

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA

COMPETIÇÃO ENTRE GRAMINEAS C₃ E C₄ NATIVAS NO RIO GRANDE DO SUL

JOSÉ ALEXANDRE AGIOVA DA COSTA
ENG. AGRÔNOMO – MESTRE (UFRGS)

TESE APRESENTADA COMO UM DOS
REQUISITOS À OBTENÇÃO DO
GRAU DE DOUTOR EM ZOOTECNIA

PORTO ALEGRE (RS), BRASIL
MARÇO DE 2003.

AGRADECIMENTOS

AO PROFESSOR ORIENTADOR AINO VICTOR JACQUES QUE NOVAMENTE ME ESTENDEU A MÃO E FOI PRESTATIVO EM VÁRIOS MOMENTOS DO TRABALHO.

AO PROFESSOR CO-ORIENTADOR LUÍS MAURO ROSA POR TER ME ACOMPANHADO NESTES QUATRO LONGOS ANOS, MEUS SINCEROS AGRADECIMENTOS.

ÀS BOLSISTAS CAMILA E PRISCILA QUE FORAM IMPORTANTES EM MOMENTOS DIFERENTES, MEU MUITO OBRIGADO.

ÀS “AMICAS” CLARISSA E LETÍCIA COLEGAS NO INÍCIO DA JORNADA.

AOS FUNCIONÁRIOS DA EEA, CELSO, CARLOS, ROBERTO E ALCINDO.

AO PROFESSOR CARLOS NABINGER, UM AMIGO DE LONGA DATA.

AOS MEUS FAMILIARES, ESPECIALMENTE A MINHA ESPOSA DANIELA E MEUS FILHOS MATHEUS, LAURA E GABRIEL.

COMPETIÇÃO ENTRE GRAMINEAS C₃ E C₄ NATIVAS NO RIO GRANDE DO SUL.^{/1}

AUTOR : ENG. AGRÔNOMO JOSÉ ALEXANDRE AGIOVA DA COSTA

ORIENTADOR : AINO VICTOR ÁVILA JACQUES.

CO-ORIENTADOR : LUÍS MAURO GONÇALVES DA ROSA.

RESUMO

O mecanismo da competição entre gramíneas nativas do Rio Grande do Sul foi estudado. As espécies C₄, *Paspalum urvillei* (Pu), *Andropogon lateralis* (Al), e as C₃, *Piptochaetium montevidense* e *Briza subaristata*, foram mantidas em monocultura, sendo submetidas a cinco níveis de adubação nitrogenada: 0, 100, 200, 300 e 400 kg N. ha⁻¹ (Experimento 1). Diagnóstico da condição nutricional foi realizado através de curvas de diluição de nitrogênio (N) e de um índice de nutrição nitrogenada (INN). Foram realizados cortes semanais sucessivos em que avaliou-se a produção e o teor de nitrogênio no tecido vegetal. As curvas estimadas foram comparadas a modelos gerais para C₃ e C₄. A única espécie que apresentou resultado semelhante ao modelo das C₄ foi Pu, sendo que as demais ficaram abaixo dos modelos. *P. montevidense* apresentou a menor quantidade de N remanescente no solo (N*), sendo predita a espécie vencedora em interações competitivas com outras espécies. Após as espécies foram plantadas em quatro diferentes proporções: 25%-75%, 50%-50%, 75%-25% e 25% cada (Experimento II). Foi avaliada a produção sazonal de biomassa aérea e de biomassa de raízes. A espécie vencedora foi *P.urvillei*, mas o mecanismo competitivo utilizado pela mesma foi a competição assimétrica por luz, contrariando a Teoria de Tilman utilizada como base do trabalho.

/1 Tese de Doutorado em Zootecnia, Área de Concentração Plantas Forrageiras, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (138 p). Março, 2003.

COMPETITION AMONG C₃ AND C₄ NATIVE GRASSES TO RIO GRANDE DO SUL.^{/1}

AUTHOR : ENG. AGRÔNOMO JOSÉ ALEXANDRE AGIOVA DA COSTA

ADVISOR : AINO VICTOR ÁVILA JACQUES.

CO-ADVISOR : LUÍS MAURO GONÇALVES DA ROSA.

SUMMARY

The competition mechanism among native grasses of Rio Grande do Sul was studied. The species C₄, *Paspalum urvillei* (Pu), *Andropogon lateralis* (Al), and C₃, *Piptochaetium montevidense* e *Briza subaristata*, were maintained at monoculture, it were submit to a five levels of nitrogen tillage: 0, 100, 200, 300 e 400 kg N. ha⁻¹ (Trial I). Nutritional diagnostic was obtained troughout nitrogen (N) dilution curves and nutritional nitrogen index (INN). Successional weekly cuts in the biomass was utilized to access yield and tissue percentual N. The estimated curves, were compare to general models to C₃ and C₄. The only species showed similar result to C₄ model was Pu, the other species underestimated the respective models. *P. montevidense* showed a smaller amount of rest N in soil (N*), predict the win species to competitive interaction whit others. After, the species was cropping in four different proportions: 25%-75%, 50%-50%, 75%-25% and 25% (Trial II). It was estimated the sazonal yield of aerial and root biomass. The win species was *P. urvillei*, but the competitive mechanism utilized was the assymmetric light competition, against the Tilman's Theory utilized in this work.

/1 Philosophy Doctor Thesis in Animal Science, Forrages Concentration Area, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (138 p). Março, 2003.

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	3
2.1 Os Campos Naturais da Depressão Central	3
2.2 Um Pouco da História da Ciência da Vegetação	6
2.3 Algumas Definições para Nortear o Entendimento	10
2.4 Dinâmica da Vegetação: Importância da Competição	14
2.5 Relações entre as Características das Plantas e a Habilidade Competitiva	16
2.6 Competição Acima e Abaixo do Solo	20
2.8 O Modelo de Competição de Tilman	26
2.8.1 Competição por um Único Fator Limitante	27
2.8.2 R^* e a Taxa de Distúrbio ou Perda	29
2.8.3 Isóclinas de Crescimento Recurso-dependente	29
2.8.4 O Forrageamento Ótimo das Plantas	30
2.8.5 Competição Interespecífica por Dois Recursos	31
2.9 Papel do Nitrogênio no Desenvolvimento das Plantas	32
2.10 Métodos para Determinação do Nitrogênio	35
3. Material e Métodos	37
3.1 Localização da Área Experimental	37
3.2 Clima e Solo	37
3.3 Experimento I. Competição Intra-específica: Implantação, Manejo e Delineamento Experimental	39
3.4 Curva de Diluição de N	40
3.5 Avaliações Realizadas	41
3.5.1 Produção de Biomassa Aérea	41
3.5.2 Índice de Nutrição Nitrogenada	42
3.5.3 Análise de Nitrogênio no Solo e no Tecido da Planta	43
3.5.4 Estimativa do Modelo R^*	44

3.6 Experimento II. Competição Interespecífica: Implantação, Manejo e Delineamento Experimental	44
3.6.1 Avaliações Realizadas	45
3.6.1.1 Densidade de Plantas	45
3.6.1.2 Produção de Biomassa Aérea	45
3.6.1.3 Análise de Nitrogênio	46
3.6.1.4 Produção de Biomassa de Raízes	46
3.6.1.5 Determinação do IAF	47
3.7 Análise Estatística	48
3.8 Calendário dos Eventos Principais	49
3.8.1 Experimento I	49
3.8.2 Experimento II	50
4 Resultados e Discussão	54
4.1 Experimento I: Competição Intra-específica	54
4.1.1 Curvas de Diluição de Nitrogênio	54
4.1.2 Índice de Nutrição Nitrogenada	65
4.1.3 Capacidade Fotossintética	69
4.1.4 O Modelo R*	72
4.2 Experimento II: Competição Interespecífica	78
4.2.1 A Densidade Inicial e a Produção de Matéria Seca	78
4.2.2 A produção de Biomassa Aérea	81
4.2.3 Produção de Biomassa Radicular	89
4.2.4 Integrando Parte Aérea e Subterrânea	92
4.2.5 A influência da Heterogeneidade do Solo na Competição	94
5 Conclusões	99
6 Referências Bibliográficas	100
7. Apêndices	110

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Amostragem de biomassa aérea (acima) e de raízes (abaixo)	51
Figura 2. Lavagem de raízes	52
Figura 3. Amostra de raízes de <i>A. lateralis</i> e contagem	53
Figura 4. Curvas de diluição de N% no tecido para as espécies C ₄ em relação ao modelo $N\% = 3,6 \cdot MS^{0,34}$, desenvolvido por Lemaire et al (1995) e intervalo de confiança de 95%	56
Figura 5. Curvas de diluição de N% no tecido para as espécies C ₃ em relação ao modelo $N\% = 4,8 \cdot MS^{-0,32}$ desenvolvido por Lemaire et al. (1995) e intervalo de confiança de 95%	57
Figura 6. Teores de N no solo e no tecido das espécies experimentais C ₄ (a) e C ₃ (b), em função das doses de nitrogênio aplicadas, em kg.ha ⁻¹	62
Figura 7. Relação entre N% no solo e tecido das espécies estivais (a) e hibernais (b), em função de doses crescentes de N aplicadas ao solo	64
Figura 8. Relação entre INN (N/ Nc), e eficiência de produção de MS (MS/Msmax) das espécies C ₄ e C ₃ em monocultivo	67
Figura 9. Relação entre INN (N/ Nc), e peso específico de folha (PEF/PEFmax) e eficiência fotossintética (FOTOS/FOTOSmax) das espécies C ₄ e C ₃ em monocultivo.	68
Figura 10. Relação entre dose de N aplicada ao solo e capacidade fotossintética das espécies em monocultivo, durante o verão (janeiro de 2000)	69
Figura 11. Relação entre a fotossíntese por peso e a eficiência de produção de MS. Representação de valores médios	70

Figura 12. Produção de MS média no Experimento II, em função das proporções utilizadas, para as espécies estivais (a) e hibernais (b). Os valores de matéria morta (MM), foram separados para fins de comparação	83
Figura 13. Relação entre produção de MS Total e MS Verde e o IAF medido pelo canopy analyser no primeiro corte, (a) estivais e (b) hibernais, em 30/01/01	85
Figura 14. Relação entre produção de MS Total e MS Verde e o IAF medido pelo canopy analyser no segundo corte, (a) estivais e (b) hibernais, em 04/04/0	86
Figura 15. Biomassa aérea acumulada ao longo das estações do ano, para as espécies, nas proporções utilizadas no experimento	87
Figura 16. Biomassa aérea acumulada ao longo das estações do ano, para as espécies hibernais nas proporções utilizadas no experimento.	88
Figura 17. Propodução de biomassa radicular para as espécies estivais e hibernais nas proporções utilizadas no experimento, em duas estações. As barras representam o erro padrão da média	91
Figura 18. Produção de biomassa aérea e radicular, (a) estivais e (b) hibernais em 04/02/02 (valores médios para cada espécie). As invasões estão representadas em b. As barras representam o erro padrão da média	93

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
Tabela 1. Nitrogênio (N% no tecido) e nitrogênio (N% residual no solo) para as espécies experimentais, nas doses utilizadas	59
Tabela 2. Concentração de nitrogênio no tecido e N% residual no solo, para as espécies experimentais utilizadas, nas doses adicionadas ao solo	59
Tabela 3. Biomassa aérea acumulada e nitrogênio residual no solo (N*), após 12 meses de rebrote para as espécie em monocultivo	74
Tabela 4. Produção de biomassa aérea e nitrogênio residual no solo aos 21 dias de rebrote na curva de diluição	74
Tabela 5. Densidade inicial em nº de plantas/m ² (28/11/2000)	80
Tabela 6. Densidade final em número de plantas/m ² (27/05/2002)	80

RELAÇÃO DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

C_3 = espécies de rota metabólica C_3

C_4 = espécies de rota metabólica C_4

$^{\circ}C$ = grau centígrado

cm = centímetro

$cm^{-2}.g^{-1}$ = centímetro quadrado por grama de matéria seca

FOTOS = fotossíntese

$g.cm^{-2}$ = grama de matéria seca por centímetro quadrado

IRGA = infrared gas analyzer

K = elemento químico potássio

KCl = cloreto de potássio

$Kg.N.ha^{-1}$ = kilograma de nitrogênio por hectare

m = metro

m^2 = metro quadrado

mm = milímetro de chuva

MS = matéria seca de pastagem

$MS.ha^{-1}$ = matéria seca de pastagem por hectare

$\mu molCO_2.m^{-2}$ = micromoles de gás carbônico por metro quadrado por segundo

N = elemento químico nitrogênio

N_c = nitrogênio crítico, teor necessário

$N_0 = 0 kg N.ha^{-1}$

$N_{100} = 100 kg N.ha^{-1}$

N200 = 200 kg N.ha⁻¹

N300 = 300 kg N.ha⁻¹

N400 = 400 kg N.ha⁻¹

N% = teor de nitrogênio

N* = N estrela, nitrogênio residual no solo

n^o = número

NH₄ = amônio

NO₃ = nitrato

NO₂ = nitrito

NIRS = near infra-red spectometry

OF = oferta de forragem (kg MS de forragem/ 100 kg de peso vivo)

P = elemento químico fósforo

PEF = peso específico de folha

PP = pressão de pastejo (kg PV /kg MS de forragem)

% = percentual

25% = vinte e cinco por cento

25%:75% = proporção : vinte e cinco por cento para setenta e cinco por cento

50%:50% = proporção : cinquenta por cento para cinquenta por cento

75%:25% = proporção : setenta e cinco por cento para vinte e cinco por cento

1 Introdução

Os campos naturais do Rio Grande do Sul ocupam atualmente cerca de 40% da área total do estado e apresentam uma grande diversidade de espécies, talvez inigualada no mundo. Segundo Lindman e Ferri (1974) o termo “campo” é tido pelos sul-americanos como todo terreno sem mata e que abrange vários territórios com fisionomia bastante distinta, porém, de nomes diversos (potreiro, gramado, chapadão...) mas mantendo o nome comum de “campo”, o qual é bastante usado, independente do terreno ou da vegetação, devido ao grande contraste existente entre a mata virgem e as formações sem matas. Considerando toda região Sul, Nabinger et al. (1999) citam que a diversidade de gramíneas e leguminosas está em torno de 800 e 200 espécies, respectivamente. No Rio Grande do Sul Boldrini (1993) estima que a diversidade florística nos campos naturais é de aproximadamente 400 espécies de gramíneas e cerca de 150 leguminosas. Além do intenso uso para interesses de exploração agropecuária, uma característica importante, que estimula a curiosidade científica sob a ótica ecológica do bioma “campos”, é a convivência entre as espécies gramíneas de rota metabólica C_3 e C_4 , também ocorrem outras numerosas famílias botânicas, como por exemplo compostas, leguminosas e ciperáceas, ensejando um ambiente rico que suscita também o emprego potencial para uso farmacêutico e ornamental, e talvez na sua função

futura mais importante, o reconhecimento dos campos naturais como mantenedores de ecossistemas mais sustentáveis e portanto passíveis de preservação ambiental. Essas perspectivas todas elevam os campos naturais a ecossistemas de importância econômica, social e ambiental.

Os fatos científicos históricos que servem de partida para o estudo dos campos sul-rio-grandenses são as expedições científicas ao redor do mundo, pois muitas delas passaram por aqui.

O presente trabalho visando acessar a interação competitiva entre gramíneas nativas de rota metabólica C_3 e C_4 foi conduzido a partir das seguintes hipóteses:

- as características eco-fisiológicas avaliadas estão relacionadas à habilidade competitiva da espécie melhor competidora
- a espécie que sobreviver com o menor valor de R^* entre as demais, será a melhor competidora, dominando as parcelas onde se encontre;
- a competição interespecífica se dará preponderantemente pelo recurso nitrogênio do solo.

