

Características morfoanatômicas associadas à produção de sementes em gramíneas

Francisco Humberto Dübbern de Souza

Introdução

As gramíneas (ou poaceas) constituem um dos mais bem-sucedidos e versáteis grupos do reino vegetal. O grande número de espécies que o compõem (mais de 10.000) e as vastas áreas do globo terrestre por ele ocupadas atestam esses fatos. Em grande parte, esse êxito é assegurado pelas múltiplas formas (sementes¹, colmos, estolões, rizomas) pelas quais podem se propagar e pelo modo apomítico de reprodução apresentado por muitas das suas espécies. Também contribuem para isso os mecanismos que adotam para promover a dispersão temporal da germinação, tais como dormência das sementes e sincronismo precário das etapas do ciclo reprodutivo e a dispersão espacial de sementes (degrana, presença de apêndices nas sementes). De forma isolada, ou, mais frequentemente, associada, essas características contribuem à ampla dispersão, adaptação e sobrevivência dessas espécies.

As espécies perenes utilizadas como pastagens são de extraordinária importância agrícola. No Brasil, elas representam a base da alimentação do maior rebanho comercial de bovinos do mundo. No desenvolvimento de cultivares para pastagens, de um modo geral, tem sido priorizada a produção de talos e de folhas para o consumo dos animais. O desenvolvimento reprodutivo nessas espécies tem grande impacto sobre o desenvolvimento vegetativo. Assim, a presença de colmos florais, com suas inflorescências e suas sementes, está associada à redução da qualidade bromatológica da forragem e tem sido, por essa razão, indesejada.

Entretanto, a história tem mostrado que a amplitude da utilização econômica dessas cultivares está relacionada à disponibilidade de sementes, pois, apesar da possibilidade de uso de propágulos vegetativos (mudas), o plantio de sementes é o método preferido para a formação de pastagens, em especial onde há pouca disponibilidade

¹ Neste texto, o termo “semente” é empregado no sentido agrônomo, referindo-se, botanicamente, à cariopse, que é um fruto seco, indeiscente, típico de gramíneas.

de mão de obra ou onde as áreas a serem cultivadas são extensas. Assim, a popularização de uma determinada cultivar depende não apenas das suas características como produtora de forragem, mas também do seu potencial de produção de sementes, que, por sua vez, está associado à produção de colmos florais.

A produção comercial de sementes desse grupo de plantas se depara ainda com outros problemas, resultantes dos vários mecanismos selvagens de dispersão já mencionados, que se encontram mantidos nas cultivares disponíveis. Apesar de atribuírem inegáveis vantagens adaptativas às espécies, tanto sob condições não antrópicas quanto sob condições de cultivo como pastagens, suas presenças constituem obstáculos à produção comercial de sementes, que, por essa razão, continua a se caracterizar como uma atividade agrícola ineficiente. Os efeitos de tais mecanismos sobre a produção comercial podem ser atenuados por práticas agronômicas especialmente desenvolvidas ou adaptadas. No entanto, os resultados são limitados. O uso de melhoramento genético com esse mesmo propósito, por sua vez, pode se deparar com uma possibilidade de interferência com a produtividade e a qualidade bromatológica da forragem, assim como com a persistência das pastagens.

Desse modo, o objetivo deste trabalho é discutir algumas alternativas de manipulação genética de componentes da produção de sementes em gramíneas tropicais e subtropicais perenes, que possibilitem aumento da eficiência de sistemas comerciais de produção de sementes e, ao mesmo tempo, reduzam o impacto do florescimento sobre a qualidade bromatológica de pastagens formadas com cultivares desse grupo de plantas.

Características da produção de sementes em gramíneas utilizadas como pastagens

A produtividade de sementes em gramíneas é uma característica altamente variável entre espécies e cultivares e resulta de uma complexa interação de fatores genéticos, fisiológicos e ambientais. Nesse grupo de plantas, ela pode ser descrita como um produto dos componentes mostrados na Figura 1, sendo alguns deles altamente influenciados por fatores incontroláveis tais como ventos, chuvas, radiação solar, temperatura, umidade relativa do ar e fotoperíodo (por exemplo, densidade de perfilhos, número de cariopses por inflorescências, grau de maturidade das cariopses e

número de cariopses disponíveis à colheita). Assim, o êxito da produção comercial de sementes depende, entre outros fatores, da escolha de áreas de baixa probabilidade de ocorrência de eventos climáticos extremos e da escolha de cultivares adaptadas a condições locais.

Outros desses componentes, entretanto, podem ser, até certo ponto, agronomicamente manipuláveis. Loch e Ferguson (1999) relataram e discutiram várias formas de fazê-lo. Associações de práticas agrônômicas específicas para cada cultivar, tais como cortes de uniformização, adubação nitrogenada, época de plantio, densidade populacional e distribuição de plantas, entre outros recursos, podem ter efeitos marcantes sobre a densidade (plantas m^{-2}) total de perfilhos e de perfilhos reprodutivos ou férteis. O número de cariopses por inflorescências, por sua vez, pode ser influenciado pelo controle de pragas e de doenças, enquanto a época e o método de colheita têm efeitos marcantes sobre o grau de maturidade das cariopses colhidas, bem como sobre a produtividade efetivamente realizada.

