula a atividade específica de meristemas ou pontos de crescimento por meio de seu efeito coordenado tanto sobre os processos de divisão como de expansão celular. Dessa maneira, quando submetidas a temperaturas crescentes, as plantas forrageiras respondem aumentando suas taxas de aparecimento (TApF) e de alongamento de folhas (TAIF) e, no caso de gramíneas tropicais, alongamento de colmos. Contudo, como a TApF varia de forma linear com a temperatura e a TAIF de forma assintótica, o tamanho final da folha aumenta rapidamente com o aumento da temperatura até alcançar a estabilização ou um leve declínio em altas temperaturas (Gastal et al., 1992). Apesar de a temperatura estimular os processos de divisão e expansão celular, esse efeito varia com a espécie e o hábito de crescimento das plantas. Adicionalmente, ocorre uma interação entre intensidade luminosa e temperatura, de forma que uma alta intensidade luminosa associada a temperaturas mais baixas resulta em menor proporção de folhas na massa de forragem. Já uma baixa intensidade luminosa associada a temperaturas elevadas resulta em maior proporção de folhas.

A senescência de folhas é acelerada pela temperatura de forma semelhante à TApF, de modo que a duração de vida da folha (DVF) permanece relativamente constante, quando expressa em tempo térmico (graus-dia), uma vez que a longevidade de folhas é determinada geneticamente.

O crescimento é, em geral, mais sensível às temperaturas baixas do que à fotossíntese, fato este que pode permitir o acúmulo de fotoassimilados em órgãos de reserva, quando o crescimento é reduzido até uma temperatura crítica mínima, abaixo da qual a fotossíntese também seria drasticamente reduzida. A respiração também é bastante afetada pela temperatura, podendo, em condições de altas temperaturas, restringir o acúmulo de reservas, as taxas de crescimento, o acúmulo de forragem e a própria sobrevivência da planta forrageira (Pedreira et al., 1998).

Para as espécies forrageiras de clima temperado, a temperatura ótima de crescimento situa-se ao redor de 20°C. Por outro lado, as espécies de clima tropical produzem pouco quando expostas a temperaturas de 15 a 17°C, atingindo a máxima taxa de crescimento com temperaturas ao redor de 30°C para as leguminosas e 35 a 40°C para as gramíneas (Whiteman, 1980). A temperatura "ótima" depende do estágio de desenvolvimento das plantas, sendo mais baixa para

desenvolvimento vegetativo do que reprodutivo. Depende também da parte da planta considerada. A temperatura "ótima" para o desenvolvimento do sistema radicular é mais baixa que aquela para o desenvolvimento da parte aérea (Pedreira et al., 1998).

A baixa capacidade de aclimação das gramíneas tropicais em determinadas áreas pode ser devida à sua incapacidade de produzir novas folhas sob condições de baixas temperaturas. Na verdade, o potencial de produção mais elevado apresentado pelas espécies C₄ em latitudes baixas é praticamente eliminado, quando cultivadas entre os paralelos 40 e 50° (Rodrigues & Rodrigues, 1987).

Água

Dos muitos tipos de moléculas que circulam e estão contidas dentro das células dos organismos vivos, seguramente a da água é a mais comum. A água se move de uma região onde o potencial hídrico é maior para uma região onde o potencial hídrico é menor. É, por essa razão, que a água passa da solução do solo para o interior das plantas e destas para a atmosfera. O transporte de água e minerais em longas distâncias nas plantas ocorre no interior de vasos condutores chamados xilema, que se estendem da raiz às folhas. Através das células da raiz, a água ganha o interior dos vasos condutores e chega até as folhas, de onde saem em direção à atmosfera sob a forma de vapor d'água. Quando os estômatos estão abertos, o vapor d'água se difunde, a partir da superfície das células do mesofilo, para os espaços intercelulares e destes para a atmosfera, em um processo denominado transpiração (Raven et al., 2001). Nas plantas, aproximadamente 99% da água absorvida pelas raízes são liberados de volta para a atmosfera na forma de vapor d'água. Essa perda de água pelas plantas pode acontecer em qualquer parte do organismo vegetal acima do solo. No entanto, as folhas são os principais órgãos de transpiração.

A quantidade de água que é absorvida e transpirada pelas plantas é função da quantidade de energia solar interceptada. Assim como para os nutrientes minerais, a competição por água dentro de uma 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 e evitar superaquecimento, degeneração e dessecação dos tecidos vegetais. Assim, em algumas circunstâncias, as plantas podem se beneficiar do sombreamento promovido por plantas vizinhas, diminuindo sua demanda por água. Porém, tal efeito positivo não pode ser mantido após a água do solo ter sido exaurida.

Os eventos-chave no transporte de água são a abertura e o fechamento dos estômatos. A transpiração estomática envolve dois passos. Num primeiro, ocorre a evaporação da água das superfícies das paredes celulares adjacentes aos espaços intercelulares (espaços aeríferos) da folha e, em um segundo, o vapor d'água resultante passa para a atmosfera via estômatos. O número de estômatos pode ser grande, principalmente na superfície ventral da folha. Apesar de os estômatos representarem apenas cerca de 1% da superfície das folhas, são responsáveis por mais de 90% de toda a água perdida via transpiração. O fechamento dos estômatos contribui notadamente para reduzir as perdas de água em situações nas quais sua disponibilidade é limitada e, ou o processo de evapotranspiração é muito elevado.

