

## Importância da estrutura da pastagem na ingestão e seleção de dietas pelo animal em pastejo

Paulo C. de F. Carvalho<sup>1</sup>; Henrique M. N. Ribeiro Filho<sup>1</sup>; César H. E. C. Poli<sup>1</sup>; Anibal de Moraes<sup>2</sup>, Remy Delagarde<sup>3</sup>.

<sup>1</sup>UFRGS, Faculdade de Agronomia, Depto. de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia. Av. Bento Gonçalves 7712, Cx. Postal 776; CEP: 91501-970, Porto Alegre-RS. <sup>2</sup>UFPR, Depto. de Fitotecnia e Fitossanitarismo. e-mail: [paulocfc@vortex.ufrgs.br](mailto:paulocfc@vortex.ufrgs.br). <sup>3</sup>UFPR, Curitiba. <sup>3</sup>INRA, França

### Introdução

A estrutura de uma pastagem é uma característica central e determinante tanto da dinâmica de crescimento e competição nas comunidades vegetais quanto do comportamento ingestivo dos animais em pastejo. Enquanto em sistemas de produção com animais confinados o desempenho de um animal é quase consequência direta da concentração de nutrientes da dieta oferecida, no Ecossistema Pastoril variáveis associadas ao processo de pastejo dos animais em resposta à estrutura da vegetação explicam e determinam os seus níveis de produção, tanto em termos de produção primária quanto secundária (Briske e Heitschmidt, 1991).

Quando numa pastagem, o animal deve procurar e escolher seu alimento, alimento este que se apresenta para ele segundo diferentes tipos de estrutura, as quais têm qualidade e abundância variáveis no tempo e no espaço (o'Reagain e Schwartz, 1995). Isto caracteriza um elevado grau de complexidade com o qual o animal deve se defrontar para se alimentar. Para "sobreviver" neste ambiente e interagir com estes diferentes tipos de estrutura, os herbívoros desenvolveram uma série de mecanismos ou ferramentas de pastejo que compõem o que se chama de **comportamento ingestivo** (Carvalho *et al.*, 1999). Estes mecanismos, desenvolvidos ao longo de uma co-evolução com as plantas que data de milhares de anos (Belovsky *et al.*, 1999), permitem aos herbívoros colherem, de forma geral, uma dieta de qualidade superior àquela presente na média no ambiente. A forma com que esta forragem está disponível ao animal é conhecida como **estrutura da pastagem** e esta é responsável, em última análise, pela quantidade dos nutrientes ingeridos em pastejo.

Manejo de pastagens, nesta ótica, significa oferecer o alimento ao animal numa estrutura que potencialize suas ações de pastejo. Aquele que maneja pastagens deve se ver com um *maître* em um restaurante. Um bom *maître* deve conhecer o suficiente sobre os alimentos que oferece (espécies) e os propor em uma combinação e numa sequência (estrutura) adequada a cada cliente em questão (categorias).

### A pastagem e sua estrutura: as razões de sua importância

A estrutura da pastagem tem sido usualmente definida como a disposição espacial da biomassa aérea numa pastagem. Laca e Lemaire (2000) a definem como "a distribuição e o arranjo da parte aérea das plantas numa comunidade". De forma geral, é descrita por variáveis que expressam a quantidade de forragem existente de forma bidimensional (e.g. kg de matéria seca/ha). Nesta forma mais comum de expressão da estrutura da pastagem,

como em Milne e Fischer (1993), as dimensões vertical e horizontal da distribuição da matéria seca (MS) no perfil da pastagem ressaltam a importância de variáveis como a massa de forragem disponível, altura, densidade de MS, etc., que têm sido motivo de vários estudos sobre a influência das características da pastagem sobre a ingestão de forragem (Arias *et al.*, 1990; Burlison *et al.*, 1991; Laca *et al.*, 1992; Torres Rodriguez *et al.*, 1997; Carvalho *et al.*, 1998; Lesama *et al.*, 1999).

A resposta funcional clássica que relaciona o efeito da estrutura da pastagem sobre a ingestão de forragem por animais em pastejo é descrita por uma função curvilínea (Figura 1), onde há um aumento da ingestão à medida em que aumenta a quantidade de forragem presente na pastagem até um ponto de estabilização, representado pela saturação do animal em processar o alimento (Gordon e Illius, 1992).

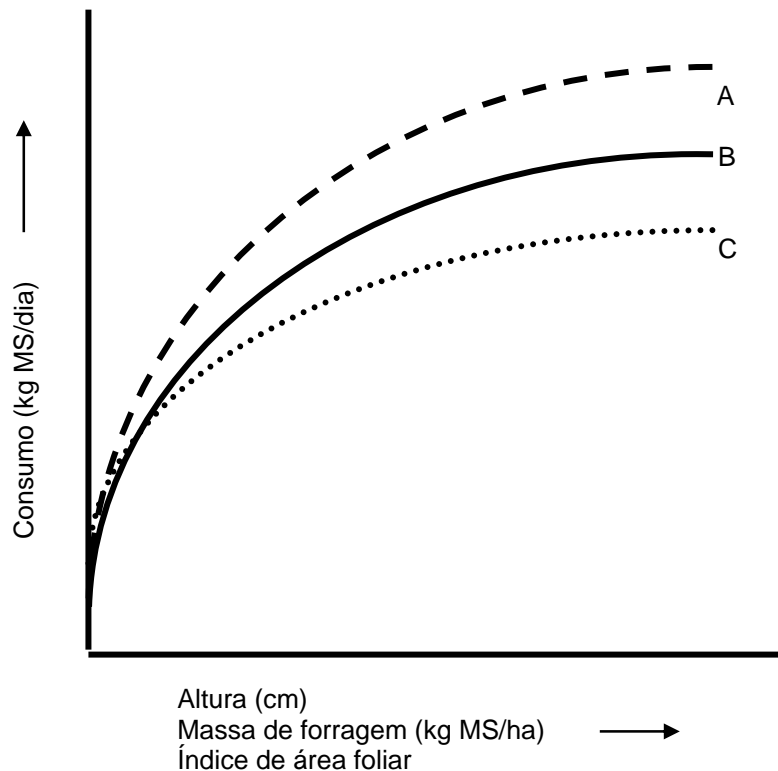


FIGURA 1. Relação entre parâmetros da pastagem e o consumo de forragem. Há um aumento do consumo com a maior oferta de forragem e esta relação é curvilínea, ou seja, atinge um ponto de máxima que reflete a saturação do animal em processar o alimento. As curvas A, B e C indicam que é possível se observar diferentes níveis de consumos para uma mesma altura, massa de forragem ou índice de área foliar por diferenças na arquitetura ou qualidade intrínseca das plantas ou mesmo com animais de diferentes condições corporais e potenciais genéticos (Carvalho *et al.*, 2000).

É possível observar que diferentes níveis de ingestão podem ser atingidos, por exemplo, numa mesma quantidade de massa de forragem disponível. Isto acontece porque,

na verdade, uma mesma massa de forragem pode se apresentar ao animal de diferentes formas através de inúmeras combinações entre altura e densidade (Carvalho, 1997). Para um mesmo tempo  $t$ , a massa de forragem pode estar espacialmente disposta em uma forma infinita de combinações de altura e densidade volumétrica nos diferentes sítios da pastagem, podendo-se obter uma mesma massa nas mais diferentes formas. Carvalho (1997) demonstrou que esta heterogeneidade afeta a quantidade e a qualidade da forragem ingerida determinando diferentes níveis de produção animal para um mesmo valor de oferta de forragem. A pastagem é heterogênea por natureza e o animal explora positivamente esta heterogeneidade obtendo, por exemplo, uma dieta superior à média que lhe é oferecida pelo ambiente (Demment e Laca, 1993). Para uma massa de forragem da ordem de 2500 kg de MS/ha, a massa do bocado de novinhos pode variar de aproximadamente 0,5 g a quase 3 g/bocado em estruturas variando de densidades entre 5900 a 700 g/m<sup>3</sup>, respectivamente (Demment e Laca, 1993). Isto significaria que, na amplitude estudada pelos autores, do ponto de vista animal é melhor termos uma pastagem alta do que uma baixa e densa, pois a primeira potencializaria a profundidade do bocado.

Portanto, a descrição da estrutura da pastagem de forma bidimensional é limitada, pois a colheita da forragem pelo animal em pastejo se dá em três dimensões, através do bocado (Ungar, 1996). Aí reside um grande desafio para o futuro, o desenvolvimento de técnicas que venham a melhor descrever o ambiente de pastejo. Neste tema o leitor é referido a Laca e Lemaire (2000) .

### **Sobre a criação de uma estrutura na pastagem**

A estrutura da pastagem é resultado da dinâmica de crescimento de suas partes no espaço. As características mais importantes que estão implicadas na geração desta estrutura são as variáveis ditas morfogênicas (Nabinger, 1997 e Nabinger *et al.*, 2001, neste Congresso), tais como a duração de vida das folhas, a taxa de aparecimento das folhas e a taxa de extensão das folhas. Estas variáveis são responsáveis pelas características estruturais da vegetação, definidas segundo Lemaire e Chapman (1996) pelo comprimento final da folha, a densidade de perfilhos e o número de folhas vivas por perfilho. Em última análise, são estas últimas variáveis que caracterizam a apresentação espacial da MS ao animal em pastejo e a estrutura na qual o animal deverá interagir.