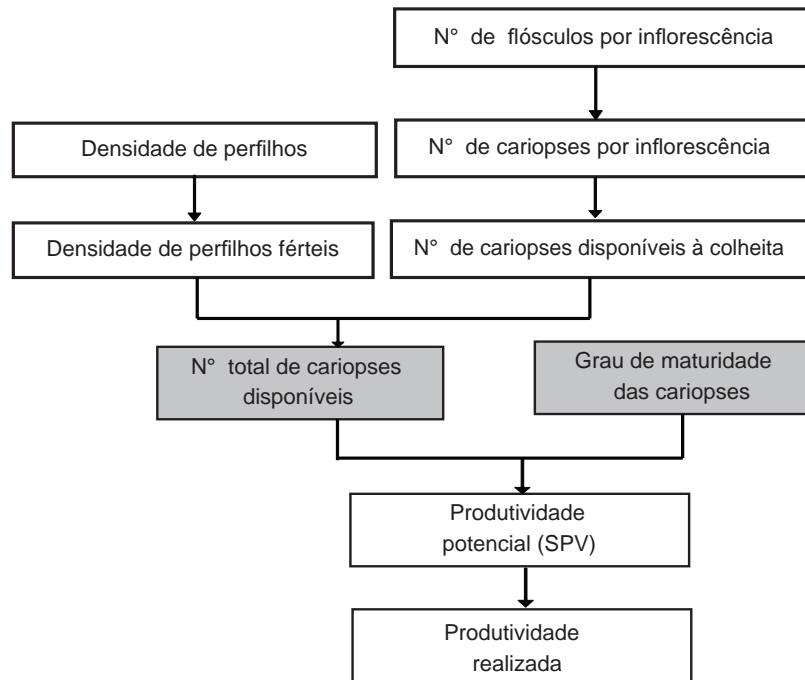


Figura 1. Componentes da produção de sementes em gramíneas perenes tropicais e subtropicais (SPV = sementes puras viáveis).

Há, portanto, uma variedade de práticas agronômicas capaz de atenuar os efeitos da presença dos mecanismos de dispersão das sementes apresentados por esse grupo de espécies e de cultivares, mas as produtividades efetivamente obtidas como resultados da aplicação dessas práticas são variáveis e frequentemente representam não mais que uma fração que o potencial biológico de produção (HILL; LOCH, 1993; HOPKINSON et al., 1998).

A notória ineficiência dos sistemas de produção de sementes desse grupo de plantas tem causas agronômicas e biológicas. A adequação do sistema de manejo da cultura e do método de colheita são questões agronômicas centrais nesse contexto. Baixo potencial biológico de produção de sementes não é uma característica comum entre espécies e cultivares de gramíneas tropicais e subtropicais. Apesar de não terem sido selecionadas para altas produtividades, até 1.000 kg ha⁻¹ de sementes puras podem ser obtidos em alguns casos (HILL; LOCH, 1993; LOCH; SOUZA, 1999). Características da espécie e cultivar, escala de produção, disponibilidade de mão de obra e de equipamentos, condições mercadológicas, geográficas e climáticas são alguns dos determinantes dessa adequação (HOPKINSON; CLIFFORD, 1993).

No Brasil, o aperfeiçoamento do método de colheita por varredura, pelo qual as sementes são coletadas da superfície do solo onde se acumulam durante o período reprodutivo (LOCH; SOUZA, 1999), resultou em considerável diminuição das diferenças entre as produtividades comerciais realizadas e as produtividades potenciais de sementes puras viáveis (Figura 1), especialmente de cultivares de *Urochloa* (Syn. *Brachiaria*) *brizantha*, *U. decumbens* e de *Megathyrsus maximus* (sin. *Panicum maximum*). Entretanto, o emprego em larga escala desse método tem sido questionado em virtude de seus potenciais impactos ambientais e fitossanitários. Outros métodos de colheita apresentam limitações igualmente importantes às suas eficácias e eficiências (HOPKINSON; CLIFFORD, 1993). Esses fatos constituem estímulos ao desenvolvimento de cultivares com atributos mais favoráveis à produção comercial de sementes.

Em grande parte, a ineficiência da produção comercial resulta da combinação de mecanismos selvagens de dispersão das sementes geneticamente preservados nas espécies e cultivares. Os principais deles são:

- 1) **Degrana das sementes.** O rompimento de uma camada celular de abscisão que, dentre as espécies da subfamília Panicoideae, que inclui grande número de espécies adaptadas a climas tropical e subtropical, localiza-se no pedicelo abaixo da

espiguetas, faz com que espiguetas vazias ou contendo cariopse se desconectem naturalmente da inflorescência e caiam. Esse fenômeno, conhecido como degrana, ao mesmo tempo em que possibilita a dispersão das sementes, facilitando ao genótipo a ocupação de novos nichos, dificulta a produção comercial de sementes ao reduzir o número daquelas passíveis de colheita por métodos mecânicos ou manuais baseados no corte e trilha das inflorescências. Ou seja, essa característica tem grande influência sobre o número de cariopses disponíveis à colheita (Figura 1) por vários métodos.

- 2) **Sincronismo pobre ou marcante das etapas do ciclo reprodutivo.** Períodos prolongados de emergência das inflorescências na planta e de antese nas inflorescências resultam inevitavelmente também no prolongamento do período de formação de sementes no estande como um todo. Essa característica promove a dispersão temporal da produção e aumenta a probabilidade de ocorrência do desenvolvimento sob condições propícias de pelo menos parte das sementes produzidas. Por outro lado, a obtenção de produtividades comerciais satisfatórias de sementes de boa qualidade fica dificultada, pois em qualquer momento específico durante esse período as sementes disponíveis à colheita nas inflorescências encontram-se em graus variados de maturação e, portanto, de qualidade, ao mesmo tempo em que parte das sementes produzidas encontram-se indisponíveis a vários métodos de colheita em razão de terem degranado. Essa característica tem grande influência sobre o grau de maturidade das cariopses colhidas e está associada ao número de sementes disponíveis à colheita (Figura 1).

Por outro lado, o sincronismo marcante das etapas reprodutivas, apresentado por algumas espécies do grupo, também pode representar problemas à produção de sementes. A emergência das inflorescências, quando concentrada em um curto período, torna a cultura especialmente vulnerável às adversidades climáticas (redução de radiação luminosa, chuvas ou ventos excessivos, por exemplo). Dependendo da época em que ocorrem, impactos adversos podem se verificar sobre a taxa de formação, tamanho e número de cariopses disponíveis à colheita. De qualquer modo, as produtividades efetivamente realizadas são prejudicadas (Figura 1). Outra consequência adversa do sincronismo acentuado do florescimento é a redução da qualidade bromatológica da forragem. À medida que envelhecem, os colmos das inflorescências lignificam-se mais rapidamente que as folhas, tornando-se menos digestíveis quando ingeridos por animais ruminantes. Assim, a concentração do período de emergência de inflores-

cências resulta em marcante perda de qualidade bromatológica da planta de gramínea (NELSON; MOSER, 1994).