Por outro lado, o transporte dos fotoassimilados é feito no interior de vasos condutores chamados floema. Os açúcares são sempre transportados dos sítios-fonte para os sítios-dreno, isto é, das regiões de produção, como as folhas fotossintetizantes, para as regiões de metabolismo ou armazenamento, como os meristemas apicais e raízes. Nos sítios-fonte, a entrada dos fotoassimilados no interior do floema necessita de água, pois ocorre via osmose, sendo o transporte feito ao longo de um gradiente de pressão de turgidez da fonte para o dreno.

Por que as plantas perdem quantidades tão grandes de água na transpiração? Essa questão pode ser respondida considerando-se os requisitos para a principal função da folha, a fotossíntese, fonte de todo o "alimento" para a planta. A energia necessária vem da luz solar. Contudo, para obter fotossíntese máxima, a planta deve expor o máximo de sua superfície ao sol, criando, com isso, uma grande superfície de transpiração. Porém, a luz solar é apenas um dos requisitos para a fotossíntese, pois os cloroplastos também precisam de CO₂, que se encontra facilmente disponível para a planta na atmosfera. Entretanto, para que ocorra entrada de CO₂ no interior da célula vegetal (processo que se dá por difusão), o gás deve estar em solução, pois a membrana plasmática é praticamente impermeável à

sua forma gasosa. Sendo assim, o gás deve entrar em contato com a superfície celular úmida. Toda vez que a água é exposta a uma camada de ar insaturada de umidade, ocorre evaporação. Em outras palavras, a captação de CO₂ para o processo de fotossíntese e a perda de água pela transpiração estão ligados de forma complexa na vida de uma planta.

A transpiração, às vezes chamada de "mal inevitável", pode ser extremamente danosa para uma planta. A transpiração excessiva (perda de água excedendo a absorção) retarda o crescimento de muitas plantas e causa a morte de muitas outras por desidratação. Apesar de sua longa história evolutiva, as plantas não desenvolveram uma estrutura que seja ao mesmo tempo favorável à entrada do CO₂ e desfavorável à perda de água. No entanto, várias adaptações especiais minimizam a perda de água, enquanto otimizam a captação de CO₂.

A umidade do solo pode afetar a qualidade da forragem produzida. Entretanto, os mecanismos segundo os quais isso ocorre não estão ainda bem esclarecidos. Sob condições de baixa umidade no solo, a digestibilidade da forragem produzida não sofre redução alguma e, em alguns casos, até aumenta. O retardamento do envelhecimento de folhas jovens e o menor desenvolvimento dos colmos nas gramíneas tropicais são os principais responsáveis pela melhoria na digestibilidade da forragem produzida sob condições de déficit hídrico (Wilson, 1982).

Os resultados de Garwood & Williams (1967a,b)⁵ apud Lemaire (1996) demonstraram que, quando a camada superior do solo encontra-se seca, o crescimento de gramíneas pode ser impedido pela redução da absorção de N, P e K, enquanto que o consumo de água pela comunidade de plantas é mantido no seu nível ótimo através da absorção de água, a partir de camadas mais profundas do solo. Assim, em condições de seca, o crescimento de plantas que têm sistema

⁵GARWOOD E.A. and WILLIAMS T.E. (1967a) Soil water use and growth of a grass sward. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 68, 281-292.

GARWOOD E.A. and WILLIAMS T.E. (1967b) Growth, water use and nutrient uptake from the subsoil by grass swards. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 69, 125-130.

radicular profundo pode ser reduzido por meio da deficiência induzida de N, P e K, antes de ocorrer o estresse hídrico, visto que, nas camadas mais profundas do solo, o fluxo de água não é acompanhado pelo mesmo fluxo de nutrientes. Da mesma maneira, uma planta forrageira com sistema radicular menos profundo, porém bem ramificado, pode apresentar comportamento semelhante sob condições de seca, pois seria capaz de explorar mais eficientemente as camadas superiores do solo, fornecendo nutrientes às suas raízes através de um fluxo de massa mínimo (Lemaire et al., 1997).

Em uma situação de recursos escassos (água e nitrogênio), a limitação ao crescimento aéreo constitui uma "economia", que, associada às alterações nos padrões de partição e distribuição de carbono da planta, permite à população realizar melhor exploração dos recursos mais limitantes do meio. A necessidade de água varia entre as espécies e de acordo com as condições climáticas e edáficas do local onde se desenvolvem. Radiação solar, temperatura, umidade relativa do ar e velocidade do vento são fatores que afetam a perda de água pela planta.

Nutrientes

Existe uma série de nutrientes essenciais ao crescimento e desenvolvimento das plantas forrageiras. Esses variam desde macronutrientes como nitrogênio, enxofre, fósforo, potássio, cálcio e magnésio até micronutrientes como o zinco, boro, manganês etc. Sendo essenciais, não existe um mais importante que o outro para o crescimento e produção das plantas, apenas aqueles que são necessários em maiores ou menores quantidades. Fica claro, portanto, a importância do conhecimento da fertilidade do solo, dos requerimentos nutricionais das plantas e das práticas de correção e adubação por meio da utilização de calcário, gesso, fertilizantes fosfatados, potássicos e de micronutrientes. No entanto, uma vez supridas as necessidades básicas de nutrientes, é o nitrogênio que determina a velocidade de crescimento e produção de forragem, razão pela qual atenção será concentrada nesse nutriente. Maiores informações sobre os demais nutrientes podem ser obtidas em referências específicas sobre o assunto (Cantarutti et al., 2002; Cantarutti et al., 2004; Luz et al., 2004; Martha Júnior. et al., 2004; Monteiro, 2004; Cantarutti & Novais, 2005).