Para tal foram desenvolvidos os seguintes objetivos:

- comparar as respostas eco-fisiológicas entre espécies de gramíneas nativas de rota metabólica C_4 e C_3 , em diferentes níveis de disponibilidade de nitrogênio;
- obter respostas eco-fisiológicas relacionados ao crescimento, como a fotossíntese, o peso específico de folha, a produção de biomassa aérea e de raízes;
- determinar o mecanismo da interação competitiva entre as espécies C_3 e as C_4
- apontar a espécie melhor competidora através do modelo de competição R^* de Tilman (1988).

2 Revisão Bibliográfica

2.1 Os Campos Naturais da Depressão Central

A introdução das primeiras cabeças de bovinos nos campos naturais da Região Sul foi realizada pelo padre jesuíta Cristóvão Mendonza em 1634. Trouxe do Paraguai um rebanho de 1500 animais originários da Capitania de São Vicente. Esse rebanho foi distribuído nas reduções jesuíticas para alimentação de padres e índios (Fortes 1981). Após a introdução dos bovinos no século XVII - ocorreu também a de ovinos no século XVIII - alastrando-se a pecuária para a produção do charque e do couro, o que acelerou as ações antrópicas iniciadas pelos indígenas, trazendo modificações na vegetação original da região. Mais tarde com a colonização no século XIX, o desmatamento para obtenção de lenha, lavouras de subsistência e formação de pastagens acelerou a expansão dos campos.

Segundo Rambo (1956) ao lado sul do Jacuí, devido o menor volume dos cursos de água e o influxo da Serra do Sudeste, predomina o campo limpo e seco. Na região entre Butiá e Arroio dos Ratos, as coxilhas acham-se revestidas de um tapete gramináceo muito uniforme, repartido por fracas formações de galeria e porções insignificantes de mata brejosa. O autor

comenta que "nas partes mais altas a secura do terreno supera a da Campanha, nutrindo uma flora muito baixa e pobre, de legítimos xerófitos".

Em estudos recentes diversos pesquisadores descreveram as formações campestres da região. Segundo Rocha (1991) a vegetação predominante na região constitui-se de superposição de espécies mega e microtéricas. Boldrini (1993) realizou estudo florístico na EEA, encontrando 209 espécies representantes de 37 famílias, em que 67% das espécies pertencem a 5 famílias: Gramineae com 54 spp (25,8%), Compositae com 46 spp (22,0%), Leguminosae com 18 spp (8,6%), Cyperaceae com 14 spp (6,7%) e Rubiaceae com 12 spp (5,7%). Outras 32 famílias estão representadas em 31,2% das espécies. O gênero que está representado com maior número de espécies é o **Paspalum** com 10 espécies, seguido de *Pterocaulon* e *Vernonia* com 6 espécies e os demais com 5 espécies (**Briza**, *Cyperus*, *Eragrostis*, *Gamochaeta*, *Juncus*, *Oxalis*, **Piptochaetium** e *Senecio*). Ocorrem diversas espécies de andropogôneas, sendo o capim-caninha, **Andropogon lateralis** Ness, dominante em áreas úmidas (Boldrini 1997).

A pesquisa da composição botânica em função do manejo de ruminantes tem sido realizada nos últimos vinte anos. Escosteguy (1990) trabalhando em um campo natural da Estação Experimental Agronômica (EEA-UFRGS) avaliou a composição botânica em quatro pressões de pastejo (PP): leve (16%), média (12%), alta (8%) e muito alta (4%). A avaliação identificou as espécies em cinco condições de relevo: topo, transição topo/encosta, encosta, transição encosta/banhado e banhado, sendo predominante o relevo de encosta. Nesta condição as espécies mais freqüentes foram: *P. notatum* Flüggé, *Andropogon lateralis*, **Piptochaetium montevidensis** Parodi, *Eryngium*

horridum Malme e *Desmodium incanum* (SW) DC. *A. lateralis* diminuiu a frequência de ocorrência quando a PP passou de leve para muito alta, observando-se o contrário com *P. notatum*. Em solos secos associados a PP muito alta, a espécie mais freqüente foi *P. notatum* enquanto que nos solos úmidos com PP leve, predominou *A. lateralis*. Estas espécies foram sugeridas então como indicadores da condição da pastagem.

Em experimento conduzido na mesma área experimental, Moojen (1991) introduziu tratamentos de adubação e diferimento. A influência da PP foi dividida em três grupos: crescente (aumento da freqüência com redução na PP), representado pelo aumento na participação de *A. lateralis*, *Aristida filifolia* (Arech) Herter, *Briza* spp, *P. plicatulum* Michx., *Sporobolus indicus* (L.) R.Br., *D. incanum* e *Dichondra sericea* Sw.; decrescente (diminuição da freqüência com aumento na PP), representado pelas espécies *Eragrostis neesii* Trin., *P. notatum*, *P. pauciliatum* Michx., *Chaptalia* spp., *Richardia* spp, *Eringium ciliatum* Cham. et Schlecht , *Oxalis* spp e *Ruellia* sp; e o grupo indiferente formado pelas espécies restantes. As plantas responderam, em geral, positivamente à adubação, sendo que algumas mostraram resposta linear positiva: *A. affinis*, *Briza* spp, *Coelorhachis selloana*, *S. indicus* e *D. incanum* demonstrando que a adubação beneficia as espécies de melhor qualidade. Os diferimentos de verão beneficiaram as espécies de ciclo estival, interagindo com a PP. *P. notatum* aumentou no tratamento sem diferimento (pastejo contínuo) e *A. lateralis* diminuiu. Em trabalho subsequente de BOLDRINI (1993) as espécies. *P. notatum*, *A. lateralis* e *A. affinis* dominaram em 599 levantamentos efetuados, contribuindo com 63% da cobertura vegetal. *P. notatum* apresentou cobertura mais elevada nos tratamentos 4 e 12% de oferta de forragem (OF=kgMS/100kg

PV), comportamento explicado pelo hábito rizomatoso, altamente adaptado ao pastejo intenso. *A. lateralis* salientou-se nas OF mais baixas, onde desenvolveu porte mais elevado, encontrando-se frequentemente florescida. A frequência absoluta desta espécie está em torno de 60%, sendo mais alta (80%), na OF de 8%, pela maior umidade do solo apresentada.

Atualmente ocorre a diminuição das áreas de campos, principalmente pela expansão das áreas de lavouras de grãos com fins comerciais.

2.2 Um Pouco da História da Ciência da Vegetação

Com o advento das expedições dos naturalistas nos séculos 18 e 19 muitos desses vieram ao Brasil: Alexander von Humboldt e Eugenius Warming (Acot 1996) e George Heinrich von Langsdorff (Braga 1996). Ainda outros tantos vieram também ao Brasil meridional: Auguste de Saint Hilaire (Gastal Jr. 1996), Aimé Bonpland (Lourteig 1996) e Robert Avé-Lallemant (Waechter 1996). Mas de particular importância foi a viagem de Carl Axel Magnus Lindman (Pillar e Boldrini 1996) pela concepção ecológica que deu ao seu trabalho. Se coube a Warming o início da ecologia pela classificação dos vegetais em “grupos de associações” (Vereinklassen) que são claramente reconhecidos por seus modos de vida (Acot 1996), coube a Lindman revelar e explicar a associação entre as condições do meio e os atributos morfológicos em plantas da vegetação campestre e florestal do Rio Grande do Sul. Isso evidencia a importância dos valores adaptativos dos atributos morfológicos e nas transições florestas-campos da paisagem sul-riograndense (Pillar e Boldrini 1996).

Ao término do período de maior intensidade das viagens exploratórias ao redor do mundo, quando a ciência da vegetação muito evoluiu e mesmo a própria teoria da evolução formulada por Darwin, o foco das investigações na ciência da vegetação passou a ser o modo como se davam os processos, o que ocorreu no final do século 19 (Glenn-Lewin et al. 1992).

Dentro do contexto histórico do estudo da sucessão Glenn-Lewin et al. (1992) citam que, embora existissem teorias e pesquisas precursoras sobre o tema, p.e. Davis e Cowles, no ano de 1899, foi Clements em 1904 e 1916 quem ofereceu uma teoria compreensível sobre a sucessão vegetal. Clements conceitua sucessão como um processo altamente ordenado e preditível, em que a mudança ocorrida na vegetação representara a história de vida da comunidade de plantas, que ele assumiu como atributos de um organismo. De pontos de partida inicialmente distintos, comunidades convergiam em direção a uma **vegetação clímax**, sendo o clímax uma condição de grande estabilidade em que a vegetação alcançava um **equilíbrio** controlado somente pelo clima regional.

Estes mesmos autores apontam que as críticas à Teoria de Clements surgiram cedo por intermédio de Gleason em 1917, 1926, 1927 e 1939 e Tansley em 1935. Gleason desafiou a assertiva de Clements de que as comunidades de plantas fossem entidades orgânicas altamente integradas e forçadas a um comportamento individualístico único e com um só papel nos eventos de oportunidade. Ele viu as comunidades como resultantes de fortuitas sobreposições das distribuições das espécies com similares tolerâncias ambientais, enfatizando a importância dos processos estocásticos na sucessão. Por outro lado, Tansley criticou fortemente a assertiva de Clements

de que toda mudança vegetacional, em uma região particular, deveria convergir em direção ao mesmo tipo de clímax. Ele argumentou que os fatores locais, tais como o tipo de rochas e a posição topográfica, poderiam resultar em tipos de vegetação clímax que diferiam daquele associado ao clima regional.

Na década de 60 Margalef procurou explicar padrões universais de mudança sucessional pela **Teoria da Informação** aplicada aos ecossistemas. Ele argumentou que as ligações entre os níveis tróficos e a população representavam informação e que a sucessão representava uma tendência natural em direção à acumulação de uma maior informação em um ecossistema. Para Margalef a sucessão era dirigida de um ecossistema simples para ecossistemas mais complexos, com mais níveis tróficos e maior diversidade de espécies e formas de vida. Odum em 1969, resumiu um número de tendências sucessionais ao nível das **propriedades** existentes na comunidade e no ecossistema como p.e. biomassa e diversidade, que ele postulou resultar da tendência do ecossistema desenvolver-se em direção a uma maior **homeostase**, sendo esta limitada pelo ambiente físico, e necessariamente direcionando-se para um ecossistema de máxima biomassa e diversidade (Glenn-Lewin et al. 1992).

As sínteses teóricas de Margalef e Odum, embora assentadas em termos de parâmetros termodinâmicos e de ecossistemas, são fisiologicamente similares à teoria de Clements. Ambos corpos das teorias incluem esquemas de desenvolvimento, em que a mudança sucessional é vista como consequência das relações e interações dentro da comunidade, enquanto influências externas tais como distúrbios em larga escala, variação climática e imigração de novas espécies têm menor importância ou são

assumidas como sendo constantes (Glenn-Lewin et al. 1992). Esta é uma visão de equilíbrio em que as forças motrizes e tendências determinísticas, em direção à homeostase ou máximo conteúdo de informação, são análogas à história de vida determinística de Clements em direção ao clímax do super-organismo (super-organism climax), carecendo, todas, de dados empíricos e experimentação cuidadosa.

No início da década de 70 os ecólogos reconheceram a inadequação tanto da teoria sucessional de Clements, quanto das sínteses de Margalef e Odum. Contudo não havia novos paradigmas prontamente disponíveis para explicar as idéias citadas acima. Ao invés disso, houve um aumento na apreciação da necessidade de informações locais específicas dos mecanismos ou causas aproximadas da mudança na vegetação. A partir do meio da década de 70 duas tendências dominaram a pesquisa em dinâmica da população, segundo Glenn-Lewin et al. (1992). Uma derivava de explicações holísticas do fenômeno da sucessão através do reducionismo e utilizava aproximações mecanísticas, enfatizando as causas aproximadas da mudança da vegetação e a outra, partia do equilíbrio em direção a paradigmas do não equilíbrio. A rejeição das idéias da década de 60, foi superada por diversas hipóteses não mutuamente exclusivas, que podiam ser aplicadas em vários graus a qualquer seqüência sucessional, tendo em comum uma perspectiva reducionista, enfatizando as histórias de vida e as interações competitivas das espécies componentes, mais do que as propriedades emergentes das comunidades (Glenn-Lewin et al. 1992, citando Peet e Christensen 1980). Assim, os ecólogos contemporâneos vêem as mudanças na vegetação como o resultado de interações populacionais dentro de condições ambientais

flutuantes, sendo os parâmetros, taxas de nascimento e morte e taxas de crescimento sob condições ambientais variantes, o núcleo de modelos quantitativos da dinâmica da vegetação. Esta visão moderna pode ser denominada “dinâmica” ou “cinética” que enfatiza a importância de distúrbios repetidos e relativamente freqüentes e aceita a mudança contínua na vegetação como norma (Glenn-Lewin et al.1992, citando Pickett e White 1985).

O estudo eco-fisiológico das espécies componentes das formações campestres, particularmente as gramíneas pelo grau de cobertura, possibilita compreender melhor como a vegetação responde aos fatores do meio, e em última análise como se dão as relações inter e intra-específicas que determinam a dinâmica populacional e o padrão de distribuição.

2.3 Algumas Definições para Nortear o Entendimento

A competição é considerada pela maioria dos cientistas da vegetação como um dos processos mais importantes na determinação da estrutura e da dinâmica da vegetação em comunidades naturais (Huston e Smith 1987, Goldberg 1990, Connel 1990, Tilman 1988, Hamilton 1996). Para alguns a sua importância é diminuída diante de distúrbios que possam interferir no processo (Keddy 1989, Louda et al. 1990, Oksanen 1990, Connel 1990, Hulme 1996), para outros é considerada mínima, como na escola que enfatiza a co-existência entre as espécies nas comunidades vegetais (p.e., Aarssen 1989). Nessa as diferentes **habilidades competitivas** não são suficientemente diferentes para resultar em exclusão competitiva, pois pela **visão pelo olho da planta**, a co-existência dá-se pela **combinação das habilidades**

competitivas, (competitive combining ability hypothesis) permitindo a diferenciação que leva a uma interação de **evitamento**.

Uma definição de competição que generaliza os mecanismos envolvidos no direcionamento dos processos é dada por Connell (1990): “**uma interação negativa recíproca entre dois indivíduos**”. Esta definição remete aos mecanismos diretos e indiretos que interferem na competição. Casos de interação direta dão-se entre duas espécies, pela liberação de substâncias tóxicas, contato direto (abrasão mecânica entre ramos, provocada pelo vento), “crescimento diretamente em cima”, impedimento mecânico ou corte por baixo. Casos de interação indireta ocorrem com a repartição, entre as espécies envolvidas, de um recurso limitante (luz, água, minerais, vitaminas, etc), em que as plantas exercem um **efeito negativo** sobre os recursos (*absorção*) e o recurso exerce um efeito positivo entre as plantas (*sobrevivência*), também designada como competição exploratória. Outros dois casos apontados por Connell (1990) são considerados competição aparente e são interações indiretas. A primeira, é exercida por inimigos naturais (herbívoros, parasitas e patógenos) sobre as espécies em competição e decorre do fato delas compartilharem o inimigo, sendo negativo o efeito deste sobre as mesmas e positivo o das plantas em relação ao inimigo. A segunda, é exercida por uma terceira espécie de planta (P3) que interfere na interação de outras duas (P1 e P2), estas últimas apresentam uma forte interação positiva, enquanto P3 exerce uma forte interação negativa com uma delas (p.e. P2), resultando então, num efeito negativo entre P1 e P3, mas fraco, possivelmente não detectado em experimentos de campo.

