



Área Foliar e Produtividade de Forragem

Sábado, 6 de novembro de 2010
Newton de Lucena Costa

1. Introdução

A produtividade das pastagens pode ser analisada sob três perspectivas: morfologia do perfilho, regulação da área foliar e demografia de afillhos, variáveis fortemente dependentes da interação genótipo x ambiente (DURAND et al., 1991; MATHEW et al., 2000). O ambiente térmico responsável pela velocidade das reações enzimáticas, o fornecimento de água e nutrientes e, notadamente, o fornecimento de energia e do carbono necessários à estruturação dos órgãos em formação, os quais obedecem a um programa morfogenético. Deste modo, o crescimento de uma pastagem pode ser sintetizado através da integração de dois sub-modelos: um sub-modelo trófico que permite descrever a oferta em carbono através dos fenômenos de interceptação da radiação, da fotossíntese e da respiração e um sub-modelo morfogenético, que descreve a demanda em carbono das partes aéreas.

2. Fluxo de energia e produção de forragem

O fluxo de energia dentro do sistema pastoril compreende o captura inicial da energia solar pela vegetação, que a converte em energia química pela fotossíntese nas células clorofiladas das plantas. A ingestão da vegetação pelos herbívoros determina a conversão da energia capturada pelas plantas em produto animal. Na ausência de herbívoros, a energia capturada e transformada pelas plantas é transferida para os decompositores após a senescência. O funcionamento do ecossistema pastagem é caracterizado por fluxos de energia (radiação, calor sensível) e de massa (CO₂, H₂O, N, minerais) entre as plantas de uma comunidade, o solo e 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 CO₂ e água, fotossíntese e respiração, absorção do nitrato ou fixação de nitrogênio (TAIZ; ZEIGER, 2004).

O papel fundamental da radiação solar decorre de que mais de 90% do peso seco das plantas provém diretamente da assimilação fotossintética do carbono. A fração mineral absorvida do solo pelas raízes representa apenas 6 a 9% do peso seco total da planta. Neste contexto, o conhecimento do processo da fotossíntese das comunidades vegetais e os fatores que a afetam, torna-se primordial para a otimização da produtividade primária do ecossistema. A capacidade produtiva de biomassa de um sistema pastoril pode parecer ilimitada considerando-se o imenso e contínuo suprimento de energia solar. Entretanto, a produtividade primária (biomassa vegetal/área/tempo) é muito baixa na maioria dos ecossistemas naturais ou cultivados. A produtividade primária é limitada basicamente por duas categorias de restrições ecológicas. A primeira restrição diz respeito à qualidade da radiação solar que atinge a superfície da terra. Apenas 45% desta energia estão dentro do espectro da radiação que é efetivo para a fotossíntese (PAR = radiação fotossinteticamente ativa compreendida na faixa de comprimentos de onda entre 400 a 700 nm). Os restantes 55% do espectro não são convertidos em energia química, não formando biomassa. No entanto, esta fração é importante para o ecossistema ao ser absorvida na forma de energia calórica pela atmosfera, solo e vegetação, gerando o ambiente térmico necessário às

reações de síntese e para funcionamento do ciclo hidrológico e de nutrientes. A segunda categoria de restrições ecológicas que limitam a produtividade primária envolve a disponibilidade de outros fatores abióticos cujo nível pode impedir a máxima captação da energia solar. Água, temperatura e nutrientes frequentemente limitam o desenvolvimento da área de folhas necessária para a máxima captação da radiação fotossinteticamente ativa incidente (NABINGER, 1997, 2001).