As plantas possuem vários mecanismos para maximizar a eficiência de absorção e utilização do nitrogênio. Sistemas complexos de absorção, assimilação e mobilização evitam perdas de N e de energia e são resultados de um processo contínuo de adaptação das plantas a condições de baixo suprimento do nutriente. Embora o N molecular (N_2) corresponda a 78% do ar atmosférico, isso não representa alta disponibilidade do nutriente para as plantas, pois o N_2 molecular, ao contrário de outras moléculas diatômicas como O_2 , NO_2 e CO_2 , não reagem quimicamente sob condições naturais devido à sua baixa reatividade química (Fernandes & Rossiolo, 1995). Esse fato indica a importância do processo de absorção do nitrogênio a partir do solo.

O nitrogênio no solo

O N pode ocorrer no solo na forma orgânica e inorgânica (mineral). As formas minerais mais comumente encontradas são: o nitrato (NO_3^-) e o amônio (NH_4^+), muito embora o nitrito (NO_2^-) possa também ser encontrado em certas condições. A maior parte do N mineral é derivada da matéria orgânica do solo através do processo de mineralização. A matéria orgânica é decomposta ou mineralizada em aminoácidos e a deaminação libera amônia (NH_3) na solução do solo. Esta pode ser rapidamente transformada em NH_4^+ . Em boas condições de aeração, o NO_3^- é a forma predominante no solo. O NH_4^+ pode ser absorvido pelas plantas, absorvido por cadeias superficiais ou húmus, fixado na estrutura cristalina de cadeias minerais, imobilizado, lixiviado ao longo do perfil do solo ou oxidado a NO_3^- pelos microrganismos.

Em ambientes tropicais, com estações secas e úmidas alternadas, há um fluxo de NO_3^- no início da estação chuvosa. Esse fluxo tem sido atribuído tanto a uma rápida degradação da matéria orgânica do solo por microrganismos, principalmente fungos durante sua fase de atividade fisiológica, quanto à migração de NO_3^- para a superfície do solo e sua acumulação durante a seca. O nível de NO_3^- no solo varia de 38 a 229 mg/kg na camada superficial. O NO_3^- pode ser perdido rapidamente nos horizontes superficiais devido à lixiviação em áreas de boa drenagem sujeitas à alta precipitação. Perdas de NO_3^- podem ocorrer também através da desnitrificação em solos de drenagem pobre (Fernandes & Rossiolo, 1995).

Absorção de nitrogênio e distribuição para as plantas

A disponibilidade de N e seus efeitos sobre a dinâmica de crescimento da planta e o fluxo de C dentro do ecossistema pastagem são 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, a percentagem de N crítica para a planta, isto é, a percentagem mínima que a planta necessita para atingir a máxima taxa de crescimento, parece declinar à medida que a planta torna-se maior (Gastal & Durand, 2000):

$$\%N_c = aW^{-b}$$

Onde: $\%N_c$ é a concentração de N crítica para a planta; W é a biomassa aérea (t/ha); 'a' e 'b' são coeficientes. Os valores do coeficiente 'b' não têm sido muito diferentes entre espécies C₃ e C₄. Entretanto, foram observados valores diferentes do coeficiente 'a' para os dois padrões metabólicos, de acordo com suas diferenças em eficiência fotossintética, mas pouca ou nenhuma diferença foi observada entre espécies do mesmo grupo metabólico. Duru et al. (1997) propuseram, para espécies tropicais, os valores de 3,6 e 0,34 para 'a' e 'b', respectivamente.

O declínio na quantidade de N necessária para produzir uma unidade de produção de massa de forragem é consequência de uma maior proporção de material estrutural, à medida que as plantas tornam-se maiores (Lemaire & Gastal, 1997). Esse processo é resultado do decréscimo no conteúdo de N por unidade de área foliar, à medida que as folhas são progressivamente sombreadas pelo desenvolvimento do IAF (Lemaire et al., 1991). Com o desenvolvimento das plantas, maior proporção de folhas é sombreada e uma parte do N dessas folhas é remobilizado e direcionado para folhas em crescimento. Essa redução aparente na exigência de N para expansão de área foliar extra é acompanhada por um investimento suplementar de N nos colmos ou tecidos de suporte para o crescimento de novas folhas no topo do dossel, em horizontes bem iluminados, caracterizando um processo interno de compensação no uso desse nutriente. A quantidade de N acumulada por unidade de área foliar na biomassa aérea (g N/m² de área foliar/m² de área de

solo) permanece constante, e valores ótimos parecem estar próximos a 3 g de N para muitas espécies (Grindlay et al., 1993).

Quando a disponibilidade de N no solo não é suficiente para atender às exigências da planta para a manutenção da concentração interna de N próxima aos seus valores críticos, a taxa de crescimento diminui, proporcionalmente à relação entre a percentagem real de N e aquela crítica para a planta (Lemaire & Gastal, 1997). Essa relação pode ser considerada como indicadora da condição de nutrição nitrogenada de um pasto, podendo ser utilizada para fins de diagnósticos práticos acerca da nutrição nitrogenada das plantas. Essas possuem capacidade de manter a percentagem de N o mais próxima possível de seu ponto crítico, mesmo quando a disponibilidade do nutriente no solo é baixa, conferindo alta capacidade de adaptação a condições de baixa fertilidade e uma vantagem competitiva dentro da comunidade de plantas (Lemaire, 1997).