Aprofundando esta linha de raciocínio, mas considerando uma abordagem mecanística Goldberg (1990) observa que a maioria das interações entre as plantas realmente ocorre através de algum intermediário (recursos, polinizadores, dispersores, herbívoros ou micróbios simbiotes) e que nas interações decorrentes desses processos, uma ou ambas plantas tem um **efeito** na abundância de um intermediário e uma **resposta** a mudanças na abundância do mesmo. Sob o aspecto da competição por recursos, os efeitos negativos poderiam ser a depleção da luz e/ou nutrientes e as respostas positivas, o crescimento ou a sobrevivência na luz e/ou nutrientes disponíveis. Os componentes efeito e resposta correspondem às duas formas nas quais as plantas individuais podem ser boas competidoras: depletando rapidamente um recurso ou sendo hábil em continuar crescendo em níveis depletados de recursos (Goldberg 1990). Também a autora considera que ambos componentes, efeito e resposta, devem ser significantes e de apropriada manifestação para a competição ocorrer de fato, p.e., a competição exploratória é uma interação indireta que tem como intermediário recursos, neste caso, as plantas exercem um efeito negativo na abundância do intermediário. Esse efeito é a absorção/depleção dos recursos e a resposta positiva que ocorre nas espécies “alvo” pela diminuição do intermediário, pode ser a diminuição do crescimento ou aumento da mortalidade. O efeito líquido das outras espécies na planta “alvo” é negativo, ou seja, o nível reduzido do intermediário tem um impacto negativo no desempenho das plantas competidoras e pode ser medido para um indivíduo ou pelo tamanho unitário. Casper e Jackson (1997) adaptaram esta interpretação mecanística às interações competitivas tanto acima quanto abaixo do solo. Os autores citam

que a competição abaixo do solo, mediada por recursos, ocorre quando uma planta exerce um **efeito negativo** na disponibilidade de algum recurso abaixo do solo, exibido como uma **resposta positiva** por outra planta, no crescimento, sobrevivência ou reprodução.

Considerando que grande parte das interações em ambiente natural e cultivado (lavouras, pastagens) se dá por recursos e, portanto, é fruto de competição indireta poderíamos considerar a definição de Keddy (1989) que conceitua competição como “os efeitos negativos que um organismo exerce sobre o outro, consumindo ou controlando o acesso a um recurso que está limitado no ambiente” ou aquela utilizada por muitos cientistas ingleses p.e. Firbank e Watkinson (1990), Hamilton (1996) e Bullock (1996) quando citam Begon et al. (1986), que consideram competição “uma interação entre indivíduos, causada pelo compartilhamento de um recurso de suprimento limitado, conduzindo a uma redução na sobrevivência, crescimento e ou reprodução de pelo menos um dos indivíduos envolvidos na competição”. A definição adequada de recurso é aquela que leva em consideração o ponto de vista funcional, como a de Tilman (1988): “qualquer substância ou fator do meio que é consumido por um organismo e pode levar a um incremento na taxa de crescimento, na medida em que sua disponibilidade no ambiente seja aumentada”.

Podemos considerar ainda as relações competitivas entre as entidades envolvidas em dois níveis, a que ocorre entre indivíduos da mesma espécie (intra-específica) ou aquela que ocorre entre indivíduos de espécies distintas (inter-específica). A competição intra-específica é geralmente estudada em experimentos com indivíduos da mesma espécie semeados em

densidades diferentes e através do registro do desempenho dos mesmos, p.e. através da produção de biomassa, produção de semente, taxas de crescimento, depleção de recursos, etc, após decorrido um determinado espaço de tempo (Harper 1977, Watkinson 1984). A competição inter-específica pode ser estudada comparando-se um par de espécies diferentes com cada espécie em monocultivo (intra-específica), utilizando-se séries de reposição (Wedin e Tilman 1993). A maioria dos cientistas da vegetação concordam que a competição inter-específica pode influenciar a composição das comunidades vegetais (Harper 1977; Grime 1979, 1994 a, b; Huston e Smith 1987; Tilman 1984, 1988, 1994; Connel 1990; Wedin e Tilman 1993; Bullock 1996).

Em estudos de dinâmica vegetacional os pesquisadores os padrões e processos em comunidades vegetais no ambiente natural. Neste contexto, é freqüentemente considerada a importância da competição.

2.4 Dinâmica da Vegetação: Importância da Competição

A intensidade da competição inter-específica aumenta ao longo de gradientes de produtividade do solo Grime (1979) e Keddy (1990). Baseado nas estratégias de sobrevivência de plantas Grime (1979) afirma que a competição deveria ser mais intensa em habitats produtivos, porque estes habitats suportariam maiores taxas de crescimento e maiores quantidades de biomassa. Então, nas circunstâncias que permitem o rápido desenvolvimento de uma grande cultura, a competição mais óbvia é a que ocorre acima do solo com respeito ao espaço e luz (preempção), sendo dependente também da

captura efetiva de água e nutrientes minerais. Nesta mesma visão habitats improdutivos suportariam baixas taxas de crescimento e acumulariam menor biomassa sobre o solo, provocando menor sombreamento e resultando numa menor intensidade de competição. A essência desta teoria é a sugestão que, embora a competição, especialmente aquela por água e nutrientes minerais, não está restrita a habitats produtivos, mas sua importância em habitats improdutivos é pequena, no que se refere a habilidade em conservar os recursos que foram capturados e na resistência aos severos riscos de sobrevivência que caracterizam ambientes inférteis. Espécies com alta habilidade para competir tendem a dominar habitats produtivos e espécies com baixa capacidade de competir podem ser deslocadas para habitats menos produtivos, onde a competição é menos intensa.

Tilman (1988) tem outro ponto de vista, sugerindo que habitats pouco produtivos poderiam ser caracterizados por intensa competição por recursos do solo. A teoria de Tilman (1980, 1982) citada por Tilman (1988) sobre a competição por recursos prediz que pode não haver mudança quantitativa na intensidade de competição ao longo de gradientes de produtividade, mas pode haver uma importante mudança qualitativa, com plantas competindo por recursos do solo em áreas menos produtivas e competindo por luz em áreas mais produtivas (Tilman 1988, Wedin e Tilman 1993). Esta teoria assume que os requerimentos em recursos nos vários estágios do ciclo evolutivo de cada espécie podem ser sumarizados pelo seu efeito no requerimento de recursos no equilíbrio de cada espécie. Segundo Tilman (1988) a melhor competidora deve ser a espécie que consegue reduzir

as concentrações de um recurso limitante ao mais baixo nível e ainda assim manter sua população.

Diversas hipóteses sucessionais assumem que as espécies componentes dos estágios iniciais da sucessão são pobres competidoras, mas são superiores em outras características, como a habilidade para colonização ou uma máxima taxa de crescimento (Huston e Smith 1987, Tilman 1988).

Outro aspecto de relevância é a competição que se dá abaixo do solo, sendo que esta freqüentemente reduz o desempenho das plantas mais do que a competição acima do solo (Wilson 1988).

Não obstante as discordâncias sobre como se dão as interações inter-específicas e qual o grau de importância da competição para um determinado habitat, o resultado competitivo é fruto das habilidades competitivas das espécies envolvidas.

2.5 Relações entre as Características das Plantas e a Habilidade Competitiva

Muitas interações entre plantas tomam lugar em ambientes sucessionais e estas ocorrem quando indivíduos estão em estreita proximidade, de tal forma que cada um pode influenciar o outro em termos de crescimento, sobrevivência e reprodução (Bazzaz 1990). Indivíduos de diferentes espécies podem ser classificados na sua habilidade competitiva pela força com que suprimem outros indivíduos (efeito competitivo líquido) ou pelo que respondem à presença dos competidores (resposta competitiva líquida), Goldberg (1990). A maioria dos cientistas abordam o assunto pelas características das plantas ou pela sua história de vida ou ainda pelos tipos

funcionais, mas todas as formas de tratar o assunto referem-se aos atributos intrínsecos que levam as plantas a desenvolverem interações (competição, coexistência) na dinâmica da vegetação. Porém Huston e Smith (1987) lembram que não existe a habilidade competitiva absoluta, nem alguma característica que confira habilidade competitiva em todas situações, mas sim características diferentes que determinam o sucesso competitivo em diferentes situações. As estratégias de evitamento ou tolerância são exemplos de resistência ao estresse relacionados aos baixos níveis de luz, água e/ou nutrientes. Neste contexto, os autores divergem da classificação de Grime (1979, 1994 a) que utiliza o conceito da estratégia das plantas: competidoras, ruderais e tolerantes à estresse; pois entendem que exista um contínuo de estratégias de plantas resultando em hierarquias de adaptação relativa a cada diferente conjunto de condições ambientais.

Nobel (1991) afirma que as plantas diferem na habilidade competitiva em converter recursos do solo em biomassa, que expressa-se na eficiência de uso da água e dos nutrientes. Estas diferenças podem afetar o crescimento relativo das plantas através de um gradiente de recursos do solo, mesmo na ausência de competição abaixo do solo, Casper e Jackson (1997). As características relacionadas a habilidade competitiva abaixo do solo, como a de **ocupar espaço**, dependem de diversas características das raízes, tais como a taxa de crescimento relativo, a quantidade de biomassa, a densidade das raízes finas e a área de superfície total. Desta forma, somente a abundância de raízes não é suficiente para explicar o resultado competitivo, pois a competição intra-específica que ocorre faz com que o retorno do investimento em novo crescimento decline em altas densidades de raízes

(Casper e Jackson 1997). Outros aspectos que influenciam são a **plasticidade morfológica** (localização das raízes em regiões ou manchas de nutrientes), a **plasticidade fisiológica** relacionadas a taxa de absorção (equação de Michaelis-Menten) e a associação com micorrizas. O ajuste arquitetural (topologia, comprimento de raiz, ângulos das ramificações) às modificações locais foram examinados por Fitter (1994), citado por Grime (1994 b), quando 11 atributos de espécies herbáceas foram estudados. Na média, raízes em manchas relativamente ricas em nutrientes, tiveram mais de um padrão de ramificação tipo “osso de peixe” que aquelas em manchas pobres em nutrientes, pois os padrões de ramificação podem concentrar maiores seqüências de raízes laterais nas manchas ricas. Campbell et al. (1991), citado por Grime (1994 b), mostra que a precisão na alocação das raízes e da parte aérea em manchas enriquecidas de nutrientes e luz por parte das espécies dominantes foi menor do que as subordinadas, o que sugere que em ambientes férteis a dominância não está relacionada a plasticidade ‘per se’, mas depende muito mais da taxa relativa de crescimento e de uma sólida arquitetura acima e abaixo do solo. Casper e Jackson (1997) citam que algumas características dos **padrões espaciais e temporais de enraizamento** parecem reduzir a competição abaixo do solo, com isso provavelmente caindo na categoria geral da separação de nichos. Esses padrões espaciais e temporais dos recursos do solo podem ser relacionados porque as raízes profundas permitem às plantas acessarem uma fonte disponível de água depois que as camadas superiores tenham secado, habilitando-as a separar o tempo de crescimento dos eventos de chuva, persistindo depois que as espécies vizinhas tenham morrido ou tornado-se dormentes.

Uma hipótese que procura explicar as alterações nas habilidades competitivas durante a sucessão é a denominada razão de recursos (resource-ratio hypothesis), (Tilman, 1985) que assume que as espécies do início de sucessão são competidoras superiores para um nutriente limitante, mas são pobres competidoras por um segundo recurso. As habilidades competitivas, inversamente relacionadas com a absorção de luz e dos nutrientes do solo, geralmente o nitrogênio, são usadas para modelar mudanças na composição botânica no decorrer do tempo. Naqueles casos onde a luz disponível ao nível do solo decresce e a disponibilidade de nutrientes no solo aumenta, ou seja, quando as razões de recurso mudam, o modelo produz uma reposição temporal das espécies, que é a sucessão. Uma pressuposição crítica da hipótese da razão de recursos é que as espécies em competição alcançam um equilíbrio competitivo a cada ponto ao longo do gradiente variável de nitrogênio-luz. Esse modelo prediz ainda, que a mudança que ocorre na composição das espécies, ao longo do gradiente de recursos no tempo, são válidas somente quando “a taxa de mudanças nas disponibilidades de recurso é lenta, relativa à taxa do deslocamento competitivo”, (Tilman 1985, 1988). Então, um gradiente temporal irá favorecer seqüencialmente espécies que são competidoras superiores em razões particulares de recurso do solo-luz, em que cada espécie alcançará seu pico de abundância em um ponto diferente ao longo desse gradiente. A co-existência entre duas espécies é explicada pela maior limitação de uma por um recurso, enquanto a outra é mais limitada por outro (Tilman, 1988).

Huston e Smith (1987), citando Robertson (1982) e Pastor et al. (1984) comentam que o aumento na disponibilidade de nutrientes, que é a

variável motriz da hipótese da razão de recursos, ocorre em algumas seqüências sucessionais, particularmente durante sucessões primárias que ocorrem em solos pobres em nutrientes, mas que certamente não é um aspecto de todas sucessões. Os autores comentam ainda que embora as correlações entre disponibilidades de nutrientes e luz sejam claras, os mecanismos não são necessariamente simples. Goldberg et al. (2001) afirmam que particularmente a densidade de plântulas é um aspecto importante na germinação do banco de sementes, sendo a competição por recursos mais influente na fase de crescimento. Então, essa teoria está sujeita à crítica, porque agrega muitos componentes da habilidade competitiva em um único parâmetro, o R^* , que pode não responder às condições ambientais com a mesma dinâmica que as diversas características independentes. Outra crítica dos autores a essa teoria é que o modelo é uma aproximação baseada na população, obscurecendo a dinâmica central da sucessão vegetal, que são as interações entre organismos individuais, pois os indivíduos em uma mesma população podem variar grandemente tanto em termos de tamanho, idade e estágio fisiológico, quanto ao ambiente biótico e abiótico em que vivem.

2.6 Competição Acima e Abaixo do Solo

A competição por recursos dá-se basicamente por água e nutrientes no solo e por luz acima do solo. Caldwell (1987) afirma que os estudos tem sido centrados mais no papel da competição em estruturar os ecossistemas, do que como a estrutura da planta influencia a competição. A competição por luz é geralmente descrita como assimétrica ou preemptiva (Harper 1977, Grime

1979, Tilman 1988, Grace 1990). As plantas competidoras deveriam ser aquelas que podem rapidamente estabelecer o dossel, remobilizando as reservas de energia ou fazendo fotossíntese imediata e que poderiam alcançar crescimento lateral e em altura de forma eficaz. A vantagem competitiva é atribuída à altura dos colmos que capturam a luz rapidamente, sombreando as outras competidoras, que crescem e absorvem a umidade e os nutrientes abaixo do solo. Por um mecanismo de retro-alimentação as competidoras dominam o habitat.

A estrutura de dosséis densamente formados por espécies em competição por luz, faz com frequência, que a maior quantidade dela seja absorvida na parte superior do dossel. Quando plantas de alturas similares competem, aquelas com folhas mais horizontais ou que acompanham o movimento do sol, sombrearão mais eficientemente as demais. Em plantas com vantagens em altura e com inclinações angulares de folha menores no topo e maiores na base a eficiência de absorção é maior, Sinoquet et al. (1990), Soussana et al. (199?), aumentando rapidamente a competição por luz. No comprimento de onda fotossinteticamente ativo (400 a 700 nm), a eficiência de absorção varia de 0,65 a 0,90, conforme a altura solar e a proporção de radiação solar direta/difusa (Varlet-Grancher, 1989).