Como as variáveis climáticas afetam fortemente as variáveis morfogênicas, tem-se que a estrutura de uma pastagem é, em parte, reflexo do clima. Por exemplo, a temperatura afeta a velocidade de aparecimento das folhas pois trata-se de um atributo termo-dependente. Após uma determinada soma térmica, que é uma característica genotípica de cada espécie, tem-se a emissão de um fitômero (Briske, 1991), estrutura composta de folha, nó, entre-nó e uma gema axilar (no caso de gramíneas). Para haver perfilhamento é necessário a disponibilidade de gemas e, portanto, a densidade de perfilhos numa pastagem é resultado da taxa de aparecimento de folhas. A forma com que estas partes são “colocadas” no espaço depende de cada espécie, caracterizando diferentes formas de distribuição da MS no perfil (Figura 2).

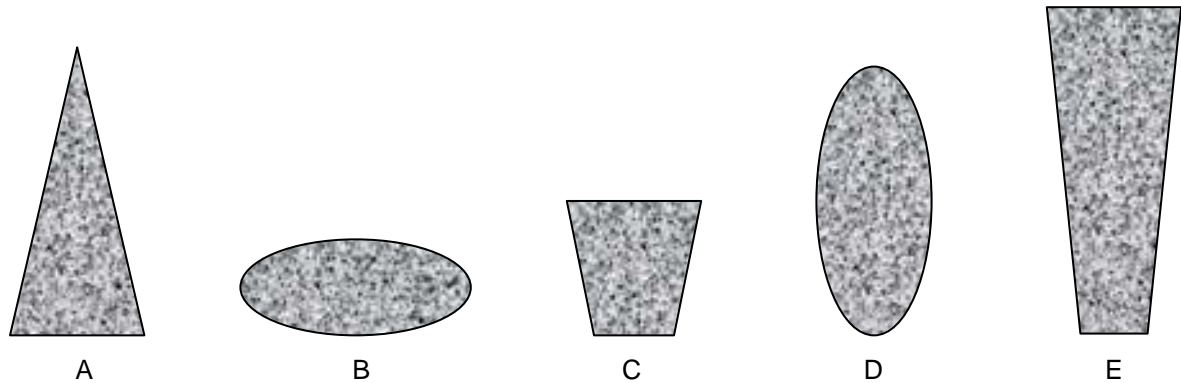


Figura 2. Tipos teóricos de distribuição vertical da biomassa em diferentes tipos de plantas. Gramínea ereta (A), gramínea prostrada (B), leguminosa prostrada (C), leguminosa ereta (D), leguminosa arbustiva (E), adaptado de Carvalho *et al.* (2000).

Plantas eretas são mais aptas à competição por luz mas também são, de forma geral, mais vulneráveis à ação do animal através da desfolha. Já plantas prostradas estão mais protegidas e perdem menos tecidos na presença de pastejo (Marriot e Carrère, 1998). Portanto, em princípio não há uma estrutura que possamos definir como mais adequada *a priori* em relação à planta. O ritmo de desfolhação a ser imposto (lotação) é que determinará qual o tipo de estratégia mais interessante, ou melhor, a combinação de estresse e distúrbio. Por exemplo, em situações de baixa pressão de pastejo as plantas que fazem altos investimentos em carbono em estruturas que venham a se proteger do pastejo (e.g., estolões, mecanismo de escape) provavelmente estarão em desvantagem competitiva com aquelas que fazem altos investimentos em crescimento vertical e interceptação de luz (mecanismo de tolerância). Briske (1996) considera estas características de alocação das estruturas da parte aérea das plantas como mecanismos de limitação ao acesso do animal aos tecidos vegetais.

O animal também afeta a estrutura de uma pastagem através do pastejo. O exemplo mais clássico é a densidade de perfilhos em pastagens submetidas a métodos de pastejo diferentes. Em pastejo contínuo os perfilhos são menores e o número deles por unidade de área maior, enquanto que em pastejo rotativo os perfilhos são maiores e menos numerosos (Hodgson, 1990). Isto é uma resposta da arquitetura das plantas à frequência e intensidade da desfolhação. Em pastejo contínuo as desfolhas são mais frequentes e a estrutura das plantas se modifica para diminuir a probabilidade do perfilho ser desfolhado. Em pastejo rotativo, em geral, os períodos de descanso são longos e a estrutura da pastagem responde à competição por luz que é gerada. Os perfilhos são grandes para atingirem o topo do dossel e captarem a luz incidente e, portanto, a relação colmo-folha apresenta sensível aumento, com forte alocação de carbono em estruturas de sustentação (Bullock, 1996). Estas respostas das plantas ao distúrbio e ao estresse, denominada plasticidade fenotípica, são bem descritas por Chapman e Lemaire (1993) e Lemaire (2001).

### **Estrutura vertical e horizontal de uma pastagem**

Ao longo do tempo as plantas passam por fases que se caracterizam por investimentos em estruturas vegetativas ou reprodutivas, aéreas ou subterrâneas. Em cada

fase a natureza da MS das plantas apresenta diferentes proporções de folhas, colmos, inflorescência e material morto no perfil da pastagem. Isto significa que a composição da estrutura das plantas se altera ao longo do tempo. Pastagens com predominância de gramíneas aumentam a quantidade de MS presente nos estratos próximos ao solo à medida em que a pastagem envelhece (Garcia, 1995). Soma-se a isto o fato de que a desfolha do animal não é realizada de forma indiferente à estrutura. Os animais apresentam preferências por determinados itens, por exemplo, folhas em relação a colmos (L'Huillier *et al.*, 1986). Quando submetidos a diferentes tipos de estrutura, os bovinos escolhem preferencialmente plantas com pouco colmo e folhosas, altas e com folhas facilmente passíveis de ruptura contendo altos teores de nitrogênio (O'Reagain e Mentis, 1989).

Um exemplo de como a estrutura vertical afeta a ingestão e a seletividade das espécies pode ser encontrado no já clássico trabalho de Milne *et al.* (1982) que gerou a discussão sobre preferência ativa ou passiva (Hodgson, 1990) de leguminosa (trevo) em relação a gramíneas (azevém). Milne *et al.* (1982), embora tenham descrito uma preferência por trevo em seu trabalho utilizando-se de uma relação entre biomassa presente na dieta em relação à biomassa presente na pastagem, quando a mesma é expressa em relação à biomassa presente no estrato pastejado esta preferência deixaria de existir, tornando-se uma função direta da composição botânica no estrato pastejado, a que Hodgson (1990) chamou de preferência passiva. Carrère *et al.* (1995) concluíram que a altura das plantas é uma característica importante na seleção de dietas. Apesar da preferência que os animais têm por trevo branco (Parsons *et al.*, 1994b), esta preferência diminui à medida em que o azevém se torna mais alto que o trevo. Este ponto de inflexão, medido pelos autores, foi da ordem de 130 mm.

A altura, para os animais, significa quantidade de biomassa disponível. A preferência por altura significa oportunidade de alta ingestão na medida em que a altura potencializa a profundidade do bocado, que por sua vez é o principal determinante da massa do bocado (vide item seguinte). Para demonstrar este efeito apresentaremos um exemplo de Laca *et al.* (1993a). Três tipos de *patches* foram apresentados aos animais. No primeiro tratamento, todos os *patches* tinham altura de 10 cm. No segundo, o tratamento era constituído de *patches* com 12,5 e 7,5 cm. No terceiro tratamento os *patches* se constituíam de áreas com 5 ou 15 cm. Portanto, todas as "pastagens" tinham a mesma média de altura, ou seja, 10 cm. O fatorial ainda se compunha de diferentes distâncias entre *patches* (1,2 ; 3,4 ; 8,4 m). O tempo de permanência no *patch* aumentou linearmente com a distância entre *patches*. Os animais permaneceram mais tempo nos *patches* mais altos e menos tempo nos mais baixos. Os autores observaram um decréscimo linear na taxa de consumo com o aumento da distância entre *patches* e um aumento linear da taxa de consumo com a maior diferença de altura entre *patches*, ou seja, os animais estariam se alimentando de forma otimizada. A eficiência nos *patches* altos foi maior porque a velocidade de ingestão é potencializada pela escolha de locais onde a profundidade do bocado, e conseqüentemente sua massa, são maiores. Dittrich *et al.* (1999) demonstraram que mesmo os equinos utilizam esta lógica durante a escolha entre *patches* altos ou baixos em *Cynodon*. Além disto, o que caracteriza o quão impressionante é o poder de discriminação dos animais é a constatação de que bovinos, equinos e ovinos selecionam sempre uma população de perfilhos cuja altura é, às vezes, apenas alguns milímetros superior à do resto da população (Betteridge *et al.*, 1994; Carvalho, 1997; Dittrich, 2001). Há que se lembrar, no entanto, que em muitas situações a

maior altura significa maior presença de tecidos lignificados e o balanço biomassa/qualidade é tomado em conta pelo animal (Prache e Peyraud, 2001).

A estrutura horizontal das pastagens, ao contrário da vertical, é muito menos abordada e conhecida. No entanto, enquanto a estrutura vertical é importante em escalas menores da interação planta-animal, a estrutura horizontal é importante em todas as escalas (Tabela 1).