A regulação da absorção de N pelas plantas, independente da fonte de N, está sob o controle do suprimento de C e do consumo de N pelas vias meristemáticas ou de reservas da planta. Qualquer alteração no suprimento de C, ocasionada pela modificação na intensidade da luz incidente, resulta em alterações mais ou menos proporcionais na absorção de N (Gastal & Saugier, 1989).

Em pastos sob lotação rotativa, plantas individuais são submetidas a grandes variações no suprimento de C, devido à sucessão de períodos de baixa área foliar logo após a desfolhação e períodos de grande área foliar antes do pastejo. Dessa forma, períodos de altas taxas de absorção de N do solo e formação de reservas são alternados com períodos de baixas taxas de absorção e mobilização de reservas orgânicas, o que é ocasionado por variações entre área foliar ótima e os eventos de sombreamento e intensa competição por luz. Essa grande variação no suprimento de C promove uma oscilação correspondente na capacidade de absorção de N de plantas individuais, mesmo quando essas modificações são aparentemente irrelevantes na comunidade de plantas, consequência de uma compensação entre plantas relacionada com sua posição dentro do dossel. Em pastagens desfolhadas frequentemente e mantidas em IAF relativamente constante, normalmente sob condições de lotação contínua, a absorção de N de plantas individuais poderá não ser alterada e a interceptação de luz de cada indivíduo poderá ser mantida constante (Lemaire, 1997).

Estudos têm demonstrado a importância das reservas de N e da dinâmica de remobilização para o crescimento de plantas submetidas à desfolhação. A taxa de crescimento da parte aérea após uma desfolhação severa parece depender diretamente das reservas de N estocadas durante o período de crescimento precedente (Ourry et al., 1994) e não diretamente das reservas de C, como se pensava previamente. Quando as plantas são sombreadas durante o desenvolvimento do dossel, ocorrem dificuldades na restauração das reservas após a desfolhação, devido à baixa capacidade de absorção de N, ocasionada pelo baixo suprimento de C. Como consequência, o crescimento aéreo após um novo corte é diminuído (Lemaire, 1997). Thornton & Millard (1997) demonstraram que desfolhações frequentes não afetam aparentemente a remobilização das reservas de N em função da adaptação morfogenética das gramíneas, que permite a manutenção de uma área foliar adequada para suportar a absorção de N e atender suas necessidades de crescimento. Dessa forma, apenas pequenas quantidades ou até mesmo nenhuma reserva de N deverá ser mobilizada para crescimento.

Diferenças no fluxo de N no ecossistema pastagem podem ser criadas pelo manejo do pastejo. A combinação de severidade e frequência de desfolhação, dentro de um tempo médio de duração de vida da folha de uma determinada espécie constituinte da pastagem, pode promover grandes diferenças na senescência de tecido foliar. A mobilização de N das folhas velhas para folhas jovens e em expansão parece ser um processo normal, relacionado à senescência foliar (Thomas & Stoddart, 1980). Lemaire & Culleton (1989) mostraram que aproximadamente 75% do N foliar foram reciclados na própria planta e apenas 25% foram perdidos, retornando ao solo através da senescência e morte das folhas não consumidas. Quando a senescência de folhas em um pasto aumenta como resultado de desfolhações lenientes (pouco severas) e menos frequentes, uma maior proporção do N contido nas folhas senescentes é remobilizada e utilizada para o crescimento de novas folhas. Nessa condição, o nitrogênio interno da planta representa uma importante fonte desse nutriente, caracterizando uma menor dependência de fontes externas de N como o nitrogênio disponível no solo, deposição de fezes e urina ou aplicação de fertilizantes. Por outro lado, sob condições de desfolhações mais severas e frequentes, o processo de senescência é

reduzido, aumentando a dependência de fontes de N externas à planta (Lemaire, 1997).

De um ponto de vista ecológico, o manejo do pastejo determina a importância relativa das duas vias de recuperação de N, isto é, recuperação interna, via senescência foliar, e externa, via deposição de fezes e urina ou aplicação de fertilizantes. A recuperação interna é sujeita às menores perdas de N no ecossistema pastagem que a externa, que pode levar a perdas por lixiviação e emissões gasosas com efeitos ambientais potencialmente negativos. O retorno do N para o solo pelo animal é feito de forma bastante heterogênea, levando a uma eficiência muito baixa no uso do N e à criação de mosaicos dentro da pastagem, inclusive ocasionando modificações locais dos padrões de desfolhação (Lemaire, 1997; Braz et al., 2003).

Nutrição nitrogenada no crescimento de plantas

Uma fração substancial do N das folhas está associada com as enzimas fotossintéticas. Existe uma elevada correlação, especialmente em plantas C₃, entre taxa fotossintética e aplicação de N. A enzima Rubisco constitui 50% ou mais do total de proteínas solúveis dessas espécies. Em plantas C₄, no entanto, a Rubisco constitui apenas de 10 a 25% das proteínas solúveis e a PEP-carboxilase (fosfo-enol-piruvato carboxilase) outros 10%. Sinclair & Horie (1989) propuseram que a relação entre a taxa fotossintética e o conteúdo de N nas folhas poderia ser expressa como a quantidade de N na folha por unidade de área foliar (g N/m² folha). Os autores observaram uma relação significativa entre taxa de assimilação de CO₂ por unidade de área (mgCO₂/m².s) e a quantidade de N por unidade de área (g N/m²). Esses valores foram utilizados para estimar a taxa de assimilação de CO₂, acúmulo de biomassa e eficiência de utilização da radiação (EUR). Em geral, a EUR aumenta hiperbolicamente, à medida que o conteúdo de N na folha aumenta. A eficiência dessa relação diminui em valores elevados de N foliar, o que pode ajudar a explicar a queda na eficiência da fertilização nitrogenada em plantas quando há um elevado suprimento de N.