Embora a teoria da penetração de luz esteja bem desenvolvida, em relação à competição não tem sido bem explorada porque descrevem mais o resultado da interação competitiva do que o mecanismo que a determina.

Na competição por luz as plantas envolvidas repartem seu investimento em folhas, que são os principais órgãos fotossintetizantes e sombreantes, e nas estruturas de suporte, colmos e pecíolos que colocam as

folhas em posições mais vantajosas para a competição (Caldwell 1987). Crescimento em altura é mais importante quando a competição por luz é maior e a produção de folhas é mais importante quando a planta está em condições de interceptar luz. Então, se a planta puder perceber mudanças ambientais de luz (qualidade da luz) precocemente e alocar recursos de crescimento para suprir eventuais desvantagens competitivas estará em melhor situação que as suas competidoras. A percepção ocorre ao nível do fitocromo que apresenta duas formas relativamente estáveis, o fitocromo vermelho (Fv), e o fitocromo vermelho extremo (Fve), que apresentam absorção máxima nos comprimentos de onda do V (660 nm) e do Ve (730 nm). A síntese de FV ocorre na presença de luz e as respostas fisiológicas se manifestam na presença do Fve (Almeida e Mundstock 1998). Segundo Ballaré et al. (1991) que trabalharam com comunidade de plântulas de dicotiledôneas em baixa densidade (IAF menor que 1) a proximidade entre as plântulas causou um incremento marcante na quantidade de Ve recebido na superfície do caule. As medições com fibra ótica, captaram a dispersão de Ve dentro do caule, o que aumentou a razão V:Ve e redução no foto-equilíbrio do fitocromo (Fv:Fve). Estes são quantitativamente relacionados ao IAF da população. Então, além da alteração da qualidade da luz, a quantidade de radiação recebida pelo caule interfere na competição e é afetada pela densidade de plantas da comunidade. As espécies variam consideravelmente na sua flexibilidade de alocação em resposta à luz. Uma relação geral inversa entre tolerância à sombra ou o evitamento, a altas taxas V/Ve tem sido observada (Caldwell 1986, citando Holmes 1983).

A competição abaixo do solo é menos entendida do que a que se processa acima do solo. Grime (1979) prediz um aumento na competição tanto

acima quanto abaixo do solo ao longo de um gradiente de aumento de recursos do solo. Uma visão oposta é a de que a competição entre raízes diminui e a competição na parte aérea aumenta ao longo de um gradiente de aumento de recursos do solo, enquanto a competição total permanece constante (Tilman, 1985), a chamada hipótese da razão de recursos (item 2.5). Então para Huston e Smith (1987) e Tilman (1988), a competição em ambientes ricos se daria por luz, sendo que o intenso sombreamento próximo ao solo estaria agindo como um mecanismo seletivo e a competição por nutrientes não estaria limitando, pois teria mínima influência. Grime (1994 b) no entanto, afirma que apesar da quantidade de luz e nutrientes minerais serem suficientes para sustentar alta produtividade, a interceptação de recursos pelas plantas causa depleção acima e abaixo do solo, tendo como resultado a supressão competitiva. Podendo ocorrer até mesmo rápida deficiência, com indivíduos confinados às zonas de depleção. Então ainda que competindo por luz, a competição nas raízes pode ser mais severa. Exemplo é dado por Caldwell (1986) e Grime (1994 b) citando o clássico experimento de Donald (1958), em que misturas de *Lolium perenne* e *Phalaris tuberosa* em vasos, foram submetidas a combinações de crescimento de raízes e parte aérea, juntas ou separadas. *Phalaris* teve a mesma produção que *Lolium* com raízes e parte aérea separadas, mas diminuiu quando houve crescimento conjunto somente da parte aérea. Quando cresceram juntas só as raízes, *Phalaris* cresceu ainda menos, sendo quase suprimida. Caldwell (1987) cita que experimentos semelhantes ao de Donald, foram conduzidos pelo menos mais sete vezes e em todos a competição mais importante foi nas raízes.

Os estudos aproximam a arquitetura das raízes do ponto de vista dos padrões de desenvolvimento, longevidade, ordens de ramificação e unidades de multiplicação de raízes, mas o quanto as raízes de indivíduos estão depletando recursos do solo em níveis inacessíveis para as competidoras (Tilman 1988) ou quanto a competição é mais um problema de ocupação de espaço do solo, diminuindo órgãos de forrageamento (raízes e folhas) e reduzindo a aquisição de recursos McConnaughay e Bazzaz (1992) e Casper e Jackson (1997), permanece ainda um tanto obscuro.

Em ecossistemas de pradarias formados por gramíneas de porte baixo a proporção de biomassa abaixo do solo excede a 80% e grande parte é investido em raízes finas (Caldwell e Richards 1986). Os autores descrevem que para um dado volume de solo, a mesma biomassa de raízes distribuídas em um maior comprimento de raízes finas, oposto a um menor comprimento de raízes grossas, a absorção predita para potássio por um modelo de fluxo cilíndrico de absorção de água e nutrientes aumenta. Comentam ainda que, com a mesma densidade de raízes, uma distribuição irregular aumenta a competição, pois nessas circunstâncias a absorção total diminui. Então alterar a estrutura tem um maior efeito do que as características fisiológicas das raízes. Isto levou Chapin (1980) citado por Caldwell (1986) a afirmar que em solos de baixa fertilidade, as plantas não tem alta capacidade de absorção por unidade de biomassa, investindo então pesadamente em grande biomassa radicular. Ao contrário Tilman e Wedin (1991 b) acreditam que uma alta eficiência no uso do nitrogênio (EUN), poderia ser obtida maximizando a produtividade, mesmo com valor de absorção moderadamente alto. O ótimo dependeria dos custos de absorção ou do aumento da produtividade. Os

autores constataram que espécies com maiores EUN não foram as de menor requerimento anual em N, mas aquelas com maior produtividade líquida anual. Os pesquisadores mostraram que em monocultivo, as espécies de maior produção de MS aérea foram também as de maior produção de MS de raízes, com maior EUN, maior eficiência de absorção de N e maior EUN fotossintética. A produção abaixo do solo ficou em torno de 70% para as mais eficientes, as C₄, em torno de 50% para as intermediárias, as C₃ e somente em 15% para *Agrostis scabra*, a C₃ menos eficiente.

Por outro lado é importante considerar heterogeneidade do solo. Em ambientes homogêneos as plantas adquirem nutrientes proporcionalmente ao incremento em sua massa, mas esta situação pode mudar em habitats heterogêneos (Schiwinning e Weiner 1998, Casper e Jackson 1997). Plantas de grande tamanho podem alcançar manchas ricas em nutrientes e depletá-las antes das plantas pequenas, provendo-as com uma vantagem desproporcional em termos de aquisição de nutriente, o que resulta em competição assimétrica. Também as condições iniciais da competição podem provocar competição assimétrica (Harper 1977, Grime 1979, Keddy 1990), porém estas assimetrias não determinariam o resultado da competição a longo prazo (Tilman 1988). Utilizando-se de experimentos em gradiente de disponibilidade de N, Tilman e Wedin (1991), Wedin e Tilman (1993) concluíram que em meio homogêneo, mas rico em N, a competição assimétrica ocorreu, mas para meio pobre em N, no entanto, prevaleceram os pressupostos da teoria do R* (Tilman 1988, Tilman 1990).

Em que pesem os enfoques diferentes, com relação à competição em habitats ricos em recursos e a competição em habitats pobres, existe um

consenso: o maior determinante é a competição por recursos do solo e a repartição de recursos privilegia o sistema radicular que aumenta a eficiência de captação destes recursos.

2.7 O Modelo de Competição de Tilman

Devido as complexidades causadas pela estrutura das populações vegetais, pela ligação entre nutrientes e luz e pelas trocas excludentes (tradeoff) entre plantas face ao forrageamento por recursos limitantes do solo e luz, não existe uma teoria simples que inclua todos os componentes da competição entre plantas (Tilman 1988). Mesmo assim, modelos complexos podem ter muito da sua complexidade dinâmica sumarizada por poucas equações (Tilman 1988, citando Schaffer 1981). Uma teoria simples usa as condições que existem quando a população alcança o equilíbrio, para prever o resultado da competição inter-específica por recursos. Nesse caso os requerimentos em recursos nos vários estágios do ciclo evolutivo de uma espécie podem ser sumarizados pelo seu efeito no requerimento de recursos no equilíbrio dessa espécie. Para populações que não alcançam um equilíbrio é assumido que a disponibilidade de recurso média, a longo prazo, pode ser uma aceitável aproximação para as condições de equilíbrio. A teoria baseia-se em quatro conceitos: (1) que as disponibilidades para todos recursos limitantes devem ser positivamente correlacionadas ao longo dos gradientes das taxas de perda; (2) que a disponibilidade de um recurso limitante e a luz devem ser negativamente correlacionados ao longo dos gradientes de produtividade; (3)

que as plantas devem separar-se ao longo de tais gradientes, determinado pelo seus requerimentos em recursos; (4) que o forrageamento ótimo de plantas morfológicamente plásticas, para recursos nutricionalmente essenciais, devem conduzir a isóclinas de crescimento recurso-dependente, com as plantas morfológicamente plásticas sendo geralmente competidoras superiores quando comparadas às plantas de morfologia fixa, (Tilman, 1988).

2.7.1 Competição por um Único Fator Limitante

A exclusão competitiva tem relação com a abundância no campo. Bullock (1996) cita o trabalho de Mitchley e Grubb (1986), em que 14 espécies dos 'chalk graslands' ingleses foram positivamente correlacionados no seu desempenho em competição, contra as espécies alvo em experimentos de vaso. Também Tilman e Wedin (1991) e Wedin e Tilman (1993) em experimentos de espécies de gramíneas competindo duas a duas, observaram correlação positiva entre abundância a campo e o requerimento em recursos em parcelas experimentais. O 'princípio da exclusão competitiva' (princípio de Gause) explica que espécies com mesmo nicho não podem coexistir. Entendendo-se nicho como o conjunto de variações ambientais que influenciam crescimento, sobrevivência e reprodução dentro do qual as espécies podem manter a sua população. Bullock (1996) sugere que as plantas em uma comunidade de campo têm o mesmo nicho, pois competem pelas mesmas unidades de recurso (luz, água, nutrientes) na mesma dimensão espacial (interface solo-ar). Porque estas plantas têm o mesmo nicho e freqüentemente uma espécie entre todas é a melhor competidora, conseguirá excluir as outras.

A competição por um fator limitante é uma teoria simples que considera que diversas espécies estão limitadas por apenas um recurso e para

predizer o resultado da competição por um único fator limitante é necessário conhecer a que taxa líquida a mudança na população é zero (Tilman 1988). Como uma população de plantas aumenta através do crescimento e nascimento, a quantidade de recurso limitante (R) declina. Este crescimento deve-se a diferença entre as taxas do recurso absorvido pelas plantas e às taxas de suprimento dos recursos pelo meio. Isto continua até que a quantidade de recurso limitante é tal que a biomassa da população não pode mais aumentar e a população estabiliza. O nível de recurso neste ponto de equilíbrio é o R^* daquela espécie, para aquele recurso limitante e naquele habitat. No equilíbrio a taxa de consumo de recurso seria igual a taxa de suprimento ($R=R^*$). Se a espécie estiver em um habitat em que o nível de recurso real for maior que R^* , o tamanho da população seria aumentado ($R>R^*$), reduzindo o nível de recurso em direção a R^* . Se o nível de recurso for menor que R^* , o tamanho da população seria diminuído ($R<R^*$).

Quando diversas espécies estão todas limitadas por somente um recurso a única espécie com o menor R^* é predita deslocar competitivamente todas outras espécies no equilíbrio. O mecanismo do deslocamento competitivo é o consumo do recurso.

Tilman e colaboradores (Tilman e Wedin 1991 a, Tilman e Wedin b, Wedin e Tilman 1993) obtiveram sucesso na comprovação da teoria de competição por um único fator limitante em gradientes de solo pobres em nitrogênio.

Esta teoria sugere que as plantas devem competir fortemente em habitats com baixos níveis de recurso, contrastando com a assertiva feita por Grime (1979) que plantas não competem quando vivem tanto em ambientes

“estressados”, com baixos níveis de nutrientes quanto em habitats com altas taxas de distúrbio. Se plantas não competem em solos pobres em nutrientes, quando crescem em monocultivo, as taxas de crescimento relativo (dB/B.dt) e peso médio por planta podem não diminuir com aumentos na densidade. Entretanto, muitos estudos têm mostrado que taxas de crescimento relativo e peso por planta decrescem com o aumento na densidade inicial de plantas em ambos solos, ricos e pobres (Tilman 1988). A diminuição na taxa de crescimento de plantas individuais com aumentos na densidade de plantas é um pré-requisito para a “lei” da produção final constante (Harper 1977).

2.7.2 R^* e a Taxa de Distúrbio ou Perda

O nível final a que um recurso limitante é reduzido no equilíbrio, é determinado pela dependência da população vegetal do recurso, para seu crescimento e pela perda do mesmo no habitat. A taxa de perda de uma população é causada por componentes inúmeros, incluindo distúrbio, predação de semente e herbivoria. Independentemente das causas de tais perdas, do número de espécies competindo por um recurso ou da habilidade competitiva da espécie em um habitat particular, os níveis (R^*) de recursos aumentarão com a taxa de perda (Tilman 1988). Este aumento em R^* é o resultado direto da dependência da taxa de crescimento no nível do recurso do habitat. Então, para que o equilíbrio ocorra, o crescimento deve ser equilibrado pela perda.

2.7.3 Isóclinas de Crescimento Recurso-dependente

Quando uma espécie consome dois ou mais recursos é necessário conhecer os efeitos totais dos recursos na taxa de crescimento das espécies. Estes efeitos podem ser **sumarizados** no equilíbrio, quando o crescimento líquido das espécies é zero, porque ao relacionar as taxas de consumo, ou perda, das duas espécies por dois ou mais recursos, o que Tilman (1988) denominou isóclinas de crescimento, notamos que o equilíbrio é decorrente da dependência maior ou menor das espécies por um ou mais desses recursos, ou seja, se esses recursos são essenciais para a sobrevivência destas espécies. As interações competitivas entre elas são resultado dos níveis exigidos por elas para esses recursos, quando em populações estáveis. Como as plantas fotossintetizantes requerem água, luz e diversas formas dos elementos C, N, P, K, Ca, Mg, S e outros minerais, esses são os recursos nutricionalmente essenciais que não permitem substituição um pelo outro. Então, se uma planta está limitada por luz, aumentos nos níveis dos minerais não aumentam sua taxa de crescimento.

2.7.4 O Forrageamento Ótimo das Plantas

A teoria do forrageamento ótimo, Tilman (1988) citando Rapport (1971) e Covich (1972), considera duas restrições na dieta: a quantidade que um indivíduo pode consumir por unidade de tempo, denominada 'restrição de consumo', e a aptidão do indivíduo, que depende dos aspectos nutricionais dos dois recursos e das quantidades consumidas dos mesmos, a denominada 'restrição nutricional'. Há, deste modo, uma troca excludente no forrageamento de um recurso versus o outro. Assim, a plasticidade no forrageamento das plantas, assume que elas podem adquirir mais de um recurso, adquirindo

menos de outro. Para as plantas esta troca poderia ser consequência da plasticidade morfológica ou fisiológica, ou seja, plantas que tem alta biomassa em folhas e colmos, terão necessariamente menor proporção em raízes. Neste contexto, a dieta ótima de um indivíduo ocorre quando a sua restrição de consumo permite uma maior aptidão, fazendo com que, plantas em forrageamento ótimo, ajustem sua morfologia e fisiologia tanto quanto são igualmente limitadas por todos recursos (Tilman 1988, citando Iwasa e Roughgarden 1984, Bloom et al. 1985).