3. Morfogênese de gramíneas forrageiras

A morfogênese pode ser definida como a dinâmica de geração e expansão da planta no espaço (CHAPMAN; LEMAIRE, 1993). A emergência, o alongamento, a senescência e a morte de folhas definem o fluxo de biomassa em um relvado e determinam o IAF da pastagem, juntamente com sua população de afilhos. Por isso, suas respectivas taxas são importantes parâmetros no estabelecimento de modelos alternativos de manejo da pastagem, visando ao aumento de produtividade e eficiência de utilização da forragem produzida (GRANT et al., 1988; PARSONS; PENNING, 1988). Numa pastagem em crescimento vegetativo, na qual aparentemente apenas folhas são produzidas (pois ainda não há alongamento dos entrenós), a morfogênese pode ser descrita por três características básicas: taxa de aparecimento de folhas (TAF) e de alongamento das hastes, taxa de expansão das folhas (TEF) e duração de vida da folha (DVF) (CHAPMAN; LEMAIRE, 1993). Estas características são determinadas geneticamente, porém influenciadas por variáveis ambientais como temperatura, disponibilidade hídrica e de nutrientes. A combinação das variáveis morfogênicas genótípicas determina a dinâmica do fluxo de tecidos e as principais características estruturais das pastagens:

- Tamanho da folha, que é determinado pela relação entre TAF e TEF, pois a duração do período de expansão de uma folha é uma fração constante do intervalo de seu aparecimento ou seja do filocrono (ROBSON, 1967; DALE, 1982);

- Densidade de afilhos, que é parcialmente relacionada com a TAF, que por seu lado determina o número potencial de sítios para o surgimento de afilhos (DAVIES, 1974). Desta forma, genótipos com alta TAF apresentam alto potencial de afilhamento e assim determinam uma pastagem com uma densidade de afilhos mais elevada do que aquelas com baixa TAF;

- Número de folhas vivas por afilho, que é o produto da TAF pela duração de vida das folhas.

- Relação folha/colmo, que expressa a participação proporcional destes componentes na estrutura morfológica dos afilhos.

As características morfogênicas são afetadas pela disponibilidade dos recursos tróficos ambientais (CO₂, nutrientes, água, radiação solar e temperatura) ou pelas práticas de manejo (adubação, sistemas de pastejo), as quais alteram as características estruturais da pastagem, condicionando a taxa de lotação, a oferta de forragem e o comportamento ingestivo dos animais (SBRISIA; DA SILVA, 2001). Em condições normais, a flutuação estacional na quantidade de energia luminosa incidente sobre as plantas resulta em variações na área foliar e na densidade populacional de afilhos (MATHEW et al., 2000). Ryle & Powell (1975), em gramíneas temperadas perenes, constataram maior taxa de aparecimento de afilhos em dias curtos (8h de luz), comparativamente aos dias longos (16h de luz), contudo o menor número de afilhos das plantas sob fotoperíodo longo foi compensado pelo maior peso individual. A diminuição da razão vermelho/vermelho distante altera o perfilhamento, retarda o desenvolvimento das gemas, diminuindo o tamanho das folhas, sem alterar o filocrono, ocorrendo o inverso quando a relação aumenta (DEGERIBUS et al., 1983; LEMAIRE; CHAPMAN, 1996). Para a maioria das gramíneas temperadas o efeito

da temperatura média diária sobre a TAF tende a ser exponencial entre 0 e 12°C e linear para valores superiores. As plantas C3 apresentam temperatura ótima de crescimento na faixa de 15 a 22°C e, as C4 na faixa de 22 a 35°C. A temperatura influencia o aparecimento, longevidade e senescência de folhas e o desenvolvimento de gemas (LEMAIRE, 1997; GOMIDE, 1997; LEMAIRES; AGNUSDEI, 1999).