A taxa fotossintética diminui com elevadas concentrações de N nas folhas, enquanto o índice de área foliar (IAF) aumenta, caracterizando uma condição de auto-compensação. Há também aumento na resistência estomática das lâminas foliares do dossel, à

medida que aumenta a área foliar, o que leva a uma diminuição na fotossíntese líquida (Fernandes & Rossiello, 1995). Na Figura 11, pode-se observar a resposta da taxa de alongamento foliar e da capacidade fotossintética, à medida que o índice de nutrição nitrogenada é aumentado em uma situação hipotética.

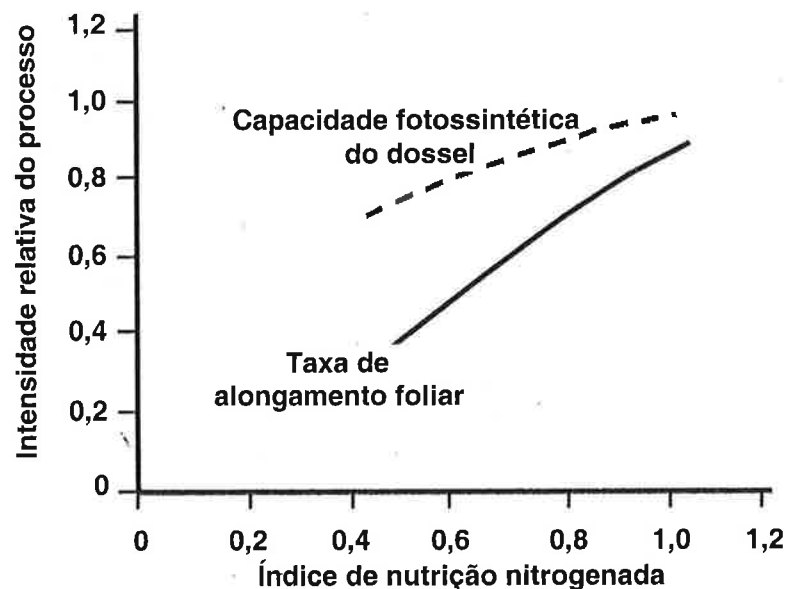


Figura 11 - Comparação entre a disponibilidade de N e a taxa de alongamento foliar e a capacidade fotossintética do dossel. IAF similar para várias taxas de suprimento de N (adaptado de Gastal & Lemaire, 2002).

A adubação nitrogenada afeta o alongamento foliar e a taxa de perfilhamento, apresentando um leve efeito sobre a taxa de aparecimento de folhas. O tamanho final da folha é aumentado com o suprimento de N (Cruz & Boval, 1999). Utilizando doses de 50, 100 e 200 mg/dm³ de N, Garcez Neto et al. (2002) observaram aumento médio na taxa de alongamento de folhas (TAIF) da ordem de 52, 92 e 133% em relação ao tratamento controle com 0 mg/dm³ N.

A utilização de adubação nitrogenada favorece maior capacidade de formação de gemas axilares que, potencialmente, poderão dar origem a novos perfilhos. O perfilhamento é controlado pelo IAF do pasto, sendo que a quantidade de luz que chega às gemas é modificada em condições de elevada área foliar (Nabinger & Medeiros, 1995). O comprimento total ou massa de raízes também é afetado pelo suprimento de nitrogênio.

Ingestão de forragem e desempenho animal

Quando a forragem é a única fonte de alimento, ela deve fornecer o total de energia, proteína, vitaminas e minerais necessários para a produção animal. Segundo Moore (1980), se os níveis de proteína, vitaminas e minerais são adequados, a produção animal será função do consumo de energia digestível (ED), uma vez que é alta a correlação entre o consumo de ED e ganho de peso.

Segundo McMeekan (1956), para a obtenção de uma alta produção animal em pastagens, três condições básicas devem ser atendidas: (a) produção de grande quantidade de forragem de bom valor nutritivo (refere-se à composição química do alimento e sua digestibilidade), (b) colheita de grande proporção dessa forragem pelos animais (consumo), e (c) aumento da eficiência de conversão dos animais, ou seja, deve haver um equilíbrio harmônico entre as três fases do processo de produção: crescimento, utilização e conversão (Hodgson, 1990).

De acordo com Mertens (1994), o desempenho animal é função do consumo de nutrientes digestíveis e metabolizáveis, entretanto cerca de 60 a 90% das variações em desempenho são explicadas pelas variações correspondentes em consumo e apenas 10 a 40% pelas variações correspondentes em digestibilidade. Dessa forma, a importância do consumo de matéria seca como um componente da qualidade da forragem e como determinante da produção animal está bem estabelecida. Várias revisões (Minson, 1990; Burns et al., 1994; Mertens, 1994; Forbes, 1995; Cosgrove, 1997) demonstraram que o consumo diário de matéria seca é a medida mais importante para que se possa fazer inferências a respeito do alimento e da resposta animal.

Em um ambiente de pastagem, as respostas tanto de plantas forrageiras como dos animais em pastejo são condicionadas e determinadas por variações em estrutura e condição do dossel

forrageiro (Hodgson & Da Silva, 2002). Segundo Laca & Lemaire (2000), a estrutura do dossel forrageiro pode ser definida como sendo a distribuição e arranjo espacial dos componentes da parte aérea das plantas dentro de uma comunidade, e várias são as características utilizadas para descrevê-la: altura, densidade populacional de perfilhos, densidade volumétrica ("bulk") da forragem, distribuição da fitomassa por estrato, ângulo foliar, índice de área foliar, relação folha/colmo etc.