2.7.5 Competição Interespecífica por Dois Recursos

O resultado da competição inter-específica pode ser predito com base no entendimento da isóclina de crescimento recurso-dependente. Para um equilíbrio ocorrer, o crescimento da cada espécie deve ser igual a sua perda, o que como descrito anteriormente ocorre quando o crescimento líquido é zero. Além disso, o equilíbrio requer que a concentração do recurso seja constante, p.e., quando a taxa de consumo de cada recurso é compensada com a taxa de suprimento (do habitat). A título de exemplo, examinemos a predição de duas espécies, A e B, em interação competitiva por dois recursos. Quando uma espécie A tem menor requerimento que uma espécie B, para ambos recursos, ela deslocará a espécie B de todos habitats. No caso em que uma espécie A tem menor requerimento por um recurso e uma espécie B menor requerimento pelo outro, e cada espécie consome os recursos, na proporção em que são limitadas por eles, o ponto de equilíbrio será estável, permitindo a co-existência. Isto deve -se ao fato que cada espécie consome mais do recurso que mais a limita no equilíbrio, ou seja a competição intra-

específica é maior que a inter-específica (Tilman 1988). No caso em que cada espécie, A ou B, consome excessiva quantidade de um recurso não limitante, configura-se o forrageamento não ótimo, o que leva a um equilíbrio instável, em que uma ou outra vence. Nesses habitats, o resultado da competição é determinado pelas condições iniciais, Tilman (1988) o que também proporciona a designada competição assimétrica.

A co-existência de várias espécies é decorrente dos diferentes requerimentos em luz e nutrientes, de cada uma delas. Associa-se a isto, a heterogeneidade espacial dos recursos do solo e a habilidade em explorá-la, além do distúrbio, que altera as interações competitivas nos diversos habitats em que ocorra.

Como geralmente os dois recursos preponderantes nos habitats são luz e nitrogênio, a competição inter-específica é consequência da interação competitiva pelo consumo dos mesmos.

Ao nível experimental, quando podemos manipular os níveis de N aplicados e onde não há limitação por luz, é possível trabalharmos com um fator limitante, de modo a entendermos alguns processos e quais podem ser explicados pelos mesmos.

2.8 Papel do Nitrogênio no Desenvolvimento das Plantas

O nitrogênio é considerado, entre os nutrientes minerais, o mais limitante no desenvolvimento das plantas pois estas possuem estruturas químicas altamente dependentes do N. Desde os aminoácidos até as enzimas relacionadas ao processo fotossintético têm no N seu constituinte principal (Salisbury & Ross 1993). A maior quantidade de nitrogênio envolvido na

fotossíntese está presente na forma de proteína solúvel, e desta, grande parte está na enzima ribulose 1,5-bifosfato carboxilase/oxygenase (RuBisco), e também encontrar-se nos cloroplastos (Ciclo de Benson-Calvin), nas enzimas respiratórias dos peroxissomos e mitocôndrias, na anidrase carbônica e nos ribossomos. Ainda encontramos nitrogênio como constituinte das membranas dos tilacóides nos cloroplastos e participando de complexos de proteínas, pigmentos e dos transportadores de elétrons (Evans 1989). A deficiência de N reduz a habilidade das plantas em formar órgãos culminando com a diminuição no desenvolvimento pleno da planta. Existir uma estreita relação entre fotossíntese líquida, N e conteúdo de proteína das folhas (Lawlor 1993).

Brown (1978) cita que a causa da maior eficiência do uso do N pelas espécies C_4 é a compartimentalização das enzimas fosfo-enol-piruvato carboxilase (PEPcase) e RuBisco nas células do mesófilo e da bainha vascular, respectivamente. Em espécies C_3 , 40 a 60% estaria vinculada à atividade de RuBisco e sua proporção aumenta com níveis elevados de proteína foliar. Wilson e Brown (1983) trabalharam com diferentes espécies C_3 , C_4 e intermediárias do gênero *Panicum* e concluíram que a alta eficiência das C_4 não necessariamente conduz a uma elevada eficiência do uso do N, em função do comportamento contrastante das espécies C_4 avaliadas. Porém, a deficiência de N afetou principalmente a taxa de crescimento foliar, sendo os valores de N nos quais as taxas seriam nulas, maiores para as espécies C_3 (20-24 g N/kg MS) do que para as C_4 (10-13 g N/kg MS). Segundo Evans (1989), a maior diferença entre as espécies C_3 e C_4 está na contribuição da fotorrespiração ao metabolismo do carbono e do nitrogênio. Quando a

fotorrespiração é reduzida nas C_3 , pela manipulação dos níveis de CO_2 ou O_2 atmosféricos, o rendimento e a eficiência de uso de N aumentam.

A relação entre N foliar e assimilação de CO_2 tem correlação positiva, sendo linear a baixos níveis de N e tornando-se curvilíneas a altos níveis (Sinclair e Horie 1989). Sendo assim quando a folha de uma gramínea está carente de nitrogênio, observa-se uma sensível diminuição do valor da fotossíntese máxima, obtida em condição de radiação não limitante. Por outro lado, a carência em nitrogênio não se manifesta em baixos níveis de radiação, pois o rendimento luminoso por unidade de superfície de folha não parece ser afetado pelo déficit de nutrição nitrogenada, ao menos dentro da gama de déficits encontrados em condições naturais. Este déficit de nitrogênio não permite prever adequadamente as conseqüências de um déficit nitrogenado ao nível da cobertura vegetal. Com efeito, à medida que o índice foliar se desenvolve, a iluminação média das folhas diminui em razão do auto-sombreamento e o efeito do déficit de nitrogênio se reduz. Assim, o efeito da nutrição nitrogenada sobre a capacidade fotossintética da cobertura vegetal pode ser relativamente pequeno (Lemaire 1991).

Em todo o mundo os solos, principalmente de vegetação natural, tendem a possuir quantidades variáveis de N disponível, já que cerca de 97 a 99 % do N está contido na forma de matéria orgânica e apenas o restante (1 a 3%) está na forma mineral, prontamente disponível na forma de nitrato (Jarvis 1997, citando Jarvis et al. 1996).

Em relação a grandes biomas, apesar das diferenças em clima, solos e história evolutiva, foram constatadas relações inter-específicas similares entre estrutura e função de folha e o crescimento das plantas (Reich et al.

1997). Os autores obtiveram resultados que demonstram evolução convergente e generalidade global no funcionamento das plantas para 111 espécies analisadas em seis biomas, um na Venezuela, a Floresta Tropical Úmida, e os outros cinco nos Estados Unidos: Floresta Sub-tropical (Carolina do Sul), Floresta Temperada Fria (Carolina do Norte), Deserto/Arbustos (Novo México), Pradaria (Wisconsin) e Floresta Subalpina/Tundra Alpina (Colorado). Os dados foram obtidos e analisados diretamente pelos pesquisadores e comparados também com informações de literatura. Para todos os seis biomas foram obtidas correlações negativas entre duração de vida da folha e conteúdo de N na folha. Também para todos os biomas estudados foram obtidas correlações positivas entre conteúdo de N na folha e fotossíntese por peso. Para cinco, dos seis biomas, a quantidade de N por área foi inversamente correlacionada a área foliar específica e a fotossíntese líquida por área foi inversamente correlacionada com a duração de vida da folha (DVF) Reich et al. (1997). A DVF está relacionada à translocação do N para os meristemas de crescimento. Os autores concluíram que há interdependência funcional entre as características da folha, independente do ecossistema ou bioma e que diferentes grupos funcionais de plantas mantiveram diferenças constantes nas características das folhas através de gradientes globais em tipos climáticos e vegetacionais, indicando convergência evolutiva em escala global. Desta forma, o nitrogênio está correlacionado direta ou indiretamente com as características de folha estudadas, referendando a sua importância tanto no aspecto formador dos biomas, como hoje se encontram, quanto ao nível fisiológico nos processos de sobrevivência dos vegetais.

2.9 Métodos para Determinação do Nitrogênio

Quantidades substanciais de N são móveis ou têm potencial para serem convertidas em formas móveis, portanto o N é considerado um nutriente 'não-conservativo' em muitas circunstâncias (Jarvis 1999). Por este mesmo motivo o nitrogênio é um nutriente difícil de ser determinado com exatidão, levando a que diversos pesquisadores desenvolvessem procedimentos de diagnóstico para manejo de culturas (Lemaire et al. 1995, Grindlay et al. 1995) e do solo (Jarvis, 1999).

Usando o conceito do nível crítico de N, definido como a concentração de N mínima necessária para a obtenção da máxima taxa de crescimento, Greenwood et al. (1990, 1991) generalizaram o modelo desenvolvido por Lemaire e Salette (1984). Esse modelo foi desenvolvido para plantas em estágio vegetativo, crescendo em condições não limitantes de N e sem consumo de luxo. Então a concentração de N na fitomassa aérea declina exponencialmente segundo a equação $\%N = a (W)^{-b}$, sendo o coeficiente "a" a percentagem de N na primeira tonelada de MS produzida e "b" a taxa de diluição do N com o acúmulo de fitomassa. Para o coeficiente "a" foram obtidos os valores de 5,70 e 4,10% para as espécies C₃ e C₄, mostrando que as espécies C₄ necessitam 73% do N das C₃, para produção da mesma quantidade de biomassa aérea. Para o coeficiente "b" não foi obtida diferença estatística entre os grupos metabólicos. Estes modelos de diluição permitem diagnosticar o "status" nutricional das plantas, permitindo inferir sobre a eficiência na utilização do N.

A concentração de N no solo está presente em concentrações menores que nas plantas e técnicas mais exatas como a análise de cadeias de

H-C-N e por meio de IRGA (infrared gas analyser) são ainda de custo elevado. Determinações adaptadas do método Kjeldall, Tedesco et al. (1985) são ainda as mais utilizadas.

3 Material e Métodos

3.1 Localização da Área Experimental

Os experimentos foram realizados na Estação Experimental Agronômica – EEA/UFRGS, localizada à beira da BR-290 no município de Eldorado do Sul, distante a aproximadamente 50 km de Porto Alegre e 5 km de Arroio dos Ratos, no sentido leste-oeste. A latitude é de 30°05'27" Sul e longitude 51°40'18" Oeste, a uma altitude média de 46 metros.

3.2 Clima e Solo

O clima local segundo Köppen é do tipo fundamental Cfa, subtropical úmido com verão quente. Bergamaschi & Guadagnin (1990) caracterizaram o agroclima da EEA como de precipitação total média anual ao redor de 1400 mm, com 120 mm de média mensal, sendo maior a ocorrência entre os meses de abril a setembro. No período de novembro a março os autores constataram deficiência hídrica de 125 mm, enquanto de junho a setembro ocorre excesso hídrico de 332 mm.

A radiação global é mais elevada no mês de dezembro, sendo a média diária de 20,9 MJ dia⁻¹. Em junho observa-se a menor média com 8,4 MJ dia⁻¹. Janeiro e fevereiro são os meses mais quentes com médias de 25° C. Junho e julho, os mais frios, com 9 °C. A média anual da temperatura fica em torno de 19,4 °C. O total médio anual de evapotranspiração calculado pelo método de Penman é de 1230 mm. A umidade relativa média anual é de 77%. A formação de geada é mais freqüente nos meses de junho, julho e agosto, ocorrendo ocasionalmente num período maior, que vai de maio a setembro.

Camargo et al. (1987) classificaram como plintossolo o solo da área experimental utilizada nesse trabalho cuja classificação antiga era unidade de mapeamento Arroio dos Ratos. O horizonte plíntico é caracterizado por coloração variegada ou mosqueada decorrente das segregações de ferro (Streck et al. 2002). A área experimental está localizado em zona de transição entre várzeas e o início de coxilha, em relevo suave a ondulado, que determina condições de saturação temporária pela oscilação do lençol freático, condições típicas de ocorrência de plintossolo. Apresenta textura arenosa com horizonte Bt, e saturação de bases (V) em torno de 70 % (eutrófico) (Apêndice 1) ou menor (distrófico), (Apêndice 2). unidade de mapeamento Arroio dos Ratos. A capacidade de retenção de água varia, nos primeiros 15 cm de profundidade de 0,22 (solo úmido, 22% de água) a 0,11 (solo seco, 11% de água). A classificação completa segundo Embrapa (1999) e Streck et al. (2002) é Plintossolo Argilúvico eutrófico (Experimento I) ou distrófico (Experimento II).

As amostras de solo coletadas na área experimental foram analisadas segundo as normas da Rede Oficial de Laboratórios de Análise de Solo (Comissão de Fertilidade de Solo RS/SC 1989) para análise completa das características físico-químicas e segundo Tedesco et al. (1995) para a determinação das frações de nitrogênio (Nitrato+Nitrito, Amônio e N total) no Laboratório de Análise de solo da Faculdade de Agronomia da UFRGS e nos laboratórios de física do solo do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia/UFRGS.

3.3 Experimento I. Competição Intra-específica: Implantação, Manejo e Delineamento Experimental

A área experimental possui 1100 m² e foi implantada em julho/agosto de 1997. O solo foi preparado por adubação e gradagem, com correção da acidez e da fertilidade por meio de adubação com P e K, baseadas nas recomendações Comissão de Fertilidade de Solo RS/SC (1995). O experimento foi irrigado sempre que necessário, até que se atingisse a capacidade de armazenamento do solo (começasse o escoamento superficial). As mudas foram transplantadas dos campos situados em áreas adjacentes. Algumas parcelas exigiram replantio. Foram plantados quatro blocos ao acaso, com parcelas de 16 m² constituídas de sub-parcelas de 4 m² com quatro espécies de gramíneas nativas em monocultura: rota metabólica C₄, *Paspalum urvillei* e *Andropogon lateralis* Ness e rota metabólica C₃, *Briza subaristata* e *Piptochaetium montevidense* Spreng. Em 1999 as populações em monocultura encontravam-se estáveis, ou seja as populações

em monocultivo haviam equilibrado as taxas de natalidade e mortalidade, momento em que procedeu-se ao início do experimento com a aplicação dos tratamentos. A dose de adubação nitrogenada foi baseada no teor de 1,55% matéria orgânica da análise (Anexo I). Foram utilizados de 200 kg N.ha⁻¹ (gramíneas de estação quente) na forma de uréia (46% de N), sendo esta considerada a dose de 100%. A partir daí foram determinadas as outras doses: 0% de N (sem adição), 50% (100 kg N.ha⁻¹), 150% (300 kg N.ha⁻¹) e 200% (400 kg N.ha⁻¹) que foram aplicadas em dose única ao acaso tanto para as C₄ quanto para as C₃. O delineamento experimental portanto foi um fatorial 4x5: quatro espécies de gramíneas, cinco níveis de adubação, em blocos casualizados com quatro repetições.