A relação entre o desenvolvimento vegetativo e o reprodutivo em gramíneas é fato bem documentado. Por exemplo: em *Festuca arundinacea*, uma espécie de clima temperado, Sugiyama et al. (1985) constataram que a seleção para aumentar a proporção de perfilhos reprodutivos possibilitou aumentos da produção de sementes, porém resultou também na redução da produção de forragem. Wilkins (1995), em *Lolium perenne* (outra espécie de clima temperado), verificou que a melhoria da digestibilidade da matéria seca via melhoramento genético estava associada à redução da proporção de perfilhos reprodutivos, fato que resultou na diminuição da produtividade de sementes nas progênes obtidas. Essa associação, entretanto, nem sempre é negativa. Em *L. perenne*, a produtividade de sementes pode ser aumentada sem sacrifício da produtividade de forragem (GRIFFITHS, 1965; ELGERSMA, 1990; MARSHALL; WILKINS, 2003).

Todos os componentes da produção de sementes mencionados são passíveis de manipulação genética, desde que haja variabilidade, natural ou resultante de cruzamentos artificiais, que possibilitem a seleção de genótipos com características desejadas. No caso específico de gramíneas, que compartilham alto grau de sintenia (LI; GILL, 2006), o uso de técnicas moleculares poderá possibilitar e acelerar o desenvolvimento de cultivares com características de alto interesse, por meio da transferência de genes entre espécies vegetais, independentemente dos seus graus de relação gênica.

Alternativas ao melhoramento genético

Dentre os objetivos potenciais do melhoramento genético de gramíneas utilizadas como pastagens cultivadas, dois grupos podem ser destacados: 1) aumento da eficiência dos sistemas reprodutivos das plantas e, conseqüentemente, dos sistemas de produção comercial de sementes; 2) redução do impacto do florescimento, e, portanto, também da produção de sementes, sobre a qualidade bromatológica das plantas.

Dentro desses grupos, algumas possíveis alternativas são:

Aumento da taxa de formação de sementes

Uma característica importante e comum entre espécies integrantes desse grupo e também entre espécies de clima temperado é a baixa taxa de formação de sementes, defini-

da como sendo a porcentagem de sementes formadas relativamente ao número total de flósculos produzidos pela planta. Em muitas espécies, cultivares e variedades, essa taxa é inferior a 30% (HOPKINSON et al., 1998; NOIROT; OLLITRAULT, 1996).

São várias as causas desse fenômeno. Em *L. perenne*, além da constante presença de uma proporção de óvulos inférteis, a maior parte da falha na produção de sementes se deve à degeneração de óvulos ocorrida poucos dias depois do florescimento (ELGERSMA; SNIEZKO, 1988). Por sua vez, em *Paspalum dilatatum* (espécie de clima subtropical), óvulos férteis podem ser destruídos por pragas e ou por doenças ou podem não ser polinizados ou fecundados (REUSCH, 1961). Adicionalmente, óvulos fecundados podem ser abortados em consequência de competição por fotossintatos exercida por drenos diversos presentes na planta (MARSHALL, 1985). Estresses ambientais (deficiência hídrica do solo, baixa umidade relativa do ar, geadas e altas temperaturas), durante os períodos de antese e de maturação das sementes, têm grande impacto sobre essa taxa (LOCH et al., 2004) e podem interferir tanto nos processos de fertilização quanto nos de fecundação, conforme atestam amplas evidências experimentais obtidas com espécies de clima temperado (MCDONALD JÚNIOR et al., 1996).

Fatores citogenéticos também têm efeitos importantes sobre falhas na formação de sementes nesse grupo de plantas. Johnston et al. (1980) propuseram a hipótese de que a formação de sementes em cada espécie depende de proporção genômica específica, de 2:1 (maternal:parental), na fertilização. Em estudo sobre várias espécies de *Paspalum*, Quarin (1999) verificou que essa relação foi, de fato, condicionante da produção de sementes em acessos sexuais. No entanto, não se observou o mesmo fenômeno em acessos apomíticos, que se mostraram insensíveis a tal balanço, fato que sugeriu a existência de outros fatores determinantes das baixas taxas de produção de sementes entre os genótipos desse grupo. Infertilidade do grão de pólen, falha na fecundação, formação de múltiplos embriões nucelares e aberrações meióticas podem resultar no aborto, na esterilidade ou no fracasso da fertilização dos óvulos (MARSHALL; LUDLAM, 1989; MORGAN et al., 1998; QUARIN, 1999; REUSCH, 1961). De modo isolado ou, não raramente, simultâneo, essas características influenciam o potencial biológico de produção de sementes.

Entretanto, ainda que escassas, há evidências de variabilidade genética de fatores associados à taxa de formação de sementes entre espécies desse grupo. Entre 13 di-

ferentes acessos de *P. dilatatum*, Reusch (1961) constatou que as taxas variaram de 5,5% a 48,1%. Entre quatro genótipos de *M. maximus*, a taxa variou entre 5% e 22% (NOIROT; OLLITRAULT, 1996), e entre seis genótipos de *Pennisetum* (sin. *Cenchrus*) *ciliare*, estudados por Shafer et al. (2000), tal variação situou-se entre 11,5% a 75,7%. Esse fato sugere a possibilidade da obtenção de cultivares com taxas superiores de formação de sementes via melhoramento genético. Em *L. perenne*, esse feito já foi alcançado por Marshall e Wilkins (2003), que conseguiram preservar o potencial biológico de produção de sementes, associando baixo número de inflorescências com alta fertilidade de flósculos. Os fundamentos reprodutivos para atingir esse objetivo em *P. notatum* foram caracterizados por Acuña et al. (2007).

Assim, a eficiência da produção comercial pode ser melhorada, sem necessidade de alteração de outras características das plantas como o número de inflorescências ou o período de emergência das inflorescências, que podem ter impacto negativo sobre a qualidade bromatológica da forragem, se aumentadas. O uso do melhoramento genético para realizar esse potencial, entretanto, depende da precisa identificação das causas da baixa taxa de formação de sementes em cada genótipo de interesse e, também, da obtenção de variabilidade genética disponível para esse caráter. No entanto, técnicas de biologia molecular poderão também contribuir decisivamente para alcançar esse objetivo, explorando o alto grau de sintenia que caracteriza as espécies da família Poaceae.