4. Índice de Área Foliar

É a relação entre a área de folhas e a superfície de solo que elas cobrem, expressando o potencial de rendimento de forragem, relacionado com a utilização da energia solar, através da fotossíntese. Ele representa a disponibilidade de superfície assimiladora de CO₂ e da radiação fotossinteticamente ativa e de perdas de água (transpiração) da população de plantas. Com o aumento da interceptação da luz solar ocorrem, simultaneamente, incrementos no rendimento de forragem, até ser atingido um platô, quando as folhas mais velhas entram em senescência e são sombreadas pelas mais novas, acarretando a diminuição da eficiência fotossintética com menores taxas de crescimento. Quando a planta consegue absorver praticamente toda a radiação incidente, sem que haja auto-sombreamento, ela se encontra no denominado IAFótimo. Quando o IAF em que a planta se encontra proporciona 95% de interceptação luminosa, é denominado de IAFcrítico, enquanto que o IAFteto é aquele que ocorre quando a taxa de formação de novas folhas é igual à de senescência das folhas inferiores, ou seja, é o máximo IAF que a planta alcança. Em Rondônia, Costa (2004) verificou que os IAF de genótipos de *B. brizantha* e *B. humidicola* foram diretamente proporcionais à idade das plantas e positiva e significativamente correlacionados com a produtividade de MS, sendo os maiores valores registrados aos 35 e 42 dias de rebrota. Para *P. atratum* cv. Pojuca, o IAF foi significativamente incrementado em plantas com até 49 dias de rebrota, contudo as taxas de assimilação aparente - parâmetro que representa a diferença entre a fotossíntese e a respiração, ou seja, é uma estimativa da fotossíntese líquida, devido ao auto-sombreamento das folhas - foram máximas no período compreendido entre 14 e 28 dias de rebrota (COSTA et al, 2007).

O IAFótimo de uma planta forrageira é aquele associado com altos rendimentos, bem distribuídos ao longo da estação de crescimento. Normalmente, ocorre quando as folhas interceptam cerca de 90% da radiação incidente, proporcionando as maiores taxas de crescimento da cultura (TCC = kg de MS/ha/dia). Abaixo do IAFótimo, as TCC seriam menores quanto mais incompleta a interceptação da luz (menor IAF) e acima do IAFótimo, a redução da TCC seria decorrente do aumento das perdas respiratórias, consequência do sobreamento excessivo, que resulta num balanço negativo de carbono (HAY; WALKER, 1989). Em gramíneas temperadas, Sheehy & Cooper (1973) constataram que maiores TCC foram correlacionadas com a morfologia da planta e com o coeficiente de extinção luminosa K ($K = -[\log_e(I/I_0)]/IAF$, onde I e I_0 são os valores de irradiância abaixo e acima da folhagem, respectivamente). As taxas fotossintéticas de folhas individuais foram semelhantes, contudo a eficiência de conversão da energia luminosa foi maior nas plantas eretas (7,8%) que nas prostradas (3,9%). O valor ótimo de IAF varia com estação do ano, sendo proporcional à intensidade luminosa e quando a proporção de radiação direta sobre a incidente aumenta, além de ser dependente da arquitetura e composição botânica morfológica do dossel. As leguminosas, por apresentarem as folhas na posição horizontal, são capazes de interceptarem mais luz por unidade de área foliar do que as gramíneas, com suas folhas semi-eretas. Em Rondônia, Costa (2004), avaliando a morfogênese de três genótipos de *B. humidicola*, verificou que o IAFótimo ocorreu com plantas aos 35 dias de rebrota, enquanto que para *Brachiaria dictyoneura* e *P. maximum* cv. Centenário, este ocorreu no período entre 35 e 42 dias após o corte das plantas (COSTA et al., 2007).

O IAF remanescente, ou seja, a quantidade de tecido fotossinteticamente ativo que permanece na planta após o pastejo ou corte, é de fundamental importância no manejo de uma pastagem. A rebrota utilizará assimilados da fotossíntese das folhas remanescentes,

desde que a quantidade de CO₂ produzida seja superior ou igual à quantidade de CO₂ liberada pela planta durante a respiração. No entanto, deve-se considerar que a eficiência fotossintética diminui à medida que as folhas envelhecem. Por outro lado, se as plantas forrageiras forem manejadas sob desfolha intensa, o crescimento do sistema radicular e o acúmulo de carboidratos de reservas serão prejudicados.