3.4 Curva de Diluição de N

A adubação nitrogenada foi realizada em 28/12/1999 em dose única com uréia. As curvas de diluição de nitrogênio foram baseadas nas descrições metodológicas de Lemaire et al. (1995), Greenwood et al. (1990 e 1991). As curvas obtidas para as espécies em estudos, em monocultivo, foram comparadas aos modelos obtidos pelos autores através de generalizações para espécies C₃ e C₄. Estes modelos estão baseados na relação exponencial entre o declínio do N% no tecido com o desenvolvimento da biomassa aérea (Caloin e Yu, 1984) para uma produtividade acima de 1 tonelada de MS.ha⁻¹. A diluição do N no tecido vegetal ocorre porque há aumento do N estrutural com o avanço da idade da planta. Desta

forma é possível através da comparação dos modelos de diluição para as C_4 , $N\%=3,6*MS^{0,34}$, e para as C_3 , $N\%=4,8*MS^{0,32}$, obtidos por Lemaire et al. (1991), com os gerados para as espécies em estudo, diagnosticar a condição nutricional das espécies nativas estudadas. A metodologia das curvas de diluição (modelos exponenciais lineares) permitem determinar se as mesmas, em monocultura, estão com nutrição nitrogenada de máxima produtividade (acompanhando a curva geral de diluição para as espécies de gramíneas de rota metabólica C_4 e C_3), aquém (abaixo da curva), ou além (acima da curva). Pode-se também se determinar o nível crítico de N% no tecido vegetal que permite o pleno desenvolvimento das espécies de diferentes rotas metabólicas.

3.5 Avaliações Realizadas

3.5.1 Produção de Biomassa Aérea

O acúmulo de biomassa aérea pelas quatro espécies nos 5 níveis de nitrogênio aplicados, foram estimados através de 80 amostras coletadas semanalmente, durante 6 semanas entre janeiro e fevereiro de 2000, 10 dias após a aplicação de nitrogênio. As amostras foram cortadas em cada sub-parcela, com tesouras de tosa, dentro de um retângulo vasado de ferro, de 0,0625 m², rente ao solo, ensacadas em sacos plásticos e levadas ao laboratório. Daí então, foram separadas na espécie em estudo e em outras espécies. A separação se deu no dia da coleta e em no máximo em três dias subsequentes. No prazo em que se realizou a separação as amostras foram conservadas sob refrigeração. As

amostras foram secadas em estufa em temperatura não superior a 60° C. A produtividade em MS foi expressa em t.ha⁻¹. Com estes valores foram obtidas as curvas de diluição de N% no tecido item 4.1.1.

3.5.2 Índice de Nutrição Nitrogenada

Foi estimado um índice, o INN (índice de nutrição nitrogenada), obtido pela razão entre o N% encontrado no tecido de cada amostra e o Nc% (N% crítico=a), gerado pelo modelo respectivo para C₃ ou C₄, ou seja $INN=N/Nc$, (Lemaire et al. 1995). Este índice foi confrontado, com medidas da capacidade fotossintética das espécies mantidas em monocultivo, realizadas durante a obtenção das curvas de diluição de nitrogênio, em 21 de janeiro de 2000. Também o INN foi confrontado com a produção de MS (MS/MS máxima) no período medido. A fotossíntese foi medida em folhas totalmente expandidas, expostas ao sol, por um sistema portátil de medição de trocas gasosas (LI-6400, Licor Inc., Lincoln, NE). O equipamento mede a taxa fotossintética líquida por área ($\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) de folha. A porção da superfície da folha utilizada na medição foi secada em estufa até atingir temperatura constante e pesada para obter-se as razões em base de peso seco (peso específico= $\text{g}.\text{cm}^{-2}$) ou em área específica ($=\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$). Dados de temperatura (°C) da folha também foram registrados.

3.5.3 Análise de Nitrogênio no Solo e no Tecido da Planta

Foram quantificados os conteúdos de NH_4 e NO_3+NO_2 no solo, através da extração em KCl, Tedesco et al. (1995). A primeira amostra foi coletada na implantação do Experimento I em 11/11/1998 (Apêndice 1) a profundidade de 10 cm e em 11 de fevereiro de 1999 fez-se nova amostragem concomitantemente efetuou-se avaliação da produtividade em MS. Estes valores foram utilizados para cálculo do R^* (item 3.5.4). A amostragem realizada em 29 de agosto de 1999 serviu de base para os tratamentos de adubação nitrogenada (N_0 , N_{100} , N_{200} , N_{300} e N_{400}), utilizados na curva de diluição de nitrogênio (Apêndice I). Nova amostragem deu-se durante as avaliações de MS para obtenção da curva de diluição, aos 21 dias de rebrote (26/01/2000). O procedimento adotado em todas amostragens de solo foram a coleta com calador, embalagem em sacos plásticos a campo, e congelamento para a análise no laboratório de Solos da Faculdade de Agronomia.

As análises de N% no tecido foram realizadas a partir de amostras coletadas para obter a curva de diluição de N. Foram separadas subamostras da MS coleta, moídas em moinho tipo Willey e aquelas que não se apresentaram com uniformidade para análise foram repassadas em moedor de café. Os percentuais foram determinados em aparelho do tipo NIRS (Near Infra-Red Spectrometry) na Universidade de Passo Fundo.

3.5.4 Estimativa do Modelo R*

Os valores de NH_4 , NO_3+NO_2 no solo foram utilizados na obtenção do R^* , neste trabalho denominado N^* , que é a quantidade de N no solo que permite a sobrevivência de uma população vegetal em equilíbrio dinâmico (taxa de nascimento igual à taxa de mortalidade), (Tilman 1988). Foram determinados relacionando-se o valor de N total (nitrato+amônio), à produtividade das espécies em 11 de fevereiro de 1999. O R^* serviu como preditor das interações competitivas inter-específicas do Experimento II.

3.6 Experimento II. Competição Interespecífica: Implantação, Manejo e Delineamento Experimental

Em agosto/setembro de 2000 foi implantado um experimento em séries de reposição. O delineamento foi de blocos casualizados, em fatorial 3x4: três combinações de espécies (estação quente (*P. urvillei* x *A. lateralis*), estação fria (*P. montevidense* x *B. subaristata*) e a mistura das quatro) e quatro densidades iniciais (25% para todas, 25%:75%, 50%:50% e 75%:25%), com quatro repetições. A área experimental total mediu 405 m², as parcelas mediam 9 m², separadas por caminhos de 1m, demarcadas em agosto de 2000. As mudas foram obtidas no campo e transplantadas em setembro de 2000. Houve replantio pequeno de mudas das estivais e um maior das hibernais, que alcançaram a terceira semana de outubro. Neste experimento não foi adicionado nitrogênio.

3.6.1 Avaliações Realizadas

3.6.1.1 Densidade de Plantas

Foram determinadas a densidade inicial (28/11/2001) e a final (27/05/2002), expressas em nº de plantas.m⁻². As avaliações foram realizadas por meio de um retângulo vasado de 1 m², em três repetições, portanto 1/3 da parcela foi amostrada. As mudas foram plantadas em baixa densidade para evitar interações competitivas por luz (competição assimétrica) e sempre que possível foram utilizadas plantas de mesmo tamanho. A superfície do solo entre as mudas foi mantida limpa.

3.6.1.2 Produção de Biomassa Aérea

As amostras foram colhidas em cinco oportunidades, procurando-se manter pelo menos uma amostragem a cada estação do ano, no verão em 30/01/01 e 04/02/02, no outono em 04/04/01 e 31/05/02 e no inverno 02/08/01. A exceção foi a primavera de 2001, pois as espécies estivais apresentaram grande acúmulo de biomassa aérea que foi removida em agosto, o que atrasou o rebrote de primavera. As determinações de matéria seca aérea foram executadas em faixa de 0,5 m x 3m (1,5 m²), que cruzaram longitudinalmente todas parcelas (Figura 1). O corte foi realizado por meio mecânico (aparador de cerca viva), rente ao solo. As amostras foram embaladas em sacos plásticos de 50 a 100 l e levadas ao laboratório para a separação botânica. O material colhido foi separado nas

espécies em interação competitiva, ou seja, entre as C₄, *P. urvillei*(Pu) ou *A. lateralis* (Al), e entre as C₃, *P. montevidense* (Pu) ou *B. subarista* (Bs), e em material morto (MM). A partir da quarta amostragem o componente outras espécies (OE) também foi considerado. Todas amostras foram secadas em estufa até atingir peso constante e pesadas em balança com precisão de duas casas decimais.

3.6.1.3 Análise de Nitrogênio

Os teores de NH₄ e NO₃+NO₂ no solo foram quantificados através da extração em KCl Tedesco et al. (1995), como descrito anteriormente no item 3.5.1.3.

3.6.1.4 Produção de Biomassa de Raízes

As amostras foram coletadas em amostrador com dimensões de 7 cm diâmetro X 25 cm profundidade, com volume total de 962,12 cm³ e a uma profundidade de 25 cm, em duas ocasiões. A primeira em 05/11/01, representando a produção de biomassa radicular do início do período experimental (após aproximadamente 12 meses) e a outra, ao final das avaliações experimentais em 04/02/02 com 91 dias de crescimento. As determinações de matéria seca de raízes, foram utilizadas na análise da competição, referendando a identificação das estratégias de competição das espécies em estudo. A metodologia de coleta foi baseada em Mathew et al. (1991) com modificações, em que a coleta das

raízes foi realizada com calador, à aproximadamente 5 cm do afilho (Figura 1), o orifício resultante da coleta foi preenchido com areia peneirada e nova coleta foi realizada novamente no mesmo orifício. As amostras foram embaladas em sacos plásticos, congeladas quando necessário e examinadas no laboratório. A análise das raízes foi baseada em Tennant (1975) e modificação feita por Anghinoni e Nolla (no prelo), em que as raízes foram lavadas e peneiradas (Figura 2) em três sucessões de peneiras de malhas com 2,38 mm, 0,84 mm e 0,71 mm para coleta máxima das raízes de todas espessuras. As raízes foram pesadas frescas (massa em peso fresco), uma subamostrada foi pesada e separada, espalhada em lâmina de plástico rígido (Figura 3), centimetrada, em que foram contados o nº de contatos verticais e horizontais das raízes, com as linhas da lâmina, para obtenção do comprimento $C=N*FC$, em que C é o comprimento em cm, N é o número total de contatos e FC é um fator de correção entre área e comprimento de raízes ($F/C= 11/14$). O volume ($V=m/d$), em que m é a massa fresca de raízes em g, e d é a densidade radicular igual a 1 g.cm^{-3} e raio $r_o=(V/C*\pi)^{1/2}$, de raiz característico de cada espécie. Esta subamostra foi secada em estufa até atingir peso constante, sendo pesada para determinação de massa de raízes.

3.6.1.5 Determinação do IAF

O IAF foi determinado a campo utilizando-se equipamento denominado “canopy analyser” de fabricação da Li-Cor modelo LAI-2000.

O equipamento mede o IAF por comparações de leitura entre a radiação difusa incidente fora e dentro do dossel. A leitura mede toda parte aérea (folhas e colmos), que é considerada negra pela lente tipo “olho de peixe”, em ângulos de leitura que variam de 0° a 75°. As leituras foram realizadas antes de cada corte de fitomassa aérea, antes do nascer do sol, procurando substituir a estimativa feita por cortes através de uma técnica não destrutiva (Miller-Goodman et al. 1999, Ganguli et al. 2000).

3.7 Análise Estatística

Para as curvas de diluição de N% no tecido (item 4.1.1) foram desenvolvidos intervalos de confiança a um nível de 95% de significância.

Para a maioria das análises estatísticas dos dois experimentos foram utilizados procedimentos dos modelos lineares do pacote estatístico SAS versão 6.11 (SAS Institute, Inc. 1994, Carry, NC). No experimento I as comparações entre N% no tecido vegetal, entre as espécies, foi feita por equações de regressão, análise de variância das regressões obtidas e a complementação estatística por comparações múltiplas de médias através do teste de Tukey-Kramer a 5% de significância. Para as comparações entre N% deixado no solo entre as espécies, foram utilizadas equações de regressão e análise de variância das regressões obtidas. A relação entre N% no solo e N% no tecido vegetal foi medida através de correlação residual entre as duas variáveis.

No experimento II foram obtidas correlações entre densidade inicial e final com a produtividade de MS no período experimental, através do pacote estatístico SAS e a diferença em produtividade entre as séries de reposição através de análise de variância e complementação estatística por contrastes ortogonais e pelo teste de Tukey-Kramer.

Para confecção de alguns gráficos, tabelas e correlações entre duas variáveis, foram utilizados os procedimentos do pacote estatístico do EXCEL (Microsoft Co. 1998).

3.8 Calendário dos Eventos Principais

3.8.1 Experimento I

Análise de solo para:

11/11/1998 – implantação do Experimento I (Apêndice 1)

11/02/1999 – obtenção do R* - tabela 3

29/08/1999– adubação para as curvas de diluição – Início do Experimento I

26/01/2000 – aos 21 dias do início da curva de diluição, utilizada para obtenção do INN e tabela 4 (Nitrato e Amônio)

Corte de uniformização e Adubação:

28/12/1999- para obtenção das curvas (uréia)

Cortes para obtenção de MS na curva de diluição:

06/01/2000- amostra - dia 1

12/01/2000 - amostra 2 – 7 dias de rebrote

19/01/2000 – amostra 3 - 14 dias de rebrote

26/01/2000 – amostra 4 - 21 dias de rebrote

03/02/2000 - amostra 5 - 29 dias de rebrote

10/02/2000 - amostra 5 - 36 dias de rebrote

3.8.2 Experimento II

Análise do solo:

21/03/2000- implantação do Experimento II (Apêndice 2)

04/02/2002- análise de Nitrato e Amônio das espécies em pares da
série de reposição, Apêndice 7

Cortes para obtenção de biomassa aérea das espécies em competição:

Verão 31/01/2001 e 04/02/2002

Outono 04/04/01 e 31/05/2002

Inverno 02/08/2001

Cortes para obtenção de biomassa de raízes das espécies em
competição:

Coleta 1 em 14/11/2001

Coleta 2 em 04/02/2002



Figura 1. Amostragem de biomassa aérea (acima) e de raízes (abaixo).



Figura 2. Lavagem de raízes.

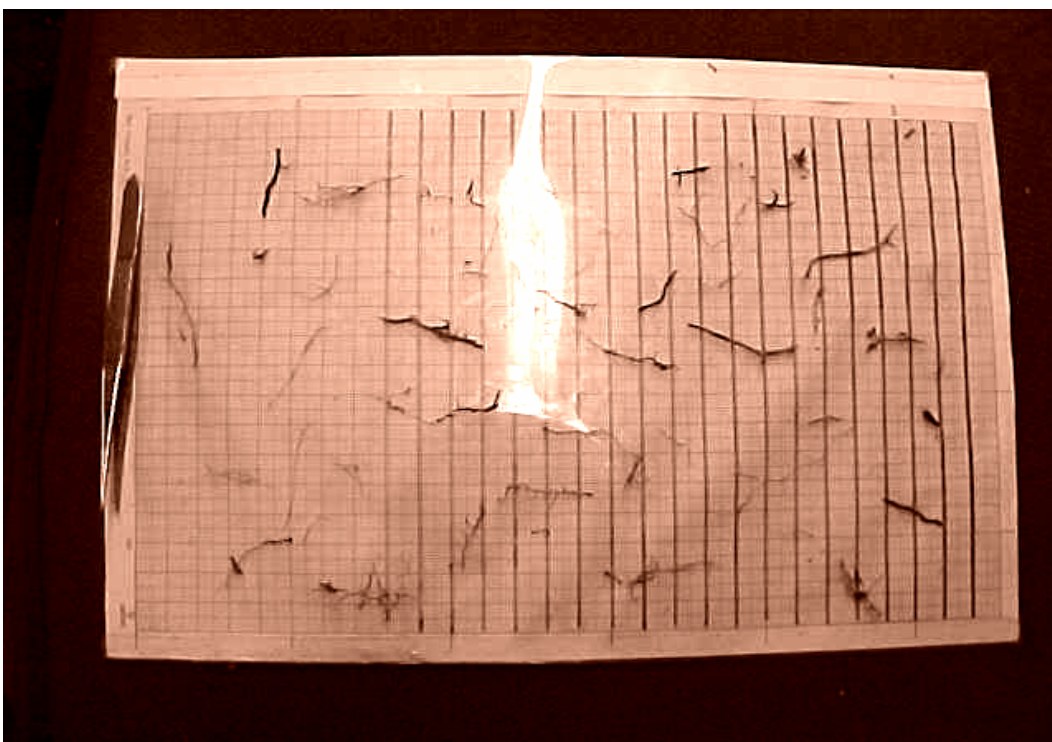


Figura 3. Amostra de raízes de *A. lateralis* e contagem.