Prolongamento do período de retenção das sementes nas inflorescências

A degrana de sementes constitui um mecanismo natural de dispersão de espécies vegetais. Em menor ou maior intensidade, ela ocorre entre as espécies de gramíneas perenes utilizadas como pastagens. Essa característica reduz a eficiência de métodos comerciais de colheita de sementes ao torná-las indisponíveis.

A extensão do período de conexão das sementes com as inflorescências pode resultar de diferentes mecanismos morfoanatômicos, característicos de grupos de espécies (KELMAN; CULVENOR, 2003). O problema da degrana, entretanto, é particularmente severo entre as espécies de gramíneas da subfamília Panicoideae, nas quais existe uma camada celular de abscisão localizada abaixo das glumas e cujo desenvolvimento resulta na desconexão e queda da semente. Entre as espécies pertencentes à

subfamília Festucoideae, quando presente, a camada de abscisão está situada acima das glumas, o que resulta em graus de retenção das sementes nas inflorescências superiores aos apresentados por espécies da subfamília Panicoideae (GOULD, 1968). Isso é possibilitado pelas glumas que retêm as sementes, mesmo que estas estejam desconectadas da planta após o rompimento da camada de abscisão. Nos cereais, que constituem um grupo domesticado de espécies, a capacidade de formação de camada de abscisão foi eliminada, o que faz com que as sementes permaneçam conectadas às inflorescências até que sejam mecânica e propositadamente separadas na colheita.

Genótipos de gramíneas utilizadas como forrageiras, com capacidade de prolongar o período de retenção das sementes, já foram obtidos e apresentaram significativos aumentos de produtividade de sementes. Entre eles, há cultivares de *Phalaris arundinacea* (BALTENSBERGER; KALTON, 1959), *Phalaris tuberosa* (MCWILLIAM, 1963), *Phalaris aquatica* (ORAN; CULVENOR, 1994), *Phleum pratense* (BEAN, 1965), *Dactylis glomerata* (FALCINELLI, 1991), *Alopecurus pratensis* L. (SIMON, 1996) e *Lolium multiflorum* (HARUM; BEAN, 1979). Todas essas espécies pertencem à subfamília Festucoideae. Entre as espécies de clima tropical e subtropical, apenas duas foram sistematicamente avaliadas quanto à retenção de sementes, inclusive do ponto de vista anatômico: *M. maximus* (BURSON et al., 1983; BURTON et al., 1973; JAVIER, 1971; WARMKE, 1954) e *M. coloratum* (HEARN; HOLT, 1969). Da última, foi obtida uma cultivar com características superiores de retenção de sementes (YOUNG, 1986).

Em cereais (arroz, sorgo, aveia, milho), constatou-se que a degrana resulta de diversas rotas genéticas e, em vários casos, envolve genes recessivos (LI; GILL, 2006). Esse tipo de gene foi também identificado em *Zizania aquatica* e *Pennisetum typhoides*. Em gramíneas perenes, utilizadas como pastagens, alta herdabilidade de sentido restrito, foi constatada em *Phalaris arundinacea* e *Phalaris aquatica* para esse caráter (KELMAN; CULVENOR, 2003). Em *D. glomerata*, a degrana é controlada por um único gene que age de forma completa ou parcialmente dominante (FALCINELLI, 1991).

Entre as gramíneas perenes, utilizadas como pastagens, a seleção de genótipos incapazes de formar camada de abscisão poderia resultar em consequências indesejáveis à capacidade de autorregeneração e à persistência das pastagens, pois isso impossibilitaria a dispersão das sementes e diminuiria a capacidade das plantas de ocupar espaços vazios na pastagem. A redução da velocidade de desenvolvimento dessa camada,

entretanto, teria menor impacto sobre a capacidade de dispersão das plantas. Ainda assim, aumentaria a eficiência da produção comercial de sementes por aumentar o período de disponibilidade das sementes à colheita (HOPKINSON; ENGLISH, 1982). Isso seria de grande interesse no caso de espécies integrantes da subfamília Panicoideae.

Também, nesse caso, o melhoramento genético vegetal depende da identificação do mecanismo e de variabilidade genética quanto a esse caráter, e técnicas moleculares podem constituir um conjunto de ferramentas fundamentais para incorporá-lo a genótipos de interesse.

Melhoria da qualidade bromatológica de estruturas reprodutivas das plantas

Em gramíneas, com o início da fase reprodutiva, os colmos florais passam a constituir maior proporção do peso seco das plantas. Durante seu alongamento, a emissão de novos perfilhos e de novas folhas é interrompida. A digestibilidade da folha por ruminantes diminui à medida que envelhecem e diminui ainda mais rapidamente no colmo pela lignificação do tecido parenquimatoso associado aos seus feixes vasculares (PRITSCHARD et al., 1963; STABILE et al., 2010). O consumo de colmos por bovinos é menor que de folhas, mesmo quando ambos apresentam idêntica digestibilidade, possivelmente em consequência das características estruturais que reduzem sua taxa de passagem pelo rúmen (LAREDO; MINSON, 1973). Ou seja, a diminuição da digestibilidade da forragem disponível aos animais nessa fase ocorre em consequência tanto da queda da digestibilidade das folhas e dos colmos quanto da diminuição da taxa de crescimento de novas folhas, mais digestíveis, e de consumo da forragem (HACKER; MINSON, 1981). Esse problema é particularmente severo entre as gramíneas adaptadas a climas tropicais (WILSON; MINSON, 1980).

Assim, a ocorrência de florescimento das plantas em pastagens cultivadas está associada à queda da produtividade animal e é, portanto, indesejável. Isso explica o continuado interesse pela busca de espécies e de cultivares de florescimento escasso ou inexistente (CASLER et al., 2010).

Porém, a lignificação confere aos colmos as propriedades estruturais que lhes permitem sustentar fisicamente a inflorescência, com suas espiguetas e suas cariopses.

Além disso, do ponto de vista do cultivo, visando à produção de sementes, um grande número de inflorescências é desejável, visto que esse é um dos principais componentes da produtividade (HUMPHREYS; RIVEROS, 1986).