Características estruturais determinam o grau de pastejo seletivo exercido pelos animais, assim como a eficiência segundo a qual a forragem é colhida (utilização), determinando a quantidade total de nutrientes ingeridos (Stobbs, 1973a). Após desfolhação seletiva, o animal modifica a composição dos tecidos remanescentes e a competição intra e/ou interespecífica dos constituintes da vegetação, alterando o ambiente do futuro bocado (Carvalho et al., 1999). Dessa forma, variações no processo de pastejo, mediante modificações na estrutura do dossel, podem influenciar de forma relevante o consumo de forragem.

Segundo Hodgson (1990), animais em pastejo respondem mais consistentemente a variações em altura do dossel que em massa de forragem. Nos estudos com plantas forrageiras de clima temperado, as relações envolvendo altura do dossel, consumo de matéria seca e desempenho animal são bem evidentes, demonstrando que aumentos em altura, desde que não haja decréscimo no valor nutritivo da forragem, proporcionam incrementos no consumo individual de matéria seca bem como no desempenho de diferentes categorias animais (Hodgson, 1990). Por outro lado, o trabalho de Stobbs (1973b) sugere que, ao contrário do que acontece em pastagens de clima temperado, em plantas forrageiras tropicais a densidade volumétrica da forragem (quociente entre massa de forragem e sua altura correspondente) parece ser o principal componente da estrutura do dossel a determinar a taxa de consumo e não a altura isoladamente (Hodgson et al., 1994). Contudo, evidências recentes indicam que essa é uma simplificação muito grande de um problema relativamente complexo e está relacionada com o estágio de desenvolvimento das plantas e controle da estrutura do dossel (Da Silva & Carvalho, 2005). O processo de utilização e colheita da forragem pelos animais em pastejo (quantidade e valor nutritivo) é, portanto, função do entendimento de aspectos relativos à interface planta-animal, característica determinante e

condicionadora das relações de causa-efeito entre práticas de manejo do pastejo e desempenho animal.

Aplicação dos conceitos

Eficiência de utilização da radiação e produção de biomassa

Para a maioria das espécies forrageiras é observada uma relação linear entre a biomassa aérea e a quantidade de RFA absorvida durante o período de crescimento, sendo que a eficiência de utilização da radiação (EUR) pode ser calculada e expressa em g de Matéria Seca por MegaJoule de energia luminosa incidente (Lemaire, 1997). A EUR pode ser estimada antes do início da senescência foliar, após a realização de uma desfolhação severa. A quantidade de C fixada por um pasto por unidade de tempo depende diretamente da quantidade de RFA absorvida pela área de folhas verdes (RFA_a). A determinação da RFA incidente e a eficiência de absorção da luz (E_a) permitem a estimação da RFA absorvida diariamente. Em geral, uma regressão linear ajusta os dados, quando a biomassa aérea é comparada com a RFA_a absorvida. A inclinação dessa regressão não representa exatamente a EUR do pasto, pois apenas a biomassa aérea é considerada. Por outro lado, a variação na inclinação da curva pode ser considerada como uma consequência da distribuição de C entre raízes e parte aérea. A EUR é reduzida pela deficiência de N e essa redução é provocada, parcialmente, por um aumento na proporção de C estocado para o crescimento aéreo e pelo efeito direto da deficiência de N sobre a EUR, devido a seu reflexo sobre a fotossíntese do dossel.

Parsons et al. (1988) demonstraram que, quando comparações de pastejo sob lotação contínua ou intermitente são realizadas sob condições de IAF semelhantes, durante um determinado período de tempo, a produção bruta de forragem dos pastos praticamente não varia. A alocação de C para as raízes em pastos sob lotação contínua poderá ser reduzida em situações de desfolhações mais frequentes (altas taxas de lotação) quando comparado com o manejo sob lotação rotativa (Lemaire, 1997).

Reservas orgânicas x IAF

Em pastagens a área foliar do dossel é removida constantemente ou a intervalos regulares, diferentemente das culturas anuais nas quais órgãos específicos (na maioria dos casos o "dreno" principal) são colhidos ao final do ciclo de vida da planta. Em pastagens, devido ao fato de as folhas operarem tanto como "fontes" e como "drenos", a desfolhação resulta em um período onde o crescimento e o acúmulo são limitados pelo suprimento de fotoassimilados, embora a severidade dessa limitação dependa da época do ano, da intensidade e da frequência da desfolhação.

Os responsáveis pela manutenção da sobrevivência dos tecidos remanescentes e da respiração celular logo após o corte ou pastejo são as reservas orgânicas e o IAF remanescente. A área foliar remanescente após a desfolhação é importante porque aumenta o vigor da rebrotação, resultado da produção imediata de carboidratos pela fotossíntese, proporcionando à planta menor tempo de dependência de suas reservas orgânicas para recuperação de sua área foliar. Para gramíneas tropicais, o efeito das reservas é mais importante quando os cortes são mais drásticos, com a consequente redução da área foliar remanescente (Corsi & Nascimento Júnior., 1994). De modo geral, logo que a planta inicia a rebrotação e há aumento do IAF, as reservas não atuam mais como fonte de energia para a rebrotação e passam novamente a ser acumuladas.