4 Resultados e Discussão

4.1 Experimento I: Competição Intra-específica

4.1.1 Curvas de Diluição de Nitrogênio

As curvas obtidas (Figuras 4 e 5) para as espécies em monocultivo objetivaram caracterizar respostas das espécies aos tratamentos de adubação nitrogenada e auxiliar na identificação do R^* (item 4.1.3). Utilizou-se como modelos comparativos os descritos por Lemaire et al. (1995, 1996). Obteve-se modelos para as espécies estivais (C_4) e hibernais (C_3), e confrontou-se com aqueles. Foram realizados seis cortes (36 dias de crescimento) para avaliar MS e os teores de N no tecido. O modelo geral para as espécies C_4 $N\% = 3,6 \cdot MS^{-0,34}$, foi confrontado com os gerados para as estivais, sendo que *Paspalum urvillei* foi a única espécie que apresentou resultado semelhante ao modelo (Figura 4). O modelo obtido para *P. urvillei* foi $N\% = 3,1 \cdot MS^{-0,27}$ que apesar de apresentar um valor crítico de N% no tecido $a = 3,1$ menor que para as C_4 em geral, ficou próximo e portanto dentro do intervalo de confiança. Ainda assim, configurou-se diferença

somente entre a não adição de N (dose 0) e qualquer outra dose aplicada (100, 200, 300 e 400 kg N.ha⁻¹). A análise estatística (Apêndice 3), mostra que houve interação entre dose e espécies e que seria possível separar a dose de 300 kg N.ha⁻¹ da dose 0 kg.ha⁻¹, mas não das demais. Todas as médias são muito semelhantes permanecendo todas dentro do intervalo de confiança do modelo C₄. O modelo para dose zero foi $N\%=2,1.MS^{-0,30}$, o que permitiu nitidamente estimar um modelo diferente quando não houve adição de N.

Greenwood et al. (1990) mostraram que o valor de *a* pode ser muito variável dentro de um mesmo grupo metabólico, porém é diferente entre C₃ e C₄. A diferença do valor de *a* entre os grupos de espécies reflete as diferenças metabólicas de assimilação do CO₂ diante das diferenças de anatomia foliar que lhe estão associadas (Lemaire et al. 1996).

Para *Andropogon lateralis* não observou-se diferença em relação a nenhuma das doses aplicadas. Foi determinado um modelo único para a espécie $N\%=2,4.MS^{-0,42}$, que ficou aquém do modelo C₄ (Figura 4). Para as espécies C₃ utilizadas no experimento (Figura 5) também obtiveram-se modelos abaixo daquele desenvolvido para as C₃, $N\%=4,8.MS^{-0,32}$ (Lemaire et al. 1995). No caso da espécie *B. subaristata* (Figura 5), as doses de 100 e 200 kg N.ha⁻¹ foram estatisticamente semelhantes (Apêndice 3), e não suficiente para diferenciar-se do efeito das doses de 300 e 400 kg.N.ha⁻¹, sendo obtido um só modelo para estas doses, $N\%=3,0.MS^{-0,20}$. A diferença estatística então ocorreu entre a dose 0 kg N.ha⁻¹, e as outras doses. Para *P. montevidense* (Figura 5) a dose de 400 kg N.ha⁻¹ conferiu maior percentual de N no tecido que as de 100, 200 e 300 kg N.ha⁻¹,

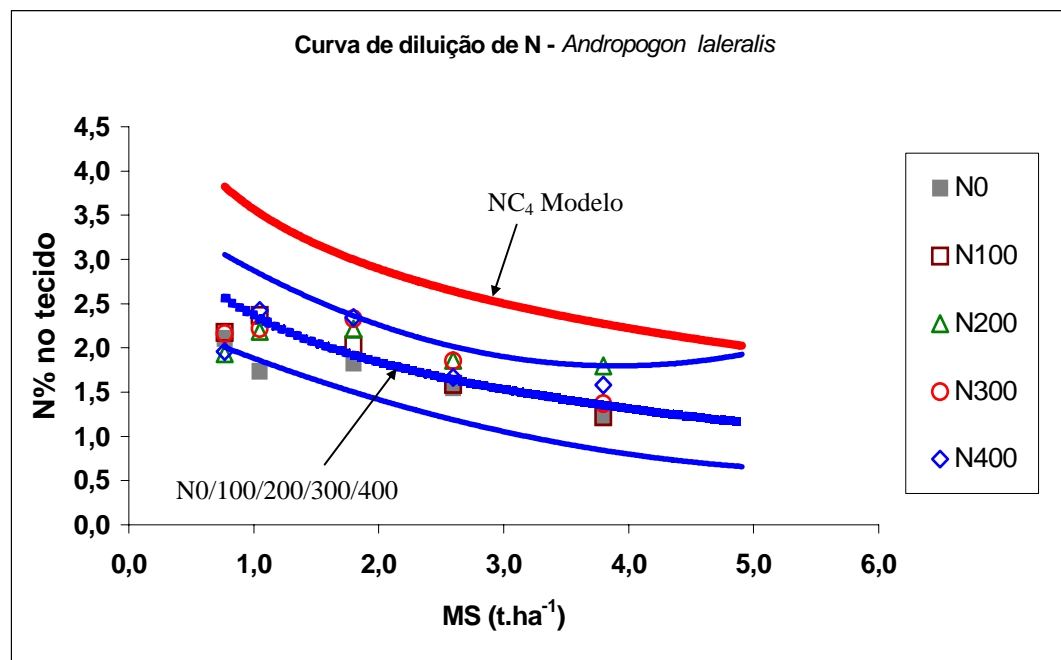
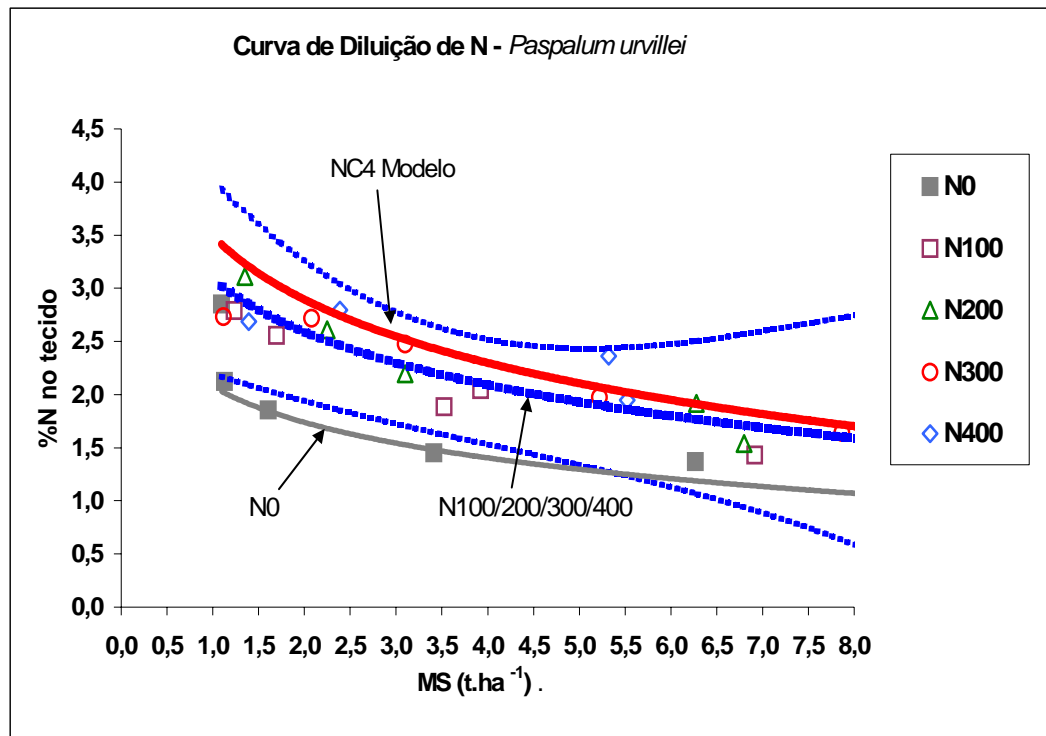


Figura 4. Curvas de diluição de N% no tecido para as espécies C₄ em relação ao modelo $N\% = 3,6 \cdot MS^{0,34}$, desenvolvido por Lemaire et al (1995) e intervalo de confiança de 95%.

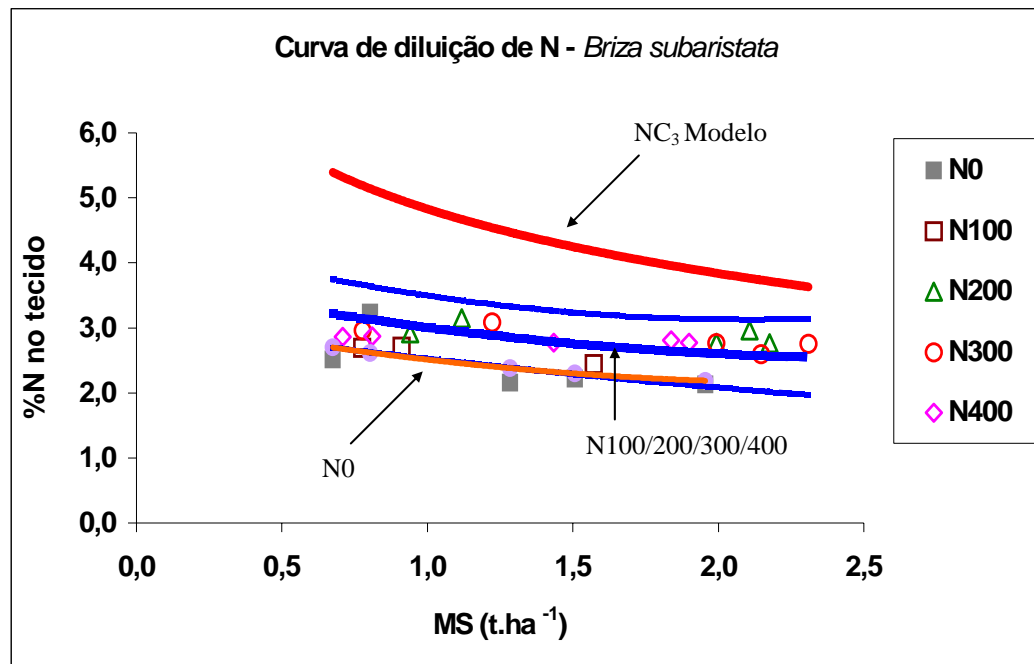


Figura 5. Curvas de diluição de N% no tecido para as espécies C3 em relação ao modelo $N\% = 4,8 MS^{-0,32}$ desenvolvido por Lemaire et al. (1995) e intervalo de confiança de 95%.

mas não diferem significativamente, ficando as curvas de diluição dentro do intervalo de confiança para o modelo das C_3 apenas foram diferenciadas, a dose 0 kg N.ha⁻¹, das demais, sendo o modelo, $N\% = 3,0.MS^{-0,20}$.

A principal diferença foi obtida então, entre os teores críticos de N no tecido entre os grupos metabólicos C_3 e C_4 (Tabela 1) e em função da adição (qualquer dose) e da não adição de N. Turner e Knapp (1996), em trabalho realizado em pradaria dominada por gramíneas C_4 de porte alto, especialmente *Andropogon gerardi*, mas com sub-dominância de herbáceas (C_3 – *Salvia pitcherii*, *Solidago* spp, *Vernonia baldwinni*), utilizaram tratamentos sem adubo e com adubo (100 kg N.ha⁻¹). Obtiveram teores médios em torno de 2,8% de N nas folhas da gramínea, independente da fertilização. Para as C_3 ficaram entre 2,5% e 3,2 % para as não fertilizadas, e entre 3,5% e 4,5% nas fertilizadas. As precipitações foram acima da média para o local avaliado, durante a estação de crescimento que estendeu-se de maio a agosto. Os autores comentam que foi constatada diluição do N nas folhas com o acúmulo de MS, e considerando-se que os teores de N obtidos por eles, são exclusivamente de folhas, é muito provável que os valores críticos de N (%N no tecido da planta inteira) encontrados neste trabalho estejam muito próximos dos de (Turner e Knapp 1996). Quanto à diferença entre os grupos metabólicos, os valores médios obtidos são significativamente superiores para as espécies C_3 em relação às C_4 em todas doses de N utilizadas menos para a dose 0 kg N.ha⁻¹, mas sempre abaixo dos valores críticos de N (%Nc), tanto para o modelo geral das C_4 , quanto das C_3 . Os valores de N% no

Tabela 1. Nitrogênio (N% no tecido) e nitrogênio (N% residual no solo) para as espécies experimentais, nas doses utilizadas.

Espécies	N 0 kg.ha ⁻¹		N 100 kg.ha ⁻¹		N 200 kg.ha ⁻¹		N 300 kg.ha ⁻¹		N 400 kg.ha ⁻¹	
	N% solo	N% tec.	N% solo	N% tec.	N% solo	N% tec.	N% solo	N% tec.	N% solo	N% tec.
<i>P. montevidense</i>	0,0021	Ba 2,35	0,0045	Aa 3,04	0,0037	Aa 2,92	0,0091	Aa 3,02	0,0116	Aa 3,10
<i>B. subaristata</i>	0,0087	Ba 2,34	0,0050	Aa 3,26	0,0095	Aa 2,99	0,0100	ABab 2,76	0,0139	ABab 2,77
<i>P. urvillei</i>	0,0022	Ba 1,85	0,0027	ABb 2,04	0,0060	ABb 2,20	0,0102	Aab 2,47	0,0159	Bb 2,36
<i>A. lateralis</i>	0,0018	Aa 1,83	0,0055	Ab 2,03	0,0075	Ab 2,10	0,0122	Ab 2,33	0,0133	Ab 2,35

As médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem em N% no tecido em relação à dose aplicada para a espécie, e na coluna entre as espécies, pelo teste de Tukey a um nível de significância de 5%. A um nível de significância de 10% há diferença entre espécies em relação ao N% no tecido entre hibernais e estivais para dose de 0 kg N.ha⁻¹.

Tabela 2. Concentração de nitrogênio no tecido e N% residual no solo, para as espécies experimentais utilizadas, nas doses adicionadas ao solo.

Doses (Kg ha ⁻¹)	11/02/1999	29/08/1999	26/01/2000
	N ppm (10 cm)	N ppm (3 cm)	N ppm (10 cm)
N0	5,67	6,61	18,39
N100	6,11	8,57	44,18
N200	6,44	9,22	52,24
N300	5,78	17,22	50,45
N400	7,11	15,75	55,43

tecido das C_3 , variaram em torno de 2,3 % para $0 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$ e 3% para $100 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$, não diferenciando-se para as outras doses utilizadas. Para as C_4 o N% ficou em torno de 1,8% para ambas e aproximando-se de 2,5% para *Paspalum urvillei* (Pu) na dose de $300 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, sendo significativo a 5%. Al não teve diferença significativa para nenhum tratamento, mas mostrou teor mais elevado para a dose de $400 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$, 2,35%.