Entre as gramíneas de clima temperado, o período de emergência de inflorescências é curto (de 1 a 2 semanas), em consequência de marcada resposta a fotoperíodo. Por sua vez, entre as gramíneas perenes de clima tropical, encontra-se ampla variação quanto a essa característica. Há espécies que respondem a fotoperíodo de dias longos (por exemplo, *U. humidicola* cv. Tully) e de dias curtos (por exemplo, *Hyparrhenia rufa* ‘comum’, *Melinis minutiflora* – vários ecotipos), as quais apresentam em resposta um único, curto e intenso fluxo de emissão de inflorescências. Há também espécies cujo período de emissão de inflorescências se estende por meses, enquanto persistirem temperaturas e níveis adequados de disponibilidade hídrica e de nitrogênio no solo (por exemplo, *U. brizantha* cv. Marandu, *U. decumbens* cv. Basilisk, *Setaria sphacelata* cv. Kazungula), possivelmente em resposta quantitativa a dias longos ou a insensibilidade a fotoperíodo. Outros tipos de respostas a estímulos ao florescimento podem ser encontrados nesse grupo de espécies (ISON; HOPKINSON, 1984; LOCH et al., 1999). A qualidade bromatológica e a produção de sementes dessas espécies e cultivares variam de acordo com o tipo de resposta a fotoperíodo e, também, com o tipo de manejo adotado para a pastagem.

As marcantes diferenças de digestibilidade observadas entre gramíneas da subfamília Festucoideae – que inclui grande número de espécies adaptadas a clima temperado – e da subfamília Panicoideae advêm das suas anatomias características, especialmente no que tange aos feixes vasculares. Hanna et al. (1973) observaram que o arranjo e o grau de compactação das células do mesófilo, o tamanho dos espaços intercelulares e a espessura das paredes celulares influenciaram a taxa e a sequência da digestão dos componentes anatômicos das folhas de várias espécies de gramíneas forrageiras perenes. Entre as espécies festucoides, tais feixes apresentam-se separados por células do mesófilo arrançadas de forma desagrupada. Por sua vez, entre as panicoides, cada feixe é circundado por células do mesófilo dispostas radialmente, de modo agrupado. Assim, entre as festucoides, há maior volume de espaço intercelular ao redor dos feixes vasculares, que facilita o acesso dos microrganismos e, portanto, o processo de digestão ruminal. Esse tema foi tratado em detalhes por Hacker e Minson (1981).

Contudo, entre espécies panicoides, já foram encontradas variações genéticas na organização das células do mesófilo (HANNA et al., 1973). Há também evidências de variabilidade genética quanto ao padrão de lignificação e à degradação microbiológica ruminal de colmos encontrados nas espécies desse grupo (AKIN et al., 1984; MARUN et al., 1979). Em uma revisão sobre o tema, Wilson e Minson (1980) relataram evidências de variabilidade genética, em diversas espécies, também quanto à digestibilidade, ao comprimento, à suculência e à anatomia do colmo florífero e à diminuição do florescimento. Stabile et al. (2010) identificaram significativas variações na composição química e na digestibilidade entre colmos de 11 genótipos de *M. maximus*. Casler et al. (2002), no entanto, advertem para o fato de que reduções do teor de lignina ou alterações da sua composição em plantas forrageiras, via melhoramento genético, podem resultar também em efeitos colaterais comprometedores da adaptação das plantas a situações de estresse. Tombamento das plantas e pouca resistência a baixas temperaturas são exemplos disso. No entanto, não foram encontrados relatos de possíveis associações entre características químicas e bromatológicas do colmo e o potencial de produção de sementes.

Assim, são múltiplas as rotas pelas quais o melhoramento genético pode atenuar o impacto do florescimento sobre a qualidade bromatológica de genótipos de gramíneas. A seleção de genótipos que apresentam características como colmos florais mais curtos, mais suculentos, mais digestíveis, ou com maior taxa de passagem ruminal e, ao mesmo tempo, capazes de sustentar fisicamente a inflorescência e seus componentes manteria o potencial biológico da produção de sementes e reduziria o impacto negativo dos colmos florais sobre a qualidade da forragem disponível aos animais em pastagens.

Controle do estímulo ao florescimento e à produção de sementes

A seleção de genótipos de gramíneas tropicais e subtropicais perenes para resposta a determinados estímulos específicos ao florescimento pode ser uma alternativa interessante, pois possibilitaria a utilização de pastagens sem riscos de queda de produção de forragem associados ao período reprodutivo das plantas. Isso poderia ser obtido, por exemplo, pela seleção de genótipos com requisitos específicos de associações de temperatura e de fotoperíodo para florescimento, só encontráveis em regiões restritas.

Essa possibilidade foi demonstrada por Casler et al. (2010) em *D. glomerata*, que identificaram genótipos capazes de apresentar dupla expressão fenotípica, qual seja, florescimento em regiões de inverno moderado e ausência de florescimento em áreas de inverno severo. Mostraram também que tal expressão depende do local de seleção e de avaliação.

Outra possibilidade de controle é a indução ao florescimento em plantas pela aplicação de produtos químicos sintéticos. Trata-se de prática já consagrada e rotineira na produção de vários cultivos agrícolas, principalmente de fruteiras. O uso dessa técnica em cultivares de gramíneas forrageiras, selecionadas para responder a estímulo químico específico, possibilitaria também a produção de sementes – quando e se desejada – sob condições e situações propícias. Dentre as possibilidades possíveis, nesse caso, tal como a aplicação de produto para suprimir o estímulo floral ou para promover o estímulo, esta última poderia eventualmente ser de maior interesse por depender, talvez, de uma única aplicação estratégica do produto, reduzindo custos.

A viabilização dessas possibilidades, no entanto, depende de maior conhecimento da fisiologia do florescimento em gramíneas. Afortunadamente, de um modo geral, essa área apresentou notável desenvolvimento nos últimos anos. O elusivo hormônio florígeno não apenas foi identificado, como também já teve desenvolvidos aspectos importantes da sua forma de atuação (SHALIT et al., 2009). É sabido que os genes associados ao florescimento são regulados por estimuladores e por repressores que interagem com estímulos ambientais (COCHRAN et al., 2007; TREVASKIS et al., 2003). A identificação de dois grupos de genes, respectivamente, o grupo CETS (SHALIT et al., 2009) e o grupo MADS-box (IMMINK et al., 1999), que incluem genes responsáveis pela repressão e pelo estímulo ao florescimento, abrem possibilidades para o seu controle, as quais já estão sendo buscadas entre espécies de gramíneas de clima temperado (JENSEN et al., 2004; PETERSEN et al., 2004).