O IAF é um atributo estreitamente relacionado com o manejo da pastagem e com a capacidade potencial de rebrotação da planta forrageira. Cabe ressaltar que valores baixos de IAF estão normalmente associados a pastos com massa de forragem mais baixa, enquanto que valores altos a pastos com maior massa de forragem. Para cada espécie forrageira e condições de crescimento existe um IAF que promove um nível ótimo de crescimento, pois este possibilita uma máxima interceptação da luz e uma melhor taxa de fotossíntese.

Para Brougham (1956,1957), logo após a desfolhação, metabólitos para a produção de novos perfilhos e estrutura de raízes são originados da própria fotossíntese ou das reservas metabólicas acumuladas nas raízes e pontos de crescimento durante períodos anteriores a rebrotação. Se a área foliar remanescente é pequena ou de baixa eficiência fotossintética, as reservas orgânicas serão mais

necessárias. Quando a desfolhação é frequente e intensa, os níveis de reservas orgânicas diminuem na planta e a rebrotação será mais lenta.

Quando a pastagem é utilizada sob lotação contínua e alta intensidade e frequência de desfolhação (altas taxas de lotação), não há tempo para o restabelecimento de um nível mínimo de reservas pela fotossíntese, as plantas desfolhadas se debilitam e acabam por desaparecer, cedendo lugar às espécies indesejáveis (Dias-Filho, 2005), marcando o início do processo de degradação das pastagens.

Acúmulo líquido de forragem e senescência

Em pastos sob lotação rotativa, durante o período de ausência de pastejo (rebrotação), a taxa de acúmulo de C nos tecidos acima do solo pode ser considerada como o balanço entre a produção bruta de tecidos foliares e a taxa de senescência e morte de folhas. Logo após uma desfolhação severa, no início do período de rebrotação, existem muito poucas ou praticamente nenhuma folha morta, até que o tempo máximo de vida da primeira folha surgida após o corte ou pastejo seja alcançado. Durante esse período, a taxa de acúmulo de biomassa aérea é igual à produção bruta de forragem. A primeira folha a morrer é aquela produzida no início do período de rebrotação. Essas folhas são, em geral, menores que aquelas produzidas posteriormente, de forma que a taxa de senescência foliar, em termos de fluxo de massa, representa inicialmente a taxa de produção de novos tecidos (Robson et al., 1988). Essa diferença desaparece gradualmente quando o tamanho das folhas subsequentes torna-se constante. Após o período correspondente à duração de vida da folha, a produção líquida de tecido foliar declina, podendo chegar a zero quando a senescência se iguala ao crescimento. Nesse ponto, o número de folhas vivas por perfilho permanece relativamente constante, o IAF corresponde ao valor ótimo e a taxa média de acúmulo de forragem é máxima (Lemaire, 1997).

O processo de senescência é iniciado no ápice da folha, que é a parte mais velha (maturação basipétala), e se estende para a base, sendo o amarelecimento progressivo e eventualmente o escurecimento e desidratação da lâmina foliar os primeiros sinais visíveis. Nos estádios iniciais desse processo, parte dos constituintes celulares é mobilizada e redistribuída, mas a maioria é utilizada na respiração do próprio órgão senescente (Hodgson, 1990). A senescência de folhas

ou de perfilhos parece ser mais dependente da síntese do que da destruição de proteínas nos tecidos, sendo a síntese dependente de citocininas. Fatores como sombreamento, estresse hídrico, danos ao sistema radicular, provocados por pragas ou doenças ou pastejo intenso e insuficiência de nutrientes podem contribuir para acelerar a taxa de senescência (Cavalcante, 2001).

Outro fator extrínseco à planta que parece afetar a taxa de senescência foliar é o manejo. Parsons et al. (1983b), avaliando pastos de azevém perene, submetidos a diferentes pressões de pastejo, observaram maior taxa de senescência foliar nos tratamentos sob pastejo leve. Grant et al. (1983), em estudos com azevém perene mantido nas alturas de 2; 3; 4; 5 e 6 cm, verificaram resposta linear da taxa de senescência foliar à altura em que o dossel forrageiro era mantido. Plantas forrageiras tropicais seguem o mesmo padrão de comportamento, como demonstrado por Carnevalli (2003) e Barbosa (2004), para os capins mombaça e tanzânia sob pastejo rotativo, e Pinto (2000) e Sbrissia (2004), para cultivares de *Cynodon* e capim-marandu sob lotação contínua.

Ingestão de forragem por animais em pastejo

As teorias que explicam o controle do consumo voluntário dos ruminantes admitem ser esse mecanismo um produto da ação integrada ou isolada de fatores físicos (saciedade física) e fisiológicos (saciedade química). A demanda energética do animal define o consumo de dietas de alta densidade calórica, ao passo que a capacidade física do trato gastrointestinal determina o consumo de dietas de baixo valor nutritivo e baixa densidade energética (Van Soest, 1994). A fibra insolúvel em detergente neutro (FDN) pode ser utilizada para caracterizar na dieta a expressão desses dois mecanismos de controle do consumo em uma mesma escala, por estar relacionada diretamente com o efeito de enchimento do rúmen e inversamente com a concentração energética da dieta (Mertens, 1994). Segundo Forbes (1993), os ruminantes são, em geral, capazes de controlar seu consumo energético de maneira semelhante aos animais de estômago simples, desde que a densidade de nutrientes na dieta seja suficientemente alta para que as restrições físicas não interfiram.

No entanto, esses mecanismos são válidos apenas quando o alimento, no caso, a forragem, já se encontra no interior do trato

digestivo ou o animal não precisa “trabalhar” para colher o alimento, o que não ocorre com animais em pastejo. Em condições de pastagem, o animal depara-se com o desafio de se alimentar em um ambiente altamente heterogêneo, com enorme variabilidade espaço-temporal na oferta e na demanda de nutrientes. Nessas condições o animal, para atender a sua demanda nutricional, necessita procurar e manipular a forragem a ser ingerida, dispendo, para isso, de tempo limitado (Carvalho et al., 1999).