O nível de eficiência fotossintética de folhas novas depende do ambiente em que se desenvolvem. Se a pastagem é constituída por plantas de hábito de crescimento prostrado, o desenvolvimento de folhas novas ocorrerá em um ambiente de baixa intensidade luminosa e terá menor capacidade fotossintética (ROBSON et al., 1988), o mesmo acontecendo para as folhas de arfilhos que iniciam o crescimento da base de touceiras de espécies com hábito de crescimento cespitoso. Quando o sombreamento altera o suprimento de carbono da planta ocorre uma competição entre folhas e gemas axilares diminuindo a taxa de perfilhamento, como resultado da resposta fotomorfogenética das plantas forrageiras, originando um processo de morte dependente de densidade populacional caracterizado por uma relação inversa entre tamanho e número de arfilhos (LEMAIRE, 2001). Para *P. atratum* cv. Pojuca, Costa (2004) observou que o vigor de rebrota foi diretamente proporcional ao IAF remanescente, sendo os maiores rendimentos de MS obtidos com cortes a 30 cm (29,1 t/ha), comparativamente a 15 cm acima do solo (23,4 t/ha). Da mesma forma, Costa et al. (2007), em pastagens de *P. atratum* cv. Pojuca, submetidas a pastejo rotativo (7 dias de ocupação por 21 dias de descanso), verificaram que a carga animal afetou significativamente o IAF remanescente e, conseqüentemente, a disponibilidade de forragem e MS residual de folhas.

5. Eficiência Fotossintética das Folhas

A taxa de fotossíntese da folha é influenciada pelas condições ambientais, idade da folha e ambiente em que a folha formou o seu aparelho fotossintético. A arquitetura do dossel forrageiro também define o grau de exposição das folhas à luz, onde são encontradas folhas das mais variadas idades que contribuem de forma distinta para a fotossíntese total. A idade da folha traduz-se numa acentuada e progressiva redução da sua eficiência fotossintética logo após a sua completa expansão e antes de evidenciar sinais de senescência (NABINGER, 1996). Esta redução é atenuada se ocorrer em período de baixa intensidade de radiação ou baixas temperaturas. Finalmente o ambiente em que se desenvolve o aparelho fotossintético da folha condiciona a sua eficiência futura, revelando a folha neste aspecto pouca capacidade de adaptação. A influência mais marcante é a da intensidade da radiação, já que as folhas que se formam em condições de baixa radiação (folhas de sombra), evidenciam baixas taxas fotossintéticas quando expostas a elevada radiação, embora sejam mais eficientes a baixos valores de radiação e apresentem menores valores de respiração noturna. Estes aspectos têm grande importância para o manejo das pastagens, já que as baixas intensidades de radiação a que as folhas se formam podem resultar da elevada densidade da vegetação e do maior intervalo de tempo para a sua utilização ou corte (ROBSON et al., 1988).

As folhas jovens têm taxa fotossintética por unidade de área maior que as mais velhas sob condições de quantidade de radiação incidente elevada, e a sua disposição no perfil vertical do dossel pode otimizar a eficiência de utilização da luz (LAWLOR, 1995). Recomenda-se a manutenção do dossel com um IAF alto o suficiente para assegurar uma interceptação luminosa efetiva e ao mesmo tempo proporcionar uma alta eficiência fotossintética de folhas individuais, assegurando que folhas jovens sejam expostas, o quanto antes, à luz direta e que não sejam sombreadas pelas mais velhas e senescentes (HODGSON, 1990). Individualmente as folhas apresentam grande variação em sua capacidade fotossintética, condicionada por vários fatores, como quantidade de radiação solar incidente, temperatura, suprimento de água e, principalmente, o estágio de desenvolvimento da folha (ZELITCH, 1982; BRAGA et al., 2006). Ao longo do dossel as variações de temperatura e luminosidade