Supressão controlada do florescimento e da produção de sementes

Outra alternativa para atenuar o impacto de colmos floríferos sobre a qualidade da pastagem pode ser a utilização de práticas de manejo de pastagem, que possibilitem a redução da intensidade da emissão de inflorescências. As chances de êxito dessa estratégia são maiores nos casos de espécies e variedades nas quais é fácil o acesso

dos animais às gemas apicais – incluindo aquelas induzidas ao florescimento –, possibilitando sua contínua eliminação pelo pastejo. Dessa forma, o número de colmos floríferos é reduzido e a qualidade bromatológica da pastagem, preservada. Na ausência de animais (como, por exemplo, em campos de produção de sementes) – não havendo, portanto, a eliminação de gemas induzidas e de primórdios floríferos –, o florescimento e a produção de sementes podem então ocorrer.

Essa característica pode ser mais facilmente encontrada entre espécies e variedades estoloníferas com entrenós expandidos, como é o caso, por exemplo, da *U. decumbens* cv. Basilisk. A probabilidade da sua ocorrência talvez seja menor entre as que apresentam hábito de crescimento cespitoso e cujas gemas apicais ficam bem protegidas pelas bainhas das folhas na base dos perfilhos (por exemplo, *Andropogon gayanus* cv. Planaltina).

O grau do êxito dessa estratégia pode também ser determinado pela associação dessa característica morfológica com o tipo de resposta ao estímulo floral apresentado pelo genótipo. O manejo de pastagens formadas com espécies e variedades, que, apesar de estoloníferas, têm o florescimento estimulado de forma qualitativa por determinados fotoperíodos (por exemplo, *Melinis minutiflora*, *U. humidicola*) pode ser menos eficiente em reduzir a emissão de inflorescências que aquelas que florescem em resposta quantitativa a dias longos (por exemplo, *U. decumbens* cv. Basilisk) ou que são insensíveis a fotoperíodo, especialmente sob condições de pastejo contínuo.

Assim, a seleção de genótipos que apresentem associadas essas duas características poderia resultar em cultivares nas quais o efeito de colmos florais sobre a qualidade da forragem é atenuado via manejo da pastagem, sem prejuízo aos seus potenciais biológicos de produção de sementes. Trata-se de uma hipótese ainda a ser testada.

Considerações finais

O melhoramento genético dispõe de diversas alternativas para atenuar dois dos principais problemas associados entre si e característicos de gramíneas utilizadas como pastagens, quais sejam: a baixa eficiência da produção comercial de sementes e o impacto negativo do florescimento sobre a qualidade bromatológica das plantas. Dentre as alternativas possíveis, algumas das quais discutidas neste trabalho, destacam-se aquelas que podem resultar no aumento da eficiência do sistema reprodutivo, na me-

lhoria da qualidade bromatológica das estruturas reprodutivas e/ou na diminuição da contribuição relativa dessas estruturas à produtividade de forragem pelas plantas, sem prejuízos às produtividades de forragem e de sementes.

Há muito tempo, acumulam-se evidências experimentais (BEAN, 1972) de que isso pode ser alcançado por meio de métodos tradicionais de melhoramento genético, que tem como uma das condições prévias a disponibilidade de ampla variabilidade genética apropriadamente caracterizada. Em tempos recentes, o desenvolvimento de técnicas de biologia molecular criou possibilidade de acelerar o processo de obtenção de cultivares com características desejadas. A identificação de genes candidatos e de marcadores associados a componentes da produção de sementes, o mapeamento de loci de traço quantitativo (QTLs) e a utilização de genômica comparativa com espécies de cereais poderão facilitar o melhoramento assistido com vistas à redução da associação conflituosa (dos pontos de vista agrônomo e econômico) entre os desenvolvimentos reprodutivos e vegetativos frequentemente mostrado por espécies desse grupo (ROGNLI, 2007). Os resultados serão especialmente oportunos para espécies de gramíneas para pastejo adaptadas a climas tropicais e subtropicais, entre as quais os problemas mencionados são particularmente severos.

Referências

- ACUÑA, C. A.; BLOUNT, A. R.; QUESENBERRY, K. H.; HANNA, W. W.; KENWORTHY, K. E. Reproductive characterization of bahiagrass germplasm. **Crop Science**, Madison, v. 47, p. 1711-1717, 2007.
- AKIN, D. E.; BROWN, R. H.; RIGSBY, L. L. Digestion of stem tissues in *Panicum species*. **Crop Science**, Madison, v. 24, n. 4, p. 769-773, 1984.
- BALTENSPERGER, A. A.; KALTON, R. R. Variability in reed canarygrass, *Phalaris arundinacea* L., II – Seed shattering. **Agronomy Journal**, Madison, v. 51, p. 37-38, 1959.
- BEAN, E. W. Clonal evaluation for increased seed production in two species of forage grasses, *Festuca arundinacea* Schred. and *Phleum pratense* L. **Euphytica**, Wageningen, v. 21, p. 377-383, 1972.
- BEAN, E. W. Selection for seed retention in S48 and S51 timothy (*Phleum pratense* L.). **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 20, n. 2, p. 144-147, 1965.
- BURSON, B. L.; CORREA, J.; POTTS, H. C. Anatomical basis for seed shattering in kleingrass and guineagrass. **Crop Science**, Madison, v. 23, p. 747-751, 1983.

BURTON, G. W.; MILLOT, J. C.; MONSON, W. G. Breeding procedures for *Panicum maximum* Jacq. suggested by plant variability and mode of reproduction. **Crop Science**, Madison, v. 13, p. 717-720, 1973.

CASLER, M. C.; JOHNSON, R. C.; BARKER, R. E.; JENDEREK, M. M.; PAPADOPOULOS, Y. A.; CHERNEY, J. H. Feasibility of seed production from nonflowering orchardgrass. **Crop Science**, Madison, v. 50, n. 1, p. 35-42, 2010.

CASLER, M. D.; BUXTON, D. R.; VOGEL, K. P. Genetic modification of lignin concentration affects fitness of perennial herbaceous plants. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 104, p. 127-131, 2002.