Tabela 1. Dimensão espacial das interações planta-animal e impacto da estrutura vertical (V) e horizontal (H) da pastagem (Marriot e Carrère, 1998).

| Nível                                    | Dimensão | Escala      | Processo   |
|--|----------|-------------|--|
| Distribuição das plantas individuais     | H        | cm-m        | Competição intra e interespecífica                                   |
| Tamanho e arquitetura da parte aérea     | V, H     | cm-m        | Competição por luz   |
| Tamanho e arquitetura do sistema radical | V, H     | cm-m        | Competição por água/nutrientes                                       |
| Tamanho e distribuição dos bocados       | V, H     | cm-m        | Desfolhação diferencial por estrato/ <i>patches</i>                  |
| Padrão de pastejo                        | H        | m-km        | Desfolhação diferencial por sítio de pastejo                         |
| Ecosistema Pastoril                      | H        | 0,1 a 10 km | Desfolhação diferencial por poteiros e efeitos de pisoteio e excreta |

Esta estrutura horizontal se cria com o passar do tempo pelo animal, onde alguns locais da pastagem apresentam uma frequência de pastejo maior que outros (Stuth, 1991). Nos locais de preferência a vegetação, em geral, é verde, baixa, composta essencialmente por lâminas enquanto que os de menor preferência se apresentam com vegetação mais alta e elevada presença de material senescente. Por conseguinte, a desfolha seletiva do animal gera, com o passar do tempo, diferentes estruturas e estas, por sua vez, afetam a seletividade do animal. Esta estrutura também é reflexo de diferentes condições de oferta de recursos tróficos no plano horizontal onde, por exemplo, as condições de fertilidade e disponibilidade hídrica não são homogêneas.

Vejamos um exemplo, apresentado por Laca e Demment (1991), de como o animal reage a estas diferentes situações de pastejo. No artigo em questão, os autores demonstram que, em grande parte das situações, os animais pastejam sítios onde a massa de forragem é superior à oferta média da pastagem. Em níveis intermediários de biomassa em oferta, a disponibilidade de forragem nos sítios de pastejo selecionados chega a ser 65 % maior (1000 kg de MS/ha superior) do que a média de massa de forragem em oferta na pastagem. Em baixas disponibilidades de forragem, como 700 kg de massa de forragem/ha, não existe diferença entre a biomassa existente nos sítios de pastejo e a biomassa média existente na pastagem significando que o animal é obrigado, pela baixa oferta de forragem, a pastear de forma quase não seletiva e a dieta do animal se aproxima bastante da dieta em oferta. Em muito altas massas de forragem os animais passam a pastear sítios cuja oferta é inferior à média da pastagem, exatamente como se vê quando animais passam a preferir áreas com menor biomassa mas de maior qualidade, ou seja, áreas mais “rapadas” indicando um balanço quantidade/qualidade no processo de escolha de sítios de pastejo.

Um componente importante da estrutura de uma pastagem diz respeito à heterogeneidade espacial com que as diferentes espécies ou diferentes estruturas das plantas podem estar dispersas na pastagem. HOBBS (1999) descreve 5 formas nas quais um *patch* pode apresentar heterogeneidade espacial, o qual adaptamos para exemplificar com plantas em Ecossistemas Pastorais. O primeiro tipo de heterogeneidade diz respeito à agregação das plantas. Comunidades que apresentam agregação no espaço são mais heterogêneas do que aquelas dispersas ao acaso. Esta mesma agregação pode estar dispersa de forma repetida ou de forma não previsível. Os sistemas são mais heterogêneos quanto menor for a previsibilidade da agregação plantas. A variedade dos itens disponíveis nestes sítios (e.g., riqueza em espécies), o grau de contraste entre eles (e.g., magnitude das diferenças em concentração de energia) e a complexidade das características destes sítios (tamanho, forma), tudo, enfim, contribui para o aumento da heterogeneidade no sistema e complexidade da estrutura horizontal apresentada ao animal em pastejo.

Vamos a alguns exemplos do anteriormente exposto. Simplificando um experimento de (Clarke *et al.*, 1995), esses autores construíram uma pastagem com a mesma proporção de uma espécie preferida e uma não preferida, mas com diferentes disposições horizontais da espécie não preferida. O consumo da espécie não preferida, e conseqüentemente a seleção da dieta, é modificada pela disposição horizontal dos dois diferentes itens. À medida em que a espécie menos preferida é apresentada ao animal de forma uniforme, esta é mais consumida do que quando a apresentação é feita de forma agregada, ou seja, quando os animais mais facilmente identificam o que não preferem e quando isto é disposto de uma forma que seja facilmente evitada pelo animal durante seu trânsito, isto facilita o pastejo mais eficiente sobre a espécie preferida.

Laca e Ortega (1995) também demonstram como a disposição e agregação espacial do alimento afetam o pastejo. Utilizando um dispositivo experimental muito interessante, onde uma arena foi construída com diferentes distribuições espaciais de alimento, com ou sem ajuda para identificação do mesmo (uma bandeira colocada ao lado para auxílio visual à localização). Os autores reportaram um aumento da eficiência de procura, medido em consumo/distância caminhada, com o aumento da agregação horizontal do alimento. Além disto, a presença da bandeira também aumentou a eficiência de procura. O consumo também aumentou com o auxílio da identificação visual, mas a magnitude de seu efeito diminuiu com o aumento da agregação do alimento. Laca (2000) explica este fenômeno pelo fato de que, à medida em que o grau de agregação aumenta, os mecanismos de detecção e exploração dos *patches* não dependentes das ferramentas visuais podem ser utilizados mais efetivamente. Independentemente deste estímulo visual, os novilhos são aptos a reconhecer e explorar este grau de agregação, em múltiplos níveis, ignorando o espaço vazio entre *patches* e concentrando esforços em áreas onde o alimento é verdadeiramente encontrado (Laca, 2000).

Parsons *et al.* (1994a) concluem em seu modelo que a estrutura vertical é mais decisiva do que a horizontal na determinação da seleção de dietas por animais em pastejo. Enquanto as características da estrutura vertical podem determinar a reversão de uma determinada preferência, estruturas horizontais, cujas características não sejam favoráveis à espécie preferida, apenas reduziriam esta preferência ao ponto de indiferença. Esta conclusão é compartilhada por Carrère *et al.* (2001), porém, não devemos esquecer que a estrutura horizontal é forte determinante da quantidade total de nutrientes ingeridos a longo

prazo. Escolhas incorretas em nível de estação alimentar (e.g., se posicionar em uma estação alimentar cuja oferta de forragem seja muito baixa), escala na qual predomina o efeito da estrutura vertical, são de muito menor impacto e prejuízo que posicionamentos incorretos em nível de sítio de pastejo (local inteiro com baixa oferta de forragem). Correções nesta escala imprimem forte penalização em termos de energéticos ao animal (deslocamento, ingestão, etc.).

### Como a estrutura afeta o comportamento ingestivo?

O comportamento ingestivo de um animal em pastejo pode ser descrito por variáveis que compõem o processo de pastejo. Sendo assim, o consumo total de forragem de um determinado animal em pastejo é o resultado do acúmulo de forragem consumida em cada ação de pastejo, o bocado, e da freqüência com que os realiza ao longo do tempo em que passa se alimentando (Figura 3).

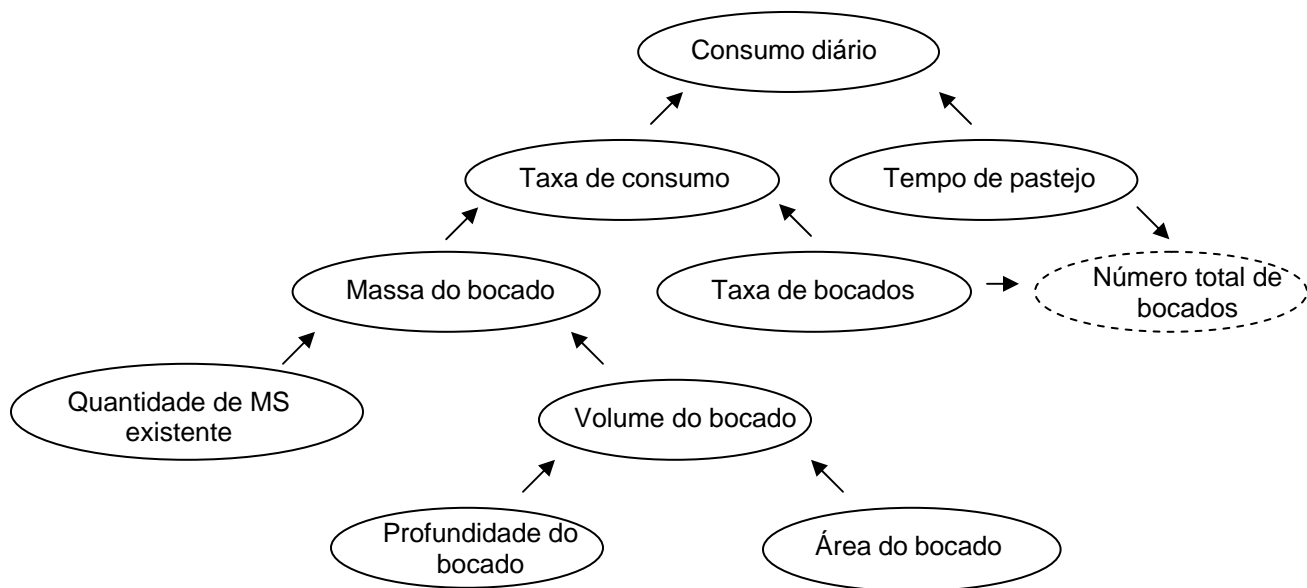


Figura 3. Componentes do comportamento ingestivo de um animal em pastejo (Cangiano, 1999)

A resposta clássica destes parâmetros em relação à oferta de forragem foi demonstrada por Penning (1986). Ao mesmo tempo que se diminui a massa de forragem na pastagem, a massa de cada bocado também diminui refletindo a condição de baixa forragem disponível. Nestas situações, os animais aumentam o tempo em pastejo e a taxa de bocados. Apesar disto, o consumo diminui na medida em que a diminuição da massa de cada bocado não consegue ser “compensada” pelo aumento na freqüência dos mesmos. A posterior distinção dos diferentes movimentos mandibulares entre movimentos de apreensão e de mastigação demonstrou que o número total destes movimentos permanece quase inalterado, havendo, contudo, um aumento do número de movimentos de apreensão e uma diminuição do número de mastigações quando ocorre uma diminuição da disponibilidade de



forragem (Penning *et al.*, 1994). Portanto, a massa do bocado é, na maioria das vezes, a principal determinante da quantidade de alimento consumida por um animal em pastejo (Hodgson *et al.*, 1994; Cosgrove, 1997).