e a diferença na idade fisiológica das folhas são grandes, o que lhes confere diferentes potenciais fotossintéticos (LOOMIS & WILLIAMS, 1969). À medida que a radiação luminosa que penetra no dossel vai paulatinamente diminuindo de intensidade, ocorre o ponto de compensação da luz, ou seja, quando a quantidade de luz que atinge uma folha fotossintetizante, em que a absorção fotossintética do CO₂ está em exato equilíbrio com a liberação de CO₂ pela respiração. Treharne et al. (1968) reportaram uma redução de 75% no teor de clorofila de folhas de *Dactylis glomerata*, aos 35 dias de rebrota, comparativamente a observada aos 5 dias após a desfolha da pastagem. Estes resultados foram corroborados por Parsons et al. (1983) que constataram que as folhas expandidas ou em expansão, apesar de representarem apenas 42% da área foliar, responderam por 77% da fotossíntese líquida do dossel.

As folhas recém-expandidas apresentam taxas fotossintéticas máximas e seus assimilados são utilizados em sua manutenção bem como para atender às necessidades do meristema apical, sistema radicular e das folhas em formação. No entanto, folhas com limbo parcialmente exposto não transloca assimilados para outras partes dos afilhos, utilizando-os em seu próprio desenvolvimento (MILTHORPE; DAVIDSON, 1966). Neste contexto, a idade das folhas remanescentes após a desfolha e sua relação com a eficiência de absorção de CO₂ na taxa de acúmulo de forragem desempenha papel de fundamental importância (BROWN et al., 1966). Em pastagens de *Panicum maximum* cv. Tobiata, as taxas fotossintéticas foram variáveis em função do ponto de medição na lâmina foliar, sendo os maiores valores registrados na parte mediana e no ápice foliar (SALOMÃO et al., 2005). Acock et al. (1978) correlacionaram a baixa atividade fotossintética de folhas basais com a diminuição de sua condutância estomática e respiração. Em *Brachiaria brizantha* cv. Xaraés, Braga et al. (2002) constataram reduções significativas do ponto de compensação luminosa (36 para 10 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e na taxa respiratória (3,0 para 1,0 CO₂ m⁻²s⁻¹), comparando folhas jovens em expansão e mais velhas, respectivamente. Mello et al. (2001) avaliaram a resposta fotossintética de *P. maximum* cv. Tanzânia-1, sob quatro níveis de temperatura foliar (25, 30, 35 e 40°C) e, observaram uma taxa máxima de fotossíntese líquida (34,57 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) na temperatura de 35°C, enquanto que sob 40°C, as respostas foram mais variáveis e ocorrendo redução na taxa máxima de fotossíntese líquida (27,53 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), devido ao estresse térmico causado por esse nível de temperatura nas folhas da gramínea.

6. Considerações Finais

O manejo eficiente e sustentável das pastagens pode ser caracterizado como o controle das relações do sistema pastoril, visando sua maior produção, melhor utilização e persistência, com reflexos positivos no desempenho zootécnico dos animais. A produção de forragem decorre da transformação de energia solar em compostos orgânicos através da fotossíntese, onde o carbono do dióxido de carbono (CO₂) da atmosfera é combinado com a água e convertido em carboidratos com a utilização da energia solar, processo responsável por mais de 90% do acúmulo de biomassa nas plantas. Fatores como temperatura, luz, água e nutrientes influenciam o potencial fotossintético da planta forrageira, como decorrência de modificações no seu índice de área foliar e na sua capacidade fotossintética do dossel. A radiação luminosa, considerando-se sua ilimitada disponibilidade, é um dos fatores determinantes ao crescimento das plantas, através dos seus efeitos sobre a fotossíntese e outros processos fisiológicos, como a transpiração e a absorção de água e nutrientes. A seleção de germoplasma forrageiro, com arquitetura de plantas e estrutura de dossel, que maximizem a interceptação e utilização da luz é uma vantagem competitiva, proporcionando maior eficiência na transformação de energia luminosa em química. Práticas de manejo adequadas são essenciais para otimizar a geração e a dinâmica do fluxo de tecidos no ecossistema de pastagem, de modo a equilibrar a conflitante demanda das plantas por área foliar e a sua constante remoção através do consumo animal

7. Referências Bibliográficas

ACOCK, B.; CHARLES-EDWARDS, D.A.; FITTER, D.J. et al. The contribution of leaves from different levels within a tomato crop to canopy net photosynthesis: an experimental examination of two canopies models. *Journal of Experimental Botany*, v.29, p.815-827, 1978.