COCKRAM, J.; JONES, H.; LEIGH, F. J.; O'SULLIVAN, D.; POWELL, W.; LAURIE, D. A.; GREENLAND, A. J. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. **Journal of Experimental Botany**, London, GB, v. 58, p. 1231-1244, 2007.

ELGERSMA, A. Genetic variation for seed yield in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). **Plant Breeding**, Berlin, DE, v. 105, p. 117-125, 1990.

ELGERSMA, A.; SNIEZKO, R. Cytology of seed development related to floret position in perennial ryegrass, *Lolium perenne* L. **Euphytica**, Wageningen, v. 39, p. 59-68, 1988. Suplemento.

FALCINELLI, M. Backcross breeding to increase seed retention in cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 56, p. 133-135, 1991.

GOULD, F. W. **Grass systematics**. New York: McGraw-Hill, 1968. 382 p.

GRIFFITHS, D. J. Breeding for higher seed yields from herbage varieties. **Journal of the National Institute of Agricultural Botany**, Oxford, v. 10, p. 320-331, 1965.

HACKER, J. B.; MINSON, D. J. The digestibility of plant parts. **Herbage Abstracts**, Aberystwyth, v. 51, n. 9, p. 459-481, 1981.

HANNA, W. W.; MONSON, W. G.; BURTON, G. W. Histological examination of fresh forage leaves after *in vitro* digestion. **Crop Science**, Madison, v. 13, p. 98-102, 1973.

HARUN, R. M. R.; BEAN, E. W. Seed development and seed shedding in north Italian ecotypes of *Lolium multiflorum*. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 34, n. 3, p. 215-220, 1979.

HEARN, C. J.; HOLT, E. C. Variability in components of seed production in *Panicum coloratum* L. **Crop Science**, Madison, v. 9, p. 38-40, 1969.

HILL, M. J.; LOCH, D. S. Achieving potential herbage seed yields in tropical regions. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1993, **Proceedings...** Palmerston North: New Zealand Grassland Association, 1993. p. 1629-1635.

Capítulo 3 – Características morfoanatômicas associadas à produção de sementes em gramíneas

- HOPKINSON, J. M.; CLIFFORD, P. T. P. Mechanical harvesting and processing of temperate zone and tropical pasture seed. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1993. **Proceedings...** Palmerston North: New Zealand Grassland Association, 1993. p. 1815-1822.
- HOPKINSON, J. M.; ENGLISH, B. H. Spikelet population dynamics in seed crops of *Panicum maximum* 'Gatton'. **Seed Science and Technology**, Zurich, v. 10, p. 379-403, 1982.
- HOPKINSON, J. M.; SOUZA, F. H. D. de; DIULGHEROFF, S.; ORTIZ, A.; SÁNCHEZ, M. Fisiología reproductiva, producción de semilla y calidad de la semilla en el género *Brachiaria*. In: MILES, J. W.; MASS, B. L.; VALLE, C. B. **Brachiaria: biología, agronomía y mejoramiento**. Brasília, DF: Ciat/Embrapa, 1998. p. 136-155.
- HUMPHREYS, L. R.; RIVEROS, F. Tropical pasture seed production. **FAO Plant Production and Protection Paper**, [S.l.], v. 8, 1986. 203 p.
- IMMINK, R. G.; HANNAPEL, D. J.; FERRARIO, S.; BUSSCCHER, M.; FRANKEN, J.; CAMPAGNE, M. M. L.; ANGENENT, G. C. A petunia MADS box genes involved in the transition from vegetative to reproductive development. **Development**, Cambridge, v. 126, p. 5117-5126, 1999.
- ISON, R. L.; HOPKINSON, J. M. Pasture legumes and grasses of warm climate regions. In: HALEVY, A. H. **A handbook of flowering**. Boca Raton: CRC Press, 1984. p. 203-251.
- JAVIER, E. Q. The flowering habits and mode of reproduction of guineagrass (*Panicum maximum* Jacq.). In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 11., 1970, Queensland. **Proceedings...** Queensland: [S.l.], 1971, p. 284-289.
- JENSEN, C. S.; SALCHERT, K.; GAO, C.; ANDERSEN, C.; DIDION, T.; NIELSEN, K. K. Floral inhibition in red fescue (*Festuca rubra* L.) through expression of a heterologous flowering repressor from *Lolium*. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 13, p. 37-48, 2004.
- JOHNSNTON, S. A.; NIJS, T. P. M.; PELOQUIN, S. J.; HANNEMAN JUNIOR, R. E. The significance of genetic balance to endosperm development in interspecific crosses. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 57, p. 5-9, 1980.
- KELMAN, W. M.; CULVENOR, R. A. The genetic correlation of panicle shattering with the intact rachilla form of seed retention in *Phalaris aquatica* L. **Euphytica**, Wagenigen, v. 130, p. 405-411, 2003.
- LAREDO, M. A.; MINSON, D. J. The voluntary intake, digestibility and retention time by sheep of leaf and stem fraction of five grasses. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 24, p. 875-878, 1973.
- LI, W.; GILL, B. S. Multiple genetic pathways for seed shattering in grasses. **Functional and Integrative Genomics**, Berlin, DE, v. 6, p. 300-309, 2006.

LOCH, D. S.; ADKINS, S. W.; HESLEHURST, M. R.; PATERSON, M. F.; BELLAIRS, S. M. Seed formation, development, and germination. In: MOSER, L. E.; BURSON, B. L.; SOLLERNBERGER, L. E. **Warm-season (C₄) grasses**. Madison: American Society of Agronomy, 2004. p. 95-143.

LOCH, D. S.; COOK, B. G.; HARVEY, G. L. Location of seed crops: grasses. In: LOCH, D. S.; FERGUSON, J. E. **Forage seed production: 2 - tropical and subtropical species**. Wallingford: Cabi Publishing, 1999. p. 113-128.

LOCH, D. S.; FERGUSON, J. E. Tropical and subtropical forage seed production: an overview. In: LOCH, D. S.; FERGUSON, J. E. **Forage seed production: 2 - tropical and subtropical species**. Wallingford: Cabi Publishing, 1999. p. 1-40.