Hodgson *et al.* (1997) sintetizaram, assim, o estado atual de conhecimento sobre o efeito da estrutura da pastagem nas dimensões do bocado:

- 1) A massa do bocado é influenciada fundamentalmente pela resposta da profundidade do bocado à altura da pastagem, ou seja, estas variáveis freqüentemente apresentam uma relação de proporcionalidade ao longo de uma ampla variação de alturas de pastagem.
- 2) A área do bocado é menos sensível do que a profundidade do bocado em resposta às características da pastagem.
- 3) A taxa de bocado, de forma geral, é negativamente relacionada à massa do bocado, indicando o aumento da importância de movimentos mandibulares de manipulação (apreensão e mastigação) à medida em que a massa do bocado aumenta.
- 4) A despeito da associação geralmente negativa entre massa do bocado e taxa de bocado, a taxa de consumo no curto prazo ainda tende a aumentar progressivamente como uma função assintótica da massa do bocado.

Informações obtidas em condições de pastagens temperadas, campos nativos ou com forrageiras arbustivas induzem a uma generalização das respostas acima descritas (Hodgson *et al.*, 1997).

Sempre que se abordam estas relações entre a estrutura da pastagem e o processo de pastejo dos animais, questiona-se sobre a existência de informações em pastagens tropicais. Elas são raras. Os trabalhos de Stobbs (1973 a,b) indicaram que, em pastagens tropicais, a densidade volumétrica e a relação folha/colmo teriam importância mais relevante na determinação do comportamento ingestivo dos animais quando comparado a pastagens temperadas. No entanto, esta evidência nunca foi suficientemente testada. Hodgson (1983) já afirmava que a influência da densidade de forragem sobre a massa do bocado em pastagens tropicais ainda não permitia conclusões mais generalizadas, pois a estrutura das plantas estudadas até então não era fundamentalmente diferente (Tabela 2).

Tabela 2. Características estruturais de pastagens tropicais e temperadas e massa do bocado (modificado de Hodgson, 1983).

| <b>Características</b>  | <b>Pastagens Tropicais (n=31)</b> | <b>Pastagens Temperadas (n=32)</b> |
|---|-----------------------------------|------------------------------------|
| Matéria seca total (t/ha)   | 4,1 (2,12) <sup>1</sup>           | 4,0 (1,92)                         |
| Matéria seca de folhas verdes (t/ha)  | 2,0 (1,15)                        | 1,5 (0,60)                         |
| Altura (cm)   | 39,0 (28,0)                       | 34,0 (21,0)                        |
| Densidade da matéria seca total (mg/cm <sup>3</sup> )                           | 1,2 (0,79)                        | 1,3 (0,36)                         |
| Densidade da matéria seca de folhas verdes (mg/cm <sup>3</sup> )                | 0,5 (0,27)                        | 0,6 (0,3)                          |
| Densidade da matéria seca total na superfície da pastagem (mg/cm <sup>3</sup> ) | 0,2 (0,20)                        | 0,3 (0,19)                         |
| Densidade da matéria seca de  | 0,08 (0,07)                       | 0,15 (0,07)                        |

|   |            |            |
|---|------------|------------|
| folhas verdes total na superfície da pastagem (mg/cm <sup>3</sup> ) |            |            |
| Peso do bocado (mg de matéria orgânica/kg de peso vivo)             | 1,0 (0,73) | 2,0 (0,98) |

<sup>†</sup>Valores em parênteses se referem ao desvio padrão

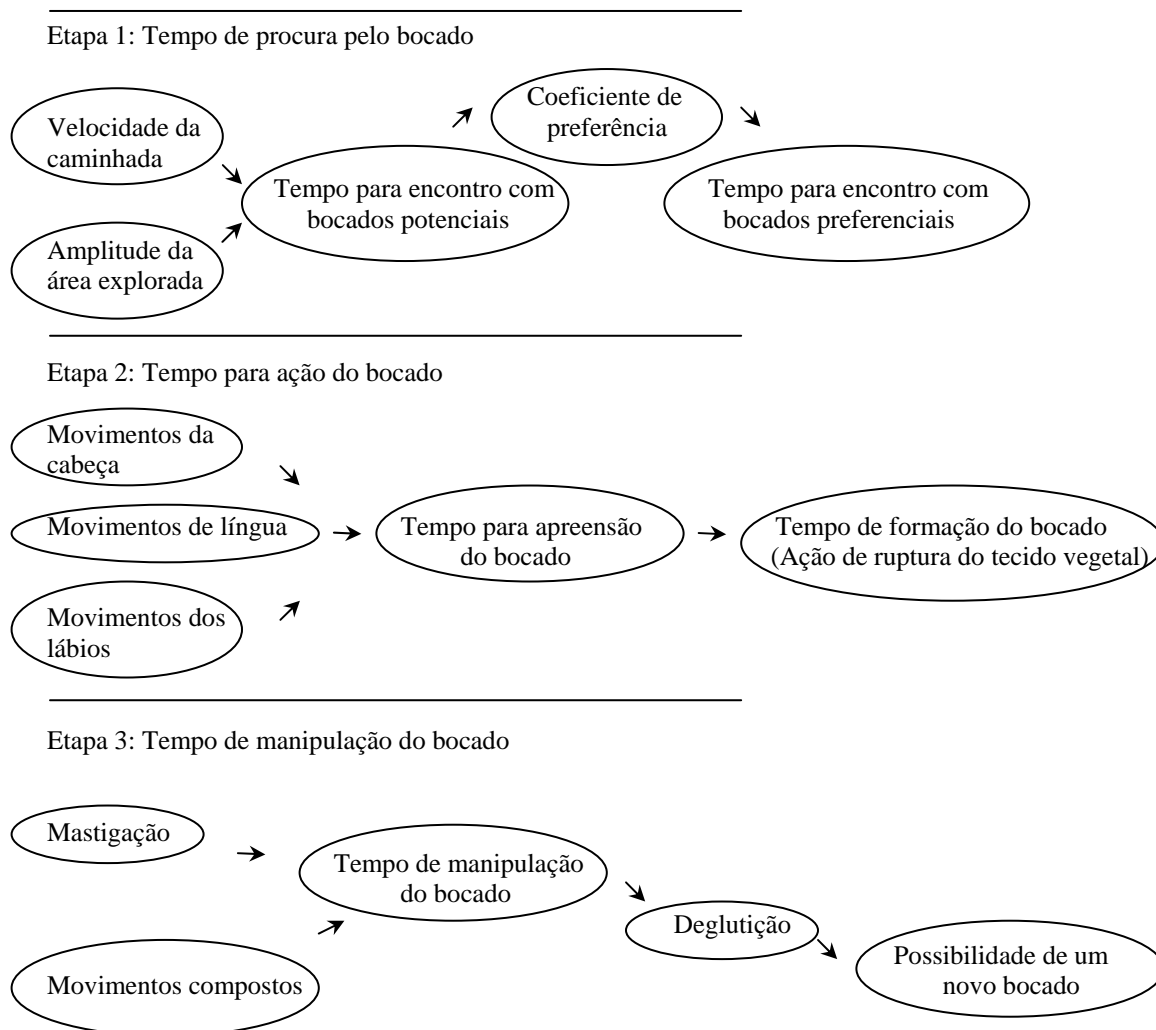
Recentemente, Sollenberger e Burns (2001) pouco avançaram na elucidação dos fenômenos ao reportarem que a diferença não estaria na forragem total, mas sim no estrato mais superior e em relação à proporção de folhas e densidade da matéria seca, como em parte já havia sido explorado por Hodgson (1983), se observarmos a Tabela 2. Sollenberger e Burns (2001) afirmam: “A maneira com que as folhas são apresentadas aos animais e o grau com que estas podem ser apreendidas em separado do colmo e do material morto de baixa digestibilidade são de grande significância em pastagens baseadas em espécies C4”. Na verdade, estas características são importantes em qualquer tipo de pastagem, mas o que ocorre particularmente em pastagens tropicais é que a gama de variações da estrutura das plantas que se encontra é muito maior. Até o momento, além de poucos os trabalhos com espécies C4, há um enfoque na procura da causa e da identificação das consequências da estrutura destas plantas mas sem compreensão do processo. A interessante pista deixada por Stobbs, quando o mesmo se referiu ao impacto da densidade das plantas no consumo de forragem, acreditamos, seja um efeito indireto da estrutura. A proposta do mecanismo pelo qual o consumo é afetado em tais situações passa pela compreensão do pastejo como processo tempo-dependente.

### **Em direção a uma compreensão do pastejo como um processo tempo-dependente**

Os animais, quando em pastejo, realizam uma série de atividades, dentre as quais se destacam o pastejo, a ruminação, o descanso, a vigilância, atividades sociais, etc. Todas estas atividades são fundamentais à existência dos animais e nenhuma é desnecessária, embora cada uma tenha diferentes amplitudes de flexibilidade. Portanto, é lógico pensar que, se o tempo é finito (na escala dia ou da vida do animal), e se todas as atividades são essenciais, isto significa uma forma de competição entre as mesmas. Em outras palavras, se há um aumento do tempo total de pastejo por uma razão qualquer (e.g., baixa oferta de forragem) deverá haver uma diminuição proporcional no tempo disponível para uma ou mais atividades. Nesta ótica, a eficiência do uso do tempo é fundamental para os herbívoros domésticos que passam frequentemente 1/3 do seu tempo em busca de alimento. Se os animais têm como objetivo primordial de suas vidas obter nutrientes, evitando de se tornarem nutrientes (Provenza e Launchbaugh, 1999), e transferirem seu código genético às gerações sucessivas (Prache *et al.*, 1998), então o uso eficiente do tempo deve corresponder a um balanço energético positivo como resultado das diferentes atividades e consequente aptidão à reprodução.