Poppi et al. (1987) descreveram a ingestão de forragem como sendo regida por fatores nutricionais e não-nutricionais. Os fatores não-nutricionais seriam aqueles relacionados com o comportamento ingestivo dos animais em pastejo e os fatores nutricionais aqueles relacionados com aspectos inerentes à digestibilidade, à composição química da forragem e aos fatores metabólicos (Figura 12). Esses fatores são também conhecidos por comportamentais e não-comportamentais, respectivamente (Hodgson, 1990).

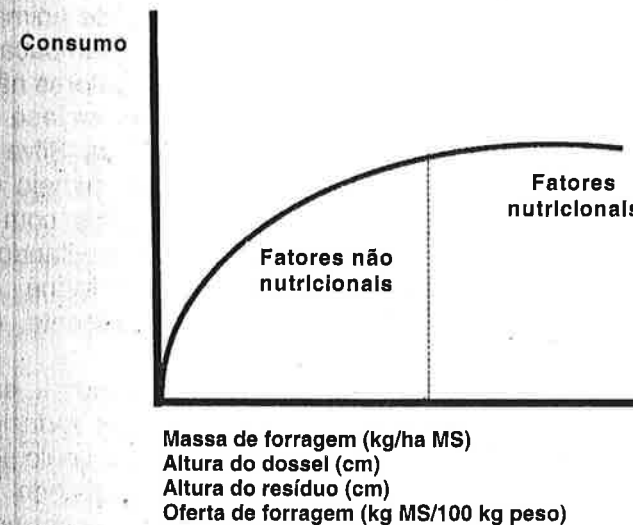


Figura 12 - Relação funcional entre abundância de forragem e consumo de forragem de animais em pastejo (Poppi et al., 1987).

De forma geral, o consumo de forragem por animais em pastejo apresenta comportamento assintótico, caracterizado por uma curva onde podem ser identificadas duas porções bem distintas. Na fase inicial ascendente, a habilidade do animal em colher a forragem (fatores não-nutricionais ou comportamentais) parece ser o fator mais importante, restringindo consumo. Esses fatores são influenciados pela estrutura do dossel forrageiro e pelo comportamento ingestivo dos animais em pastejo, que inclui a seleção da dieta, o tempo de pastejo, o tamanho do bocado e a taxa de bocados. Nessa porção da curva, o consumo é muito sensível a mudanças em massa de forragem, de forma que qualquer erro no dimensionamento da oferta de forragem pode resultar em grande impacto no desempenho animal. Já na fase assintótica, ou platô da curva, fatores nutricionais, como a digestibilidade, o tempo de retenção do bolo alimentar no rúmen e a concentração de produtos metabólicos, parecem ser importantes reguladores da ingestão de forragem (Poppi et al., 1987). Essa divisão em fases, contudo, não deve ser considerada de forma estrita, uma vez que informações acerca do comportamento ingestivo de animais em pastagens de azevém anual, capim-marandu, capim-mombaça e capim-tanzânia apontam para participação significativa de fatores não-nutricionais na regulação do consumo de forragem também na fase de platô da curva (Carvalho, 1997; Carvalho et al. 2001; Da Silva & Carvalho, 2005), sugerindo a importância de práticas de manejo do pastejo que levem em consideração aspectos relacionados com o controle e com o monitoramento da estrutura do dossel - facilitando a coleta de nutrientes digestíveis pelo bocado - como forma de assegurar níveis adequados de ingestão e, conseqüentemente, de desempenho animal.

O consumo máximo de pasto é estimado em, aproximadamente, 3 kg.100 kg⁻¹ de peso vivo, podendo ser reduzido pelas dificuldades de seleção e/ou apreensão da forragem e/ou pelo seu baixo valor nutritivo. Assim, o consumo máximo ocorre quando os animais estão em pastos com alta percentagem de folhas acessíveis ao animal. Ressalta-se que o colmo e o material morto podem limitar o consumo, mesmo quando a disponibilidade de forragem é alta.

Outro fator determinante do consumo em um sistema de produção animal em pastagens é a oferta de forragem (kg MS.kg PV⁻¹) (Da Silva & Pedreira, 1997). Os níveis máximos de consumo e de desempenho animal estão relacionados com uma oferta de forragem

de, aproximadamente, três a quatro vezes as necessidades diárias do animal, de forma que ofertas diárias de matéria seca da ordem de 10 a 12 kg.100 kg PV⁻¹ permitiriam o máximo desempenho individual de animais em pastejo (Hodgson, 1990). Em contrapartida, com altas ofertas, são comuns níveis de utilização de apenas um terço da forragem em oferta, gerando perdas excessivas que diminuem a produtividade do sistema de produção como um todo (Da Silva & Pedreira, 1997).

Em condições normais de uso das pastagens, os animais são forçados a realizar o pastejo até níveis baixos de massa de forragem ou de altura residual com a finalidade de maximizar a quantidade de forragem colhida ou em função da baixa oferta comum em períodos de escassez. Como consequência, a oferta é geralmente restrita e o consumo de forragem é diminuído. Dessa forma, os fatores não-nutricionais (Poppi et al., 1987), ou restrições comportamentais (Hodgson, 1990), são os fatores mais importantes influenciando a ingestão de forragem por animais em pastejo durante a maior parte do ano.