LOCH, D. S.; SOUZA, F. H. D. de. Seed harvesting and drying: grasses. In: LOCH, D. S.; FERGUSON, J. E. **Forage seed production: 2 - tropical and subtropical species**. Wallingford: Cabi Publishing, 1999. p. 191-212.

MARSHALL, A. H.; WILKINS, P. W. Improved seed yield in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) from two generations of phenotypic selection. **Euphytica**, Madison, v. 133, p. 233-241, 2003.

MARSHALL, C. Developmental and physiological aspects of seed production in herbage grasses. **Journal of Applied Seed Production**, [New York], v. 3, p. 43-49, 1985.

MARSHALL, C.; LUDLAM, D. The pattern of abortion of developing seeds in *Lolium perenne* L. **Annals of Botany**, London, GB, v. 63, p. 19-27, 1989.

MARUM, P.; HOVIN, A. W.; MARTEN, G. C.; SHENK, J. S. Genetic variability for cell wall constituents and associated quality traits in reed canarygrass. **Crop Science**, Madison, v. 19, p. 355-360, 1979.

MCDONALD JÚNIOR, M. B.; COPELAND, L. O.; KNAPP, A. D.; GRABE, D. F. Seed development, germination and quality. In: MOSER, L. E.; BUXTON, D. R.; CASLER, M. D. Cool season forage grasses. Madison: **American Society of Agronomy**, 1996. p. 15-70.

MCWILLIAM, J. R. Selection for seed retention in *Phalaris tuberosa* L. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 14, p. 755-764, 1963.

MORGAN, R. N.; OZIAS-AKINS, P.; HANNA, W. W. Seed set in an apomitic BC3 pearl millet. **International Journal of Plant Science**, Limerick, v. 159, n. 1, p. 89-97, 1998.

NELSON, C. J.; MOSER, L. E. Plant factors affecting forage quality. In: FAHEY, G. C. **Forage quality, evaluation, and utilization**. Madison: ASA/CSSA/SSSA, 1994. p. 115-154.

NOIROT, M.; OLLITRAULT, P. Exsertion, flowering, and shedding in *Panicum maximum* (Poacea). **American Journal of Botany**, Nova Zelandia, v. 83, n. 10, p. 1323-1328, 1996.

ORAN, R. N.; CULVENOR, R. A. Phalaris improvement in Australia. **New Zeland Journal of Agricultural Research**, Nova Zalandia, v. 37, p. 329-339, 1994.

PETERSEN, K.; DIDION, T.; ANDERSON, C. H.; NIELSEN, K. K. MADS-box genes from perennial ryegrass differentially expressed during transition from vegetative to reproductive growth. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 161, p. 439-447, 2004.

PRITSCHARD, G. I.; FOLKINS, L. P.; PIGDEN, W. J. The *in vitro* digestibility of whole grasses and their parts at progressive stages of maturity. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, CA, v. 43, p. 79-87, 1963.

QUARIN, C. L. Effect of pollen source and pollen ploidy on endosperm formation and seed set in pseudogamous apomitic *Paspalum notatum*. **Sexual Plant Reproduction**, New York, v. 11, p. 331-335, 1999.

REUSCH, J. D. H. The relationship between reproductive factors and seed set in *Paspalum dilatatum*. **South African Journal of Agricultural Science**, Petroria, AZ, v. 4, n. 4, p. 513-530, 1961.

ROGNLI, O. A. Genetic analysis of seed yield components. In: EUCARPIA SYMPOSIUM ON IMPROVEMENT OF FODDER CROPS AND AMENITY GRASSES, 27., 2007, Copenhagen. **Proceedings...** Copenhagen: Norwegian University of Life Sciences, 2007. p. 83-87.

SHAFFER, G. S.; BURSON, B. L.; HUSSEY, M. A. Stigma receptivity and seed set in protogynous buffelgrass. **Crop Science**, Madison, v. 40, p. 391-397, 2000.

SHALIT, A.; ROZMAN, A.; GOLDSMITH, A.; ALVAREZ, J. P.; BOWMAN, J. L.; ESHED, Y.; LIFSCHITZ, E. The flowering hormone florigen functions as a general systemic regulator of growth and termination. **Proceedings of the National Academy of Science**, Washington, DC, v. 106, n. 20, p. 8392-8397, 2009.

SIMON, U. Breeding for resistance to seed shattering in forage grasses. In: INTERNATIONAL HERBAGE SEED CONFERENCE, 3., 1966, Halle. **Proceedings...** Halle: International Herbage Seed Group, 1966. p. 119-123.

STABILE, S. S.; SALAZAR, D. R.; JANK, L.; RENNÓ, F. P.; SILVA, L. F. P. Características de produção e qualidade nutricional de genótipos de capim-colônião colhidos em três estádios de maturidade. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 39, n. 7, p. 1418-1428, 2010.

SUGIYAMA, S.; KATAOKA, M.; TAKAHASHI, N.; GOTOH, K. The relationship between reproductive and vegetative growth in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) and meadow fescue (*F. pratensis* Huds.). **Journal of Japanese Grassland Science**, Tokyo, JP, v. 31, n. 1, p. 16-25, 1985.

CONSTRUÇÃO DE IDEÓTIPOS DE GRAMÍNEAS PARA USOS DIVERSOS

TREVASKIS, B.; BAGNALL, D. J.; ELLIS, M. H.; PEACOCK, W. J.; DENNIS, E. S. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. **Proceedings of the National Academy of Science**, Washington, v. 100, p. 13099-13104, 2003.

WARMKE, H. E. Apomixis in *Panicum maximum*. **American Journal of Botany**, New York, v. 41, p. 5-11, 1954.

WILKINS, P. W. Independence of dry matter yield and leaf yield among perennial ryegrass varieties differing in seasonal yield distributions. **Grass and Forage Science**, Oxford, v. 50, p. 155-161, 1995.

WILSON, J. R.; MINSON, D. J. Prospects for improving the digestibility and intake of tropical grasses. **Tropical Grasslands**, Brisbane, v. 14, n. 3, p. 253-259, 1980.

YOUNG, B. A. A source of resistance to seed shattering in kleingrass, *Panicum coloratum* L. **Euphytica**, Madison, v. 35, p. 687-694, 1986.