Admitindo que, em situações de pastejo, o bocado seja a unidade básica de aquisição de nutrientes, podemos descrever o processo de pastejo, neste nível de resolução, em três etapas, não necessariamente excludentes (Figura 4).

Figura 4. Representação esquemática do pastejo como processo tempo-dependente através de sua unidade básica, o bocado.



A conclusão mais evidente da Figura 4 é que, enquanto um bocado está sendo “processado”, um outro não pode ser realizado. O balanço destes segundos ou milésimos de segundos a mais ou a menos para a “construção” de um bocado é fundamental no tempo total do processo, pois os herbívoros frequentemente são obrigados a executar milhares de bocados por dia, frequentemente 30-70 bocados/min (Carvalho, 1997). Portanto, numa situação hipotética onde, por razões associadas à estrutura da pastagem, haja um aumento de aparentemente ínfimos 0,5 s em cada bocado de um animal que esteja num ritmo 50 bocados/min e um tempo total de pastejo de 450 minutos, isto implicaria num aumento no tempo de pastejo, mantendo o mesmo número total de bocados, de aproximadamente 40%, ou seja, uma elevação do tempo de pastejo para 637 minutos, o que é um tempo de pastejo bastante elevado. Ovelhas em lactação pastejam 582 min/dia e ovelhas secas pastejam 478 min/dia; enquanto que vacas secas pastejam 451 min/dia, vacas em lactação passam 583

min/dia pastejando (Penning et al., 1998). Difícilmente bovinos e ovinos ultrapassam um teto de 720 minutos em pastejo.

Este exemplo hipotético serve apenas para exemplificar como o impacto que um pequeno aumento no tempo necessário aos processos em escala inferior influe sobre os processos nas escalas superiores. Na realidade os animais têm uma série de mecanismos a disposição que os ajudam em situações onde o consumo diminui (vide Carvalho, 1999).

Como afirmado anteriormente, as etapas listadas na Figura 4 não são mutuamente excludentes. O tempo de procura em pastagens cultivadas é assumido como nulo por muitos modelos, uma vez que o animal é capaz de proceder a mastigação enquanto realiza a procura do próximo bocado. Roguet *et al.* (1998) afirmam que, em situações de abundância de forragem, a taxa de encontro com os *patches* preferidos não se constitui num fator limitante, situações estas nas quais os animais têm altas taxas de ingestão e mastigam bocados de alta massa enquanto caminham distâncias mais longas, dispensando mais tempo para a procura dos sítios de pastejo preferidos. Em pastagens heterogêneas, a seleção de patches pode aumentar de forma considerável a distância caminhada pelo animal na procura por sua dieta (Stuth, 1991). Porém, os animais são capazes de manipular as variáveis da etapa 1 em resposta à estrutura da pastagem, pois os mesmos tentam compensar este tempo caminhando mais rapidamente entre os patches (Dumont et al., 1998). Uma diminuição na quantidade de forragem disponível faz com que ovelhas caminhem menos entre estações alimentares sucessivas e aumentem o número de estações alimentares visitadas (Prache e Roguet, 1996). Já em ambientes onde o recurso forrageiro se apresenta de forma não contínua no espaço, como por exemplo em vegetações como as do tipo que ocorrem em ambientes semi-áridos, este tempo pode passar a ser importante. Mesmo em pastagens cultivadas, como por exemplo no pastagens tropicais no período seco, onde há uma grande concentração de material senescente no perfil da pastagem e baixa oferta de lâminas verdes, pode haver um aumento bastante importante no tempo de encontro com bocados preferenciais na medida em que o coeficiente de preferência aumentaria, hipoteticamente.

A etapa 2 é composta por uma série de movimentos que visam, essencialmente, ampliar a área de captação de tecidos foliares (área do bocado) e apreendê-los. Quanto menor a altura das plantas e mais densa é a pastagem, menos efetiva é a capacidade dos animais de ampliarem a quantidade de forragem trazida até a boca (Laca *et al.*, 1992). Em pastagens como as do tipo C4 eretas, a dispersão espacial das lâminas poderia aumentar em muito o tempo necessário à sua captura. Além disto, esta captura da lâmina individual pode ocorrer não somente pela baixa densidade delas no plano superior da pastagem, mas também por uma relação desfavorável entre as dimensões da maxila e do comprimento e largura das lâminas foliares (Castro e Carvalho, dados não publicados).

Em bovinos as etapas 2 e 3 são parcialmente sobrepostas pois os mesmos têm a mastigação acoplada ao processo de apreensão, sendo que estes movimentos acontecem em maior ou menor grau em função da magnitude da massa do bocado (Laca *et al.*, 1993b). Em ovinos onde não se observam movimentos compostos de apreensão e mastigação, os animais têm um número total de movimentos mandibulares pouco variável e o animal aloca mais movimentos de um ou outro tipo em resposta à estrutura da vegetação. De forma geral, maior a altura e maior a massa de forragem, menor o número de movimentos de apreensão e maior os de mastigação (Penning *et al.*, 1994).

Para se ter uma idéia do quanto os animais podem otimizar os processos 1,2 e 3, e os limites desta otimização, um ovino submetido a jejum e com forragem de alta qualidade e abundante obtém no máximo 7 g de MS/min de pastejo (Ungar, 1996), o que significaria a máxima capacidade em processar o alimento nas condições descritas pelo autor. Os ovinos atingiriam esta velocidade de ingestão a um ritmo máximo de 0,2 g de MS/bocado.

Carvalho *et al.* (2001, neste Congresso) trabalharam na hipótese que, particularmente em pastagens tropicais, a etapa 2 poderia ser limitante no consumo dos animais, principalmente em situações de alta oferta de forragem e/ou com alto acúmulo de material senescente no perfil da pastagem. Nesta situação, a dispersão espacial das folhas poderia limitar a ingestão de forragem não por falta de densidade, e sim, por um aumento no tempo necessário ao processo de captura da folha até a boca do animal. Utilizando borregas em pastagens de capim Tanzânia, os autores observaram a resposta clássica da massa do bocado em função da altura da pastagem, ou seja, quanto maior a altura, maior a massa até se atingir uma assíntota (Figura 5).

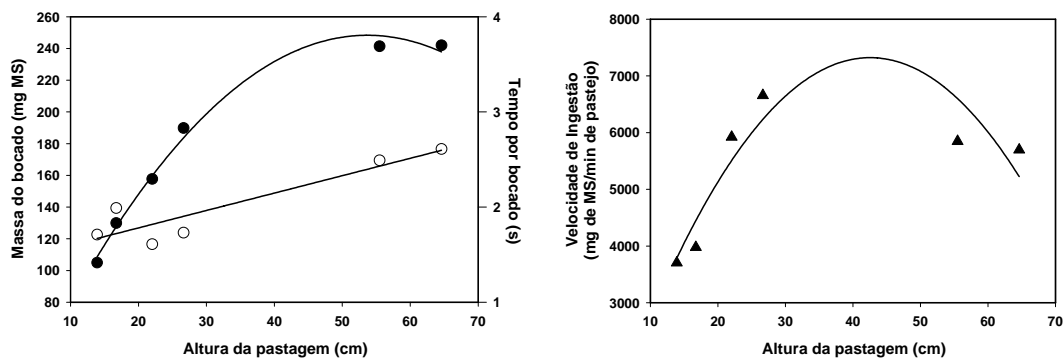


Figura 5. Comportamento ingestivo de borregas em pastagens de capim Tanzânia com diferentes alturas (massa do bocado (●), tempo por bocado (○) e velocidade de ingestão (▲)).

No entanto, quanto mais alta a pastagem, maior foi o tempo necessário para realização de cada bocado (aumentos de até 40 %), descrito por uma função linear. Isto decorre do aumento nos tempos de manipulação e mastigação da forragem até a deglutição. O provável maior número de movimentos manipulativos em situações de alta massa do bocado está de acordo com o presumido por Ungar (1996), ou seja, o número de movimentos de manipulação estaria mais associado à estrutura da pastagem do que com a massa do bocado. As condições das alturas superiores no trabalho de Carvalho *et al.* (2001) corresponderam à existência de folhas acima da cabeça dos animais, exatamente como acontece, com as devidas proporções, na entrada dos animais em pastejo rotativo com tropicais eretas, onde os animais são obrigados, muitas vezes, a colher quase folha por folha, num pastejo do tipo “espaguete”.

O tempo por bocado é dado pela função  $TB = a + bMB$ , onde “a” seria o tempo de apreensão de cada bocado, independente da massa do bocado, e “bMB” seria o tempo de

mastigação proporcional à massa do bocado (Prache e Peyraud, 1997). Os modelos em pastagens temperadas têm assumido um tempo fixo para a apreensão da forragem (vide Parsons *et al.*, 1994a), e as observações de Carvalho *et al.* (2001) indicam que este pode não ser o caso para pastagens tropicais. Como consequência do aumento no tempo de processamento da forragem para deglutição, a velocidade de ingestão diminui em situações de pastagens muito altas, indicando a possibilidade de uma restrição de consumo em situações de elevadas ofertas de forragem (a se verificar em função da flexibilidade de aumentos no tempo de pastejo).