BRAGA, G.J.; PEDREIRA, C.G.S.; HERLING, V.R. et al. Atenuação da capacidade fotossintética do dossel de uma pastagem de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 39., Recife, 2002. Anais... Recife: SBZ, 2002. 3p. (CD-ROM).

BRAGA, G.J.; PEDREIRA, C.G.S.; HERLING, V.R. et al. Sward structure and herbage yield of rotationally stocked pastures of 'Marandu' palisadegrass [*Brachiaria brizantha* (A.Rich.) Stapf] as affected by herbage allowance. *Scientia Agricola*, v.63, n.2, p.121-129, 2006.

BROWN, R.H.; COOPER, R.B.; BLASER, R.E. Effects of leaf age on efficiency. *Crop Science*, v.6, n.2, p. 206-209, 1966.

CHAPMAN, D; LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., Palmerston North, 1993. Proceedings... Palmerston North: New Zealand Grassland Association, 1993. p.95-104.

COSTA, N. de L. Formação, manejo e recuperação de pastagens em Rondônia. Porto Velho: Embrapa Rondônia, 2004, 217p.

COSTA, N de L.; MAGALHÃES, J.A.; PEREIRA, R.G.A. et al. Considerações sobre o manejo de pastagens na Amazônia Ocidental. *Revista do Conselho Federal de Medicina Veterinária*, Brasília, v.13, n.40, p.37-56, 2007.

DALE, J.E. Some effects of temperature and irradiance on growth of the first four leaves of wheat *Triticum aestivum*. *Annals of Botany*, v.50, p.851-858, 1982.

DAVIES, A. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agriculture Science*, v.82, p.165-172, 1974.

DEREGIBUS, V.A.; SANCHEZ, R.A.; CASAL, J.J. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. *Plant Physiology*, v.72, p.900-912, 1983.

DURAND, J.L.; VARLET-GRANCHER, C.; LEMAIRE, G. et al. Carbon partitioning in forage crops. *Acta Biotheorica*, v.39, p.213-224, 1991.

GOMIDE, J.A. Morfogênese e análise de crescimento de gramíneas tropicais. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO, Viçosa, 1997. Anais... Viçosa: UFV, 1997. p.411-429.

GRANT, S.A.; BERTHARM, G.T.; TORVELL, L. et al. Comparison of herbage production under continuous stocking and intermittent grazing. *Grass and Forage Science*, v.43, n.1, p.29-39, 1988.

HAY, R.K.M.; WALKER, A.J. An introduction to the physiology of crop yield. Essex: Longman Scientific and Technical, 1989, 292p.

HODGSON, J. Grazing management: science into practice. New York: Longman Scientific & Technical, 1990. 203p.

LEMAIRE, G. The physiology of grass growth under grazing: tissue turnover. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO, Viçosa, 1997. Anais... Viçosa: UFV, p.115-144, 1997.

LEMAIRE, G.; AGNUSDEI, M. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: MORAES, A. (Ed.). INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY, 1., Curitiba, 1999. Anais... Curitiba: UFPR, 1999. p.165-186.

LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue flows in grazing plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Eds.). The ecology and management of grazing systems. Wallingford: CAB International, 1996. p.3-36.

LAWLOR, D.W. Photosynthesis, productivity and environment. Journal of Experimental Botany, v.46, p.1449-1461, 1995.

LEMAIRE, G. Ecophysiology of grasslands: dynamics aspects of forage plant populations in grazed swards. INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19., São Pedro, 2001. Proceedings... São Paulo: ESALQ, 2001, p.29-37.

LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. Productivity and the morphology of crop stands: patterns with leaves. In: EASTIN, J.D.; HASKINS, F.A.; SULLIVAN, C.Y. et al. (Eds.). Physiological aspects of crop yield. Madison: ASA/CSSA/SSA, 1969. p.27-47.