### **Aplicações de uma abordagem analítica e funcional ao processo de pastejo no entendimento de como a estrutura da pastagem afeta o consumo**

Tem se associado a diminuição do ganho por animal em ofertas de forragem acima do ótimo à diminuição da qualidade da forragem, fruto da baixa eficiência de utilização da pastagem e acúmulo de material senescente. Os resultados acima apontam para a possibilidade de que a diminuição do desempenho animal também possa ser fruto de uma diminuição do consumo, à medida em que a forragem se torna cada vez mais dispersa no espaço, entremeada a materiais senescentes, o que aumentaria o tempo necessário à realização de cada bocado.

Pastagens tropicais apresentam lâminas foliares longas, fazendo com que os animais adotem uma estratégia de pastejo tipo “espaguete” para sua captura. É interessante pensar a hipótese de que, em situações tais como a utilização de vacas de leite em pastagens de capim-elefante sob pastejo rotativo, os animais possam ter o seu consumo limitado em duas fases. No início do período de ocupação, as plantas estão numa altura freqüentemente acima dos animais, fruto do crescimento ocorrido ao longo do período de descanso. Nesta situação os animais poderiam estar limitados pois a dispersão espacial da forragem aumentaria demasiadamente o seu custo de captura em termos de tempo do processo. À medida em que se aproxima o final do período de ocupação, o consumo passaria a estar limitado pela própria diminuição na oferta de lâminas.

O exemplo com pastejo rotativo é mais simples de se compreender. No entanto, é preciso esclarecer que o método de pastejo em si tem pouco efeito direto sobre o processo de apreensão da forragem. Tudo se resume numa relação direta entre a estrutura da pastagem e as dimensões do bocado. Wade e Carvalho (2000) argumentam que a desfolhação em nível de perfilhos individuais é função direta das densidades de animais empregadas, indiferente dos métodos de pastejo. A despeito das diferentes estruturas, com perfilhos altos, grandes e pouco numerosos no pastejo rotativo, ou perfilhos pequenos, finos e numerosos no pastejo contínuo, gerados pelo fenômeno de tamanho-densidade dependente dos perfilhos, denominado lei da auto-compensação (vide Matthew *et al.*, 1995), a profundidade do bocado é função apenas da altura das plantas (relação linear positiva), independente do método. Além da intensidade da desfolhação ser indiferente, a freqüência também guarda relação apenas com a densidade de animais, não com o método.

Os animais colhem a pastagem por estratos (Carvalho e Prache, dados não publicados), com preferência lógica pelos estratos superiores onde se encontram, de forma geral, a forragem de melhor qualidade. Para fins de simplificação, pensemos o volume de um bocado com uma determinada profundidade e área, na forma de um cilindro. A cada bocado

que um animal desfere, um cilindro de forragem é retirado. Admitamos, agora, que cada um destes cilindros tenha uma altura constante em relação à altura das plantas. Para assumir isto podemos nos basear no que se denomina de conceito da proporcionalidade constante da remoção de forragem (Hodgson *et al.*, 1994), onde a profundidade do bocado é uma constante proporcional à altura das plantas, fenômeno verificado nas mais diferentes espécies animais e nos mais diferentes tipos de vegetação (Black e Kenney, 1984; Mursan *et al.*, 1989; Burlinson *et al.*, 1991; Wade, 1991; Hughes e Gallagher, 1993; Betteridge *et al.*, 1994; Edwards *et al.*, 1995; Gordon *et al.*, 1996; Carvalho *et al.*, 1999), inclusive em pastagens tropicais altas (sorgo de 80,0 cm) como as condições em que trabalharam Galli *et al.* (1998).

Por último admitamos que a área do bocado diminui linearmente com a densidade da pastagem e aumenta de forma quadrática com a sua altura (Gordon e Lascano, 1993). Em pastagens mais altas e de menor densidade, o movimento de língua dos bovinos são mais eficazes em aumentar a área do bocado. Os perfilhos são suficientemente compridos para serem trazidos à mandíbula do animal. À proporção em que a massa de forragem diminui e que a densidade volumétrica do estrato pastejado aumenta, uma vez que o animal pasteja mais rente ao solo, a frequência e amplitude dos movimentos de língua diminuem, além de haver maior “escape” de perfilhos da mandíbula após apreensão (Demment e Laca, 1993).

Uma vez assumido as relações acima mencionadas entre a estrutura da pastagem e as dimensões do bocado, retomemos o exemplo hipotético das vacas em pastejo rotativo (desfolha progressiva), porém, em pastagens de menor altura para simplificar o entendimento do efeito das sucessivas estruturas que o animal encontra sobre o consumo de forragem. Num primeiro momento, os animais procuram e consomem o primeiro estrato da vegetação. Este estrato é de alta qualidade e é onde as massas do bocado são maiores (maior altura, maior o cilindro e mais forragem está nele contida). À medida em que os animais pastejam e que consomem o primeiro estrato, mais ele vai se tornando raro de ser encontrado. A seleção pelo primeiro estrato vai se tornando difícil pois a taxa de encontro com o mesmo decresce à medida em que é pastejado. Os animais passam então a ter que consumir o segundo estrato, de menor qualidade, de menor altura e em geral mais denso. Os cilindros “apanhados” do segundo estrato são menores fruto da diminuição da altura das plantas (profundidade do bocado menor) e da diminuição da área do bocado em resposta ao aumento da densidade da forragem, acarretando uma diminuição da massa do bocado. Neste momento, todo o primeiro estrato já foi consumido e o segundo se torna também raro de encontrar. Num pastejo rotativo, de forma geral, os animais ainda permanecem no potreiro e um terceiro estrato, próximo ao solo, se apresenta ao animal. Ainda mais denso e de menor altura, os cilindros de forragem apanhados pelo bocado são muito pequenos e a massa do bocado diminui drasticamente.

Os animais podem ou não atingir um estrato fisicamente impossível de ser pastejado em função do tempo de ocupação determinado no ciclo de pastejo do método rotativo. Este estrato tem sido admitido como sendo de aproximadamente 1,0 cm (Ungar e Noy-Meir, 1988). A pastagem na ótica acima apresentada poderia ser descrita ou imaginada num modelo conceitual como sendo composta por uma série de cilindros que se apresentariam disponíveis aos animais, cada um destes cilindros representando diferentes massas de bocado potenciais, com diferentes concentrações de nutrientes. O desempenho animal será função da oferta de “bons cilindros” que disponibilizamos ao animal em pastejo.

Podemos imaginar que, em pastejo contínuo, os animais colhem essencialmente os cilindros do primeiro estrato. O intervalo de tempo entre duas desfolhas sucessivas em pastejo contínuo é diretamente dependente da lotação, podendo chegar a até 30 dias (Milne e Fisher, 1993). Tendo possibilidade de se deslocar, o animal procura novos cilindros do primeiro estrato, enquanto que o intervalo de desfolha no sítio onde havia anteriormente pastejado “transforma”, através da rebrota, o segundo estrato que havia ficado (resíduo) em um novo primeiro estrato disponível ao animal. Antes de se concluir apressadamente que o consumo em pastejo contínuo seja muito superior ao obtido em pastejo rotativo, devemos nos lembrar que a altura total da pastagem em pastejo contínuo é, em geral, menor. No entanto, é bem aceito o fato de que o desempenho animal (individual) em pastejo contínuo seja superior, na maioria das vezes, ao observado em pastejo rotativo (Maraschin, 1986).

Esta é uma explicação funcional do efeito da estrutura das pastagens no desempenho animal, como por exemplo o conhecido fenômeno de flutuação na produção de leite com animais em pastejo rotativo (Blaser *et al.*, 1986). As maiores produções de leite se verificam no início do período de ocupação do potreiro (alta oferta de cilindros de primeiro estrato), e as menores na transição entre o potreiro anterior e o próximo potreiro da seqüência de uso (consumo dos cilindros do último estrato). A apresentação do bocado como um cilindro é, na verdade, uma simplificação (Ungar, 1996) pois o seu formato é muito mais complexo. Da mesma forma, a estrutura das pastagens nas quais os animais envolvem os cilindros também são complexas. No entanto, os fenômenos acima descritos conferem à profundidade do bocado o grau de variável mais determinante da massa do bocado e, conseqüentemente, do consumo forragem (Carvalho, 1997). A altura das plantas é, portanto, uma variável estrutural que se constitui num bom indicador da quantidade de “bons cilindros” disponíveis ao animal e da possibilidade dele estar se alimentando na máxima capacidade de ingestão.

### Considerações finais

A importância de se conhecer as relações vigentes na interface planta-animal está em que, uma vez conhecidas as variáveis determinantes da otimização do uso da pastagem, possamos criar, então, ambientes (pastagens ou estruturas) que não venham a limitar o animal no emprego de suas estratégias de pastejo. Uma boa questão a ser refletida é se não temos associado em demasia o menor desempenho animal em pastagens tropicais à sua reconhecida menor qualidade quando comparado às pastagens temperadas. A nutrição clássica ensina duas fases de limitação de consumo, uma dita física e outra metabólica. Isto levou autores (e.g., Poppi *et al.*, 1987) a interpretarem a resposta funcional como uma fase ascendente, limitada por fatores não nutricionais (e.g., oferta de forragem), e uma segunda fase assintótica, limitada por fatores nutricionais (e.g., fibra). Este dogma nos tem, talvez, levado a aceitar pífios desempenhos em pastagens tropicais porque o consumo estaria limitado pela taxa de passagem do alimento através do trato digestivo, como reflexo dos elevados teores de fibra que são uma característica deste grupo de plantas. Este trabalho ressalta a possibilidade de que, mesmo nesta segunda fase, fatores não nutricionais possam forçar a estabilização do consumo, e mesmo diminuí-lo, sem que o rúmen esteja repleto de forragem. Há que se pensar que existem fatores muito importantes que podem limitar o consumo dos animais em pastejo e que ocorrem **antes** que a forragem atinja o rúmen. Isto não diminui a importância dos aspectos qualitativos no desempenho dos animais mas



significa que o efeito da pastagem no processo de pastejo deva ser, no mínimo, melhor compreendido. Abre-se com isto a possibilidade de imaginarmos, através do manejo, **manipular a estrutura das pastagens** visando otimizar a colheita de forragem em pastejo e, conseqüentemente, maximizar a produção animal através da criação de ambientes de pastejo mais favoráveis.

Por último, propõe-se que a variável tempo possa ser pensada como integradora global dos processos de ingestão e de digestão de forragem, na medida em que possamos expressar todo o processo de aquisição de nutrientes numa base única (g de nutrientes/unidade de tempo ?) , permitindo refletir em todo processo de forma contínua.

### Referências bibliográficas

- ARIAS, J.E.; DOUGHERTY, C.T.; BRADLEY, N.W.; CORNELIUS, P.L.; LAURIAULT, L.M. Structure of tall fescue swards and intake of grazing cattle. **Agronomy Journal**, v.82, p.545-548. 1990.
- BELOVSKY, G.E., FRYXELL, J., SCHMITZ, O.J. Natural selection and herbivore nutrition: optimal foraging theory and what it tells us about the structure of ecological communities. In: JUNG, H.J.G., FAHEY Jr., G.C. (Eds.). **Nutritional Ecology of Herbivores**. Proceedings of the Vth International Symposium on the nutrition of herbivores. San Antonio, USA. 1999. p.1-70.
- BETTERIDGE, K. *et al.* Rate of removal of grass from mixed pastures by cattle, sheep and goat grazing. **Proceedings of New Zealand Grassland Association**, v.56, p.61-65, 1994.
- BLACK, J.L., KENNEY, P.A. Factors affecting diet selection by sheep. II. Height and density of pasture. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.35, p.565-578, 1984.
- BLASER, R.E.; HAMMES Jr., R.C.; FONTENOT, J.P.; BRYANT, H.T.; POLAN, C.E.; WOLF, D.D.; McCLAUGHERTY, F.S.; KLINE, R.G.; MOORE, J.S. **Forage Animal Management Systems**, Bulletin 86-7, Virginia Agricultural Experiment Station, 1986, 90 p.
- BRISKE, D.D. Developmental morphology and physiology of grasses. In: HEITSCHMIDT, R.K., STUTH, J.W. **Grazing management: An ecological perspective**. Oregon: Timber Press, 1991. p.85-108.
- BRISKE, D.D. Strategies of plant survival in grazed ecosystems: A functional interpretation. In: HODGSON, J., ILLIUS, A.W. (Eds.). **The Ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p.37-68.
- BRISKE, D.D.; HEITSCHMIDT, R.K. An ecological perspective. In: HEITSCHMIDT, R.K., STUTH, J.W. **Grazing management: An ecological perspective**. Oregon: Timber Press, 1991. p.11-26.
- BULLOCK, J.M. Plant competition and population dynamics. In: HODGSON, J., ILLIUS, A.W. (Eds.). **The Ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p.69-100.
- BURLINSON, A.J., HODGSON, J., ILLIUS, A.W. Sward canopy structure and the bite dimensions and bite weight of grazing sheep. **Grass and Forage Science**. v.46, p.29-38, 1991.
- CANGIANO, C.A. **Conpast 3.0, programa de computación para la estimación del consumo de bovinos em pastoreo**. 1999, 228 p.

- CARRÈRE, P., LOUAULT, F., SOUSSANA, J.F., PICHON, P. Defoliation of a grass (*Lolium perenne* L.) and clover (*Trifolium repens* L.) mixture continuously grazed by sheep. In: INTERNATIONAL RANGELAND CONGRESS, 5, 1995, Salt Lake City. **Proceedings...** p.80-81.
- CARRÈRE, P., LOUAULT, F., CARVALHO, P.C.F., LAFARGE, M., SOUSSANA, J.F. How does the vertical and horizontal structure of a perennial ryegrass and white clover influence grazing? **Grass and Forage Science**. (2001, in press)
- CARVALHO, P.C.F. A estrutura da pastagem e o comportamento ingestivo de ruminantes em pastejo. In: JOBIM, C.C., SANTOS, G.T., CECATO, U. (Eds.). SIMPÓSIO SOBRE AVALIAÇÃO DE PASTAGENS COM ANIMAIS, 1, Maringá-PR. 1997. p. 25-52.
- CARVALHO, P.C.F., LOUAULT, F., LAFARGE, M. Effect of species horizontal distribution on defoliation of ryegrass-clover swards grazed by sheep. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 18, Winnipeg, Canada. 1997. ID 1429.
- CARVALHO, P.C.F., PRACHE, S., MORAES, A. Profundidade do bocado de ovinos em pastagens de Dactilis e Festuca. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, Anais..., 35, Botucatu-SP. 1998. V.II.p.215-217.
- CARVALHO, P.C.F., PRACHE, S., ROGUET, C., LOUAULT, F. Defoliation process by ewes of reproductive compared to vegetative swards. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE NUTRITION OF HERBIVORES, 5, San Antonio, USA. 1999. **Proceedings...** CD-ROM.
- CARVALHO, P.C.F., POLI, C.H.E.C., NABINGER, C., MORAES, A. Comportamento ingestivo de bovinos em pastejo e sua relação com a estrutura da pastagem. In: FERRAZ, J.B.S. (Ed). PECUÁRIA 2000: A PECUÁRIA DE CORTE NO III MILÊNIO. Pirassununga, **Anais...** 2000. CD-ROM.
- CHAPMAN, D; LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17, 1993, Palmerston North. **Proceedings...** p.95-104.
- CLARKE, J.L., WELCH, D., GORDON, I.J. The influence of vegetation pattern on the grazing of heather moorland by red deer and sheep. I. The location of animals on grass/heather mosaics. **Journal of Applied Ecology**, v.32, p.166-176, 1995.
- COSGROVE, G.P. Grazing behaviour and forage intake. In: GOMIDE, J.A. (Ed.). SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO, 1, 1997, Viçosa-MG. **Anais...** p.59-80.
- DEMMENT, M.W., LACA, E.A. The grazing ruminant: Models and experimental techniques to relate sward structure and intake. In: WORLD CONFERENCE ON ANIMAL PRODUCTION, 7, 1993, Edmonton. **Proceedings...** p.439-460.
- DITTRICH, J.R. **Relação entre a estrutura da pastagem e o processo de pastejo com equinos**. Curitiba.2001. 102p. Tese de Doutorado. UFPR.
- DUMONT, B, DUTRONC, A., PETIT, M. How readily will sheep walk for a preferred forage? *Journal of Animal Science*, v.76, p.149-159, 1998.
- EDWARDS, G.R., et al. Relationship between vegetation state and bite dimensions of sheep grazing contrasting plant species and its implications for intake rate and diet selection. **Grass and Forage Science**, v.50, p.378-388, 1995.

- GALLI, J.; CANGIANO, C.; PECE, M.; DICHIO, L.; ROZSYPALEK, S. Dimensiones del bocado em uma defoliación progresiva em verdeos de verano. I. Profundidad del bocado. **Revista Argentina de Producción Animal**, v.18, p.92-93. 1998.
- GARCIA, J.A. **Estructura del Tapiz de Praderas**. INIA, Serie Técnica nº 66, 1995, 9 p.
- GORDON, I.J.; ILLIUS, A.. Foraging strategy: From monoculture to mosaics. In: SPEEDY, A.W.(Ed.). **Progress in sheep and goat research**. Wallingford: CAB International, 1992. p.153-178.
- GORDON, I.J., LASCANO, C. Foraging strategies of ruminant livestock on intensively managed grassland: Potencial and constrains. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17, 1993, Palmerston North. **Proceedings...** p.681-690.
- GORDON, I.J., ILLIUS, A.W., MILNE, J.D. Sources of variation in the foraging efficiency of grazing ruminants. **Functional Ecology**, v.10, p.219-226, 1996.
- HOBBS, N.T. Responses of large herbivores to spatial heterogeneity in ecosystems. In: JUNG, H.J.G., FAHEY Jr., G.C. (Eds.). **Nutritional Ecology of herbivores**. Proceedings of the Vth International Symposium on the nutrition of herbivores. San Antonio, USA. 1999. p.97-129.
- HODGSON, J. La relación entre la estructura de las praderas y la utilización de las plantas forrajeras tropicales. In: Paladines, O.; Lascano, C. **Germoplasma forrajero bajo pastoreo em pequeñas parcelas**. CIAT, 1983. P.33-48.
- HODGSON, J. **Grazing management: science into practice**. Longman Handbooks in Agriculture. 203p. 1990.
- HODGSON, J., CLARK, D.A., MITCHELL, R.J. Foraging behavior in grazing animals and its impact on plant communities. In: FAHEY, G.C. (Ed.). **Forage quality, evaluation and utilization**. Based on the National Conference on Forage Quality, Lincon: American Society of Agronomy. 1994. p.796-827.
- HODGSON, J., COSGROVE, G.P., WOODWARD, S.J.R. Research on foraging behavior: progress and priorities. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 18, 1997, Winnipeg. **Proceedings...** 1997. CD-ROM.
- HUGHES, T.P., GALLAGHER, J.R. Influence of sward height on the mechanics of grazing and intake rate by racehorses. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17, 1993, Palmerston North. **Proceedings...** p.1325-1326.
- LACA, E.A. Modelling spatial aspects of plant-animal interactions. In: HODGSON, J.; LEMAIRE, G.; MORAES, A.; CARVALHO, P.C.F.; NABINGER, C. (Eds.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. CAB International, 2000. p.209-231.
- LACA, E.A., DEMMENT, M.W. Herbivory: the dilemma of foraging in a spatially heterogeneous food environment. In: PALO, R.T., ROBBINS, C.T.(Eds.). **Plant defenses against mammalian herbivory**. CRC, Boca Raton, 1991. P.29-44.
- LACA, E.A. , LEMAIRE, G. Measuring sward structure. In: In: t'MANNETJE, L., JONES, R.M., (Ed.). **Field and laboratory methods for grassland and animal production research**. Wallingford: CAB International, 2000. p.103-122.
- LACA, E.A., ORTEGA, I.M. Integrating foraging mechanisms across spatial and temporal scales. In: INTERNATIONAL RANGELAND CONGRESS, 5, 1995, Salt Lake City. **Proceedings...** p.129-132.
- LACA, E.A. *et al.* Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. **Grass and Forage Science**, v.47, p.91-102, 1992.