MATHEW, C; ASSUERO, S.G.; BLACK, C.K. et al. Tiller dynamics of grazed swards. In: LEMAIER et al. (Eds.) Grassland ecophysiology and grazing ecology. Wallingford: CABI International, 2000, p.127-150.

MELLO, A.C.L.; SANTOS, P.M.; PEDREIRA, C.G.S. et al. Photosynthetic light response of Tanzania grass under four levels of leaf temperature. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19., São Pedro, 2001. Proceedings... Piracicaba: FEALQ, 2001. p. 73-74.

MILTHORPE, F.L.; DAVIDSON, J.L. Physiological aspects of regrowth in grasses. In: MILTHORPE, F.L.; IVINS, J.D. (Eds.). The growth of cereals and grasses. London: Butterworths, 1966, p.241-254.

NABINGER, C. Eficiência do uso de pastagens: disponibilidade e perdas de forragem. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 14., Piracicaba, 1997. Anais... Piracicaba: ESALQ, p.213-251, 1997.

NABINGER, C. Aspectos ecofisiológicos do manejo de pastagens e utilização de modelos como ferramenta de diagnóstico e indicação de necessidades de pesquisa. In: REUNIÃO DO GRUPO TÉCNICO REGIONAL DO CONE SUL (ZONA CAMPOS) EM MELHORAMENTO E UTILIZAÇÃO DE RECURSOS FORRAGEIROS DAS ÁREAS TROPICAL E SUBTROPICAL, 1996., Porto Alegre. Anais... Porto Alegre: UFRGS, 1996. p.17-62.

NABINGER, C. Manejo da desfolha In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 14., 2001, Piracicaba. Anais... Piracicaba: ESALQ, 2001. p.192-210.

PARSONS, A.J. Use of a model to optimize the interaction between frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. Grass and Forage Science, v.43, p.49-59, 1988.

PARSONS, A.J.; PENNING, P.D. The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rotationally grazed sward. Grass and Forage

Science, v.43, p.15-27, 1988.

ROBSON, M.M. A comparison of British and North American varieties of tall fescue. 1. Leaf growth during winter and the effect on it of temperature and daylength. *Journal of Applied Ecology*, v.4, p.475-484, 1967.

ROBSON, M.J.; RYLE, G.J.A.; WOLEDGE, J. The grass plant: its form and function. In: JONES, M.B.; LAZENBY, A. (Eds.) *The grass crop: the physiological basis of production*. London: Chapman and Hall, p.25-83, 1988.

RYLE, G.J.A.; POWELL, C.E. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: the role of current assimilate. *Annals of Botany*, v.39, n.160, p.297-310, 1975.

SALOMÃO, K.; PEDREIRA, B.C.; LARA, M.A.. et al. Fotossíntese foliar de capim Tobiatã depende da região da lâmina usada na medição. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA USP, 13., 2005, Piracicaba. Anais... Piracicaba: ESALQ, 2005. 1p. (CD-ROM).

SBRISSIA, A.F.; DA SILVA, S.C. O ecossistema de pastagens e a produção animal In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38, Piracicaba, 2001. Anais... Piracicaba: SBZ, 2001, p.731-754.

SHEEHY, J.E.; COOPER, J.P. Light interception, photosynthetic activity, and crop growth rate in canopies of six temperate forage grasses. *Journal of Applied Ecology*, v.10, p.239-250, 1973.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. Porto Alegre: Artmed, 3.ed., 2004. 719p.

TREHARNE, K.J., COOPER, J.P., TAYLOR, T.H. Growth response of orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) to different light and temperature environments; II. Leaf age and photosynthetic activity. *Crop Science*, v.8, n.4, p.441-445, 1968.

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

Newton de Lucena Costa (Embrapa Roraima), Cícero Deschamps (UFPR), Aníbal de Moraes (UFPR), André Faé Giostri (UFPR)