- LACA, E.A. *et al.* Field test of optimal foraging with cattle: the marginal value theorem successfully predicts patch selection and utilisation. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17, 1993a, Palmerston North. **Proceedings...** p.709-710.
- LACA, E.A. *et al.* A conceptual model to explain variation in ingestive behavior within a feeding patch. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17, 1993b, Palmerston North. **Proceedings...** p.710-712.
- LEMAIRE, G. Ecophysiology of grasslands: dynamics aspects of plant populations in grazed swards. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 19, 2001, São Pedro. **Proceedings...** p.29-37.
- LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue fluxes 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.
- LESAMA, M.F., CARVALHO, P.C.F., MORAES, A., HAZARD, L. Estrutura da pastagem e profundidade do bocado de vacas leiteiras: Efeito da espécie forrageira e da aplicação de nitrogênio. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, **Anais...**, 36, Porto Alegre-RS. 1999. CD-ROM.
- L'HUILLIER, P.J.; POPPI, D.P.; FRASER, T.J. Influence of structure and composition of ryegrass and prairie grass-white clover swards on the grazed horizon and diet harvested by sheep. **Grass and Forage Science**, v.41, p.259-267, 1986.
- MARASCHIN, G.E. Sistemas de pastejo. 1. In: PEIXOTO, A.M., MOURA, J.C., FARIA, V.P. (Eds.). SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGENS, 8, Piracicaba-SP. 1986. **Anais...** p. 261-290.
- MARÇAL, G.K., CARVALHO, P.C.F., RIBEIRO FILHO, H.M.N., TRINDADE, J.K., SANTOS, R.J., NABINGER, C., POLI, C.H.E.C. Pastagens altas podem limitar a ingestão de forragem dos animais ? In: XII SALÃO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA E IX FEIRA DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, UFRGS, **Anais...**, Porto Alegre, 2000. pg.116-117.
- MARRIOT, C., CARRÈRE, P. Structure and dynamics of grazed vegetation. **Annales de Zootechnie**, v.47, p.359-370, 1998.
- MATTHEW, C. *et al.* A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. **Annals of Botany**, v. 76, p.579-587, 1995.
- MILNE, J.A.; FISCHER, G.E.J. Sward structure with regard to production. In: **Grassland Management and Nature Conservation**. British Grassland Society, 1993, p.33-42. (Occasional Symposium nº 28).
- MILNE, J.A., HODGSON, J., THOMPSON, R., SOUTER, W.G., BARTHAM, G.T. The diet ingested by sheep grazing swards differing in white clover and perennial ryegrass content. **Grass and Forage Science**, v.37, p.209-218, 1982.
- MURSAN, A. *et al.* The influence of sward height on the mechanics of grazing in steers and bulls. **Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production**, v.49, p.233-236, 1989.
- NABINGER, C. Princípios da exploração intensiva das pastagens. In: PEIXOTO, A.M., MOURA, J.C., FARIA, V.P. (Eds.). SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGENS: PRODUÇÃO ANIMAL A PASTO, 13, Piracicaba-SP. 1997. p. 15-95.
- PARSONS, A.J. *et al.* A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in a two-species temperate grassland sward. **Functional Ecology**, v.8, p.187-204, 1994a.

- PARSONS, A.J. et al. Diet preference of sheep: Effects of recent diet, physiological state and species abundance. *Journal of Animal Ecology*, v.63, p.465-478, 1994b.
- PENNING, P.D. Some effects of sward conditions on grazing behavior and intake by sheep. In: GUDMUNDSSON, O. (Ed.). **GRAZING RESEARCH AT NOTHERN LATITUDES**, 1, 1985, Hvanneyri. **Workshop...**, 1986. p.219-226.
- PENNING, P.D, PARSONS, A.J., NEWMAN, J.A., ORR, R.J., HARVEY, A. Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under rotational grazing. **Grass and Forage Science**, v.49, p.476-486, 1994.
- POPPI, D.P., HUGHES, T.P., l'HUILLIER, P.J. Intake of pasture by grazing ruminants. In: NICOL, A.M. (Ed.). **Livestock feeding on pasture**. Hamilton: New Zealand Society of Animal Production, 1987, p.55-64. (Occasional publication, n<sup>o</sup>10).
- PENNING, P.D, PARSONS, A.J., NEWMAN, J.A., ORR, R.J., HARVEY, A. Behavioural and physiological factors limiting intake in grazing ruminants. In: **PASTURE ECOLOGY AND ANIMAL INTAKE**, 3, 1996, Dublin. **Proceedings...** 1998, p.10-20.
- PRACHE, S., ROGUET, C. Influence de la structure du couvert sur le comportement d'ingestion. In: Institut National de la Recherche Agronomique/Rapport d'Activité 1992-1995. 1996. p.22-24.
- PRACHE, S., PEYRAUD, J. Préhensibilité de l'herbe pâturée chez les bovins et les ovins. **INRA Productions Animales**, v.10, p.377-390.1997.
- PRACHE, S., PEYRAUD, J. Foraging behaviour and intake in temperate cultivated grasslands. In: **INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS**, 19, 2001, São Pedro. **Proceedings...** p.309-319.
- PRACHE, S., GORDON, I.J., ROOK, A.J. Foraging behavior and diet selection in domestic herbivores. **Annales de Zootechnie**, v.47, p.335-345, 1998.
- PROVENZA, F. D., LAUNCHBAUGH, K. L. Foraging on the edge of chaos. In: Launchbaugh, K. L., MOSLEY, J. C., SANDERS, K. D. (Eds.). **Grazing behavior of livestock and wildlife**. University of Idaho. p. 1-12. 1999.
- o'REAGAIN, P.J., MENTIS, M.T. The effect of plant structure on the acceptability of different grass species to cattle. **Journal of Grassland Society of South Africa**, v.6, p.163-170, 1989.
- o'REAGAIN, P.J., SCHWARTZ, J. Dietary selection and foraging strategies of animals on rangeland. Coping with spatial and temporal variability. In: **Recent Developments In The Nutrition Of Herbivores**. International Symposium on the nutrition of herbivores, 4, Clermont-Ferrand,1995. p.419-424.
- ROGUET, C., DUMONT,B., PRACHE,S. Selection and use of feeding sites and feeding stations by herbivores: A review. *Annales de Zootechnie*, v.47, p.225-244, 1998.
- SOLLENBERGER, L.E., BURNS, J.C. Canopy characteristics, ingestive behaviour and herbage intake in cultivated tropical grasslands. In: **INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS**, 19, 2001, São Pedro. **Proceedings...** p.321-327.
- STOBBS, T.H. The effects of plant structure on the intake of tropical pastures. I. Variation in the bite size of grazing cattle. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.24, p.809-819, 1973a.
- STOBBS, T.H. The effects of plant structure on the intake of tropical pastures. II. Differences in sward structure, nutritive value, and bite size of animals grazing *Setaria anceps* and

In: MATTOS, Wilson Roberto Soares. (Org.). Anais da XXXVIII Reunião anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Piracicaba, 2001, v. 1, p. 853-871.

*Chloris gayana* at various stages of growth. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.24, p.821-829, 1973b.

STUTH, J.W. Foraging behaviour. In: HEITSCHMIDT, R.K., STUTH, J.W. **Grazing management: An ecological perspective**. Oregon: Timber Press, 1991. p.85-108.

TORRES-RODRÍGUEZ,A.; COSGROVE,G.P.; HODGSON,J.; ANDERSON,C.B. Cattle diet preference and species selection as influenced by availability. **Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production**, v.57, p.197-198, 1997.

UNGAR, E.D. Ingestive behaviour. In: HODGSON, J., ILLIUS, A.W. (Eds.). **The Ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p.185-218.

UNGAR, E:D. ; NOY-MEIR, I. Herbage intake in relation to availability and sward structure: grazing processes and optimal foraging. **Journal of Applied Ecology**, v.25, p.1045-1062, 1988.

WADE, M.H. **Factors affecting the availability of vegetative *Lolium perenne* to grazing dairy cows with special reference to sward characteristics, stocking rate and grazing method**. Rennes, 1991. 70p. Thèse (Docteur en Sciences Biologiques)-U.F.R. Sciences de la vie et de l'environnement, Université de Rennes.

WADE, M.; CARVALHO, P.C.F. Patterns of defoliation and herbage intake on pastures. In: HODGSON, J.; LEMAIRE,G.; MORAES, A.; CARVALHO, P.C.F.; NABINGER, C. (Eds.). **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**. CAB International,2000. p.233-248.