O fato da exigência em %N ser menor para as estivais estudadas está ligada a processos evolutivos que lhes permitiram maior eficiência fotossintética, como o desenvolvimento da bainha perivascular, que aumenta a concentração interna de CO_2 disponível à RuBisco (Sage, 1999). Nas C_4 , o CO_2 fixado no mesófilo pela enzima PEPcase é transportado para dentro da bainha como um composto de 4 carbonos (C_4), comumente o malato, onde é descarboxilado para ficar à disposição da Rubisco no Ciclo de Benson-Calvin (Sage, 1999; Charles-Edwards, 1986).

Nos modelos obtidos observou-se que praticamente não ocorreu diluição de N% no tecido das espécies C_3 , sendo um comportamento somente esperado para valores abaixo de $1 \text{ t MS} \cdot \text{ha}^{-1}$ porque neste caso não haveria biomassa suficiente para absorver a radiação incidente, embora Greenwood et al. (1991) cite que algumas espécies, a exemplo do trigo, a máxima diluição ocorre a partir de $2 \text{ t MS} \cdot \text{ha}^{-1}$. Ao que parece, as duas espécies hibernais (*B. subaristata* e *P. montevidense*) apresentam diluição satisfatória somente acima de $2 \text{ t MS} \cdot \text{ha}^{-1}$. A intensidade de diluição é representada pelo coeficiente *b* da curva exponencial, sendo os valores obtidos, respectivamente, para *P. montevidense* e *B. subaristata*,

-0,29 e -0,20 , que estão situados acima daqueles encontrados por Greenwood et al. (1990) que variaram entre -0,30 e -0,50, ou seja as curvas apresentaram diluição menos intensas. Como as curvas foram obtidas no verão algum estresse ligado à temperatura poderia ter interferido na absorção de N para as espécies C₃, embora Abreu (2000), utilizando a espécie C3 *P. montevidense* não observou diferença na atividade fotossintética ao longo das estações do ano, que é dependente da temperatura. No caso das espécies C₄ as curvas indicam que *P. urvillei* não sofreu restrição nutricional severa (Figura 4), mas o mesmo não ocorreu com *A. lateralis*, em que, apesar de ocorrer diluição de N no tecido, esta foi de menor magnitude e suficiente apenas para gerar curvas que indicassem consumos sub-ótimos (abaixo do modelo para as C₄). A situação de consumo de luxo (%N no tecido acima daqueles obtidos com os modelo gerais) não verificou-se em nenhuma das doses de N utilizadas para qualquer uma das espécies.

Para o N no solo, em três amostragens executadas durante o período experimental (Tabela 2) verificou-se que os percentuais de N no solo foram sensivelmente aumentados para execução do Experimento I (a amostra de 29/08/1999, serviu de base para a adubação nas avaliações de MS que deram origem às curvas de diluição). Nota-se também que os teores de N no solo aumentam de forma linear com as doses utilizadas, enquanto no tecido aumentam discretamente (Figura 6). A análise estatística (Apêndice 4) indicam que há evidências significativas de que o nível médio de N no solo se diferencia dependendo da dose aplicada, mas não se diferencia quanto ao nível de N médio

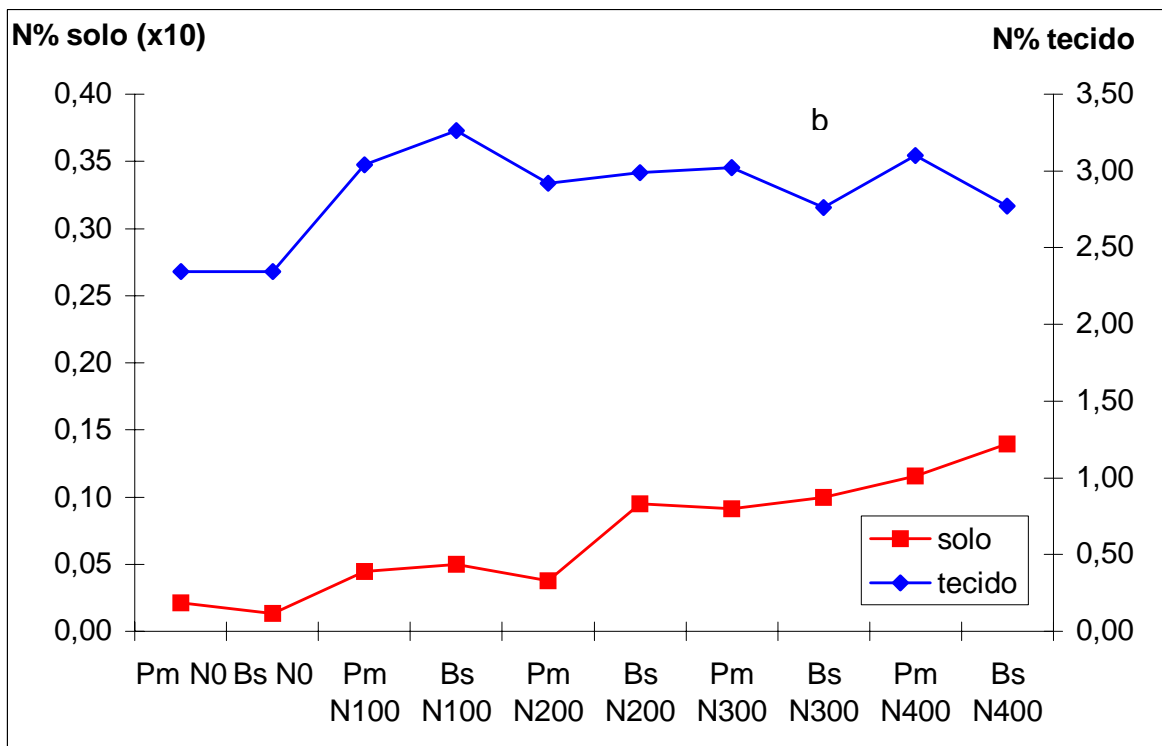
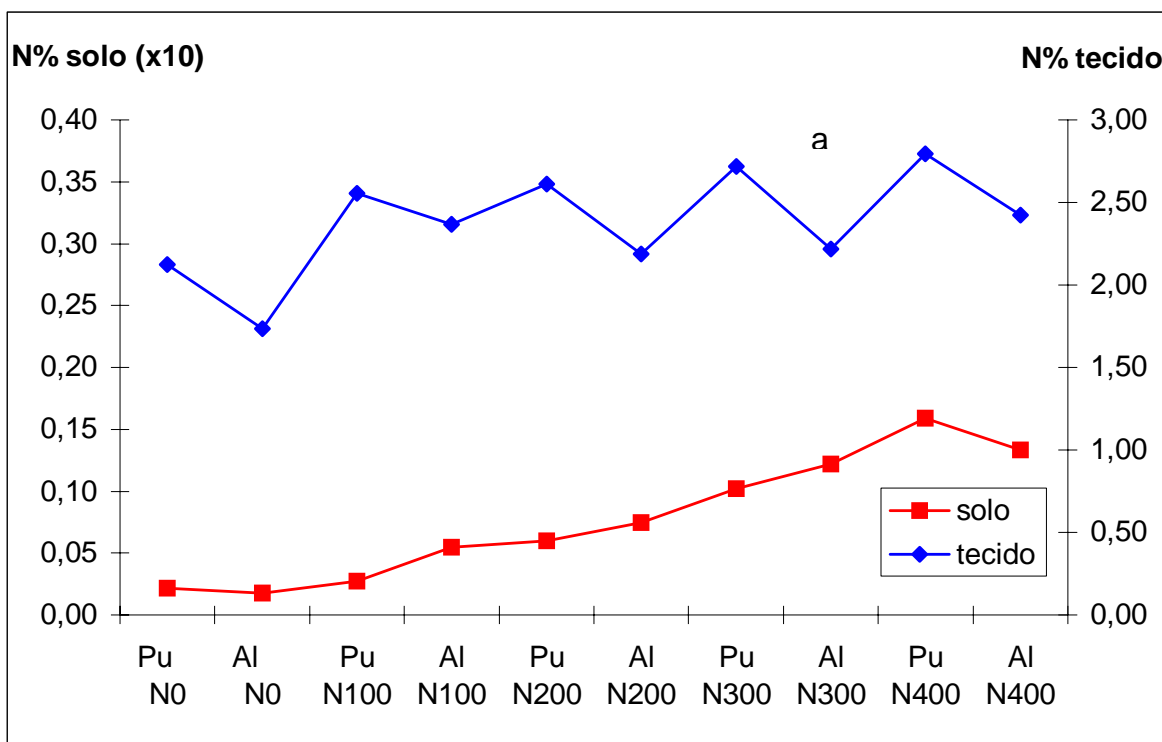


Figura 6. Teores de N no solo e no tecido das espécies experimentais C_4 (a) e C_3 (b), em função das doses de nitrogênio aplicadas, em $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$.

no solo entre as espécies avaliadas. Ao confrontar-se os teores de N% no tecido com o N% residual no solo (Figura 7), observa-se que a relação existente entre os grupos metabólicos foi semelhante. Aumentou a absorção à medida que aumentou a quantidade de N disponível no solo, de 0 para 100 e 200 kg N ha⁻¹, quando em doses mais elevadas, 300 e 400 kg N ha⁻¹, a absorção diminuiu. Este comportamento descrito por uma equação polinomial atribuiu-se a eventuais deficiências hídricas que podem ter ocorrido durante o experimento, embora fosse irrigado. Esta possibilidade é reforçada pela capacidade de armazenamento do solo que é de apenas 11%. Em trabalhos que envolviam levantamento florístico com *A. lateralis*, evidenciou-se que a espécie é exigente em umidade, aumentando a frequência em áreas de baixada (Boldrini 1993, Setelich 1999). Uma explicação morfológica que corrobora para a característica de afinidade de *A. lateralis* com a umidade é a presença de aerênquima na espécie. No caso das C₃, que possuem um maior custo em N para fotossíntese, devido a divisão da atividade da RuBisco entre as funções carboxilase e oxigenase, pode ter ocorrido limitação na alocação de N para o crescimento de raízes ou folhas (Sage e Pearcy 1987), agravado em condições de menor capacidade de absorção. Então, apesar dos maiores percentuais em N para as C₃, conseqüência das diferenças morfo-fisiológicas da folha, não foram suficientes para que essas espécies alcançassem o potencial produtivo. Turner e Knapp (1996) constataram que a disponibilidade de N pode ser mais restritiva para as C₃ do que para as gramíneas dominantes (C₄).

Através das curvas de diluição, vê-se que *P. urvillei* foi a única espécie que superou as condições hídricas e nutricionais adversas e produziu uma maior

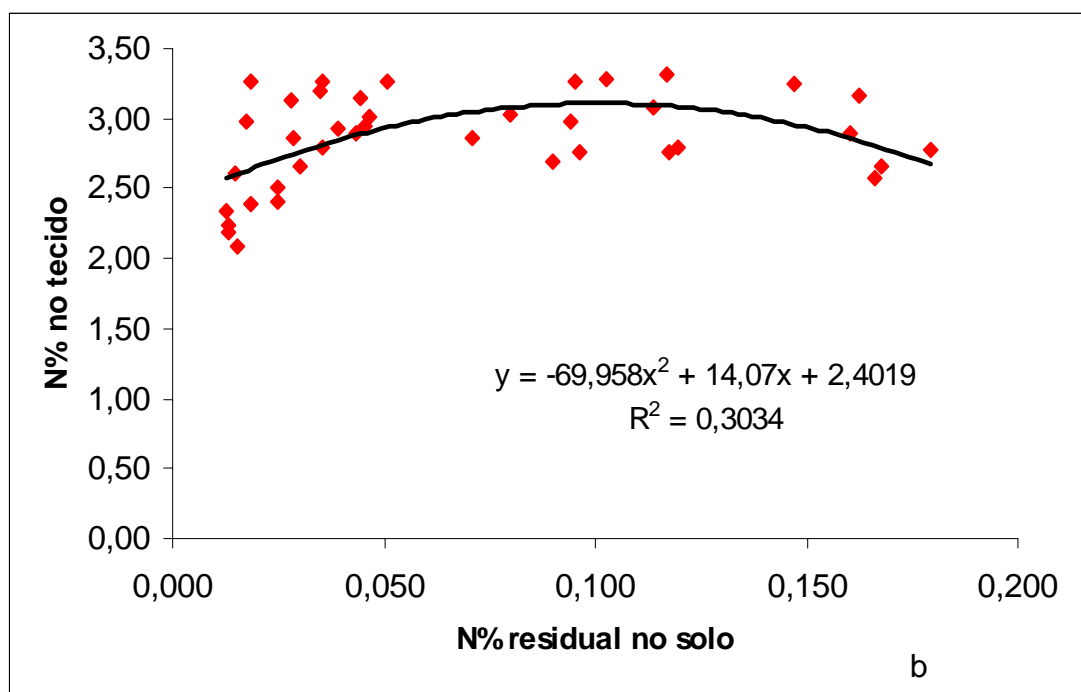
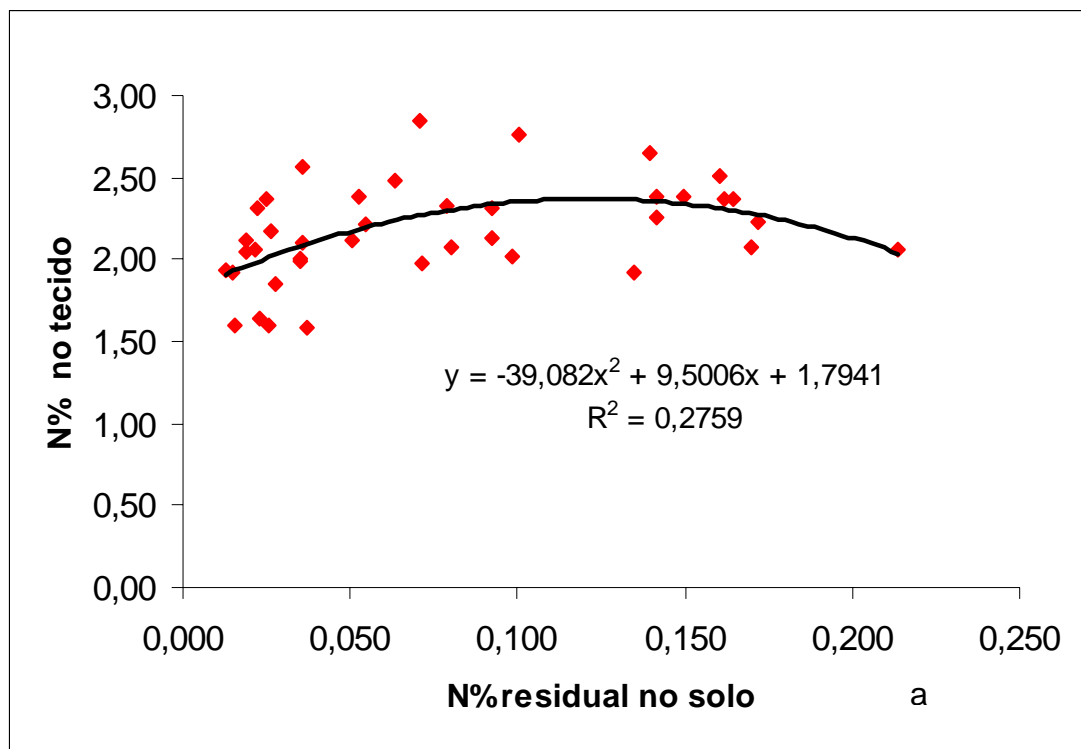


Figura 7. Relação entre N% no solo e tecido das espécies estivais (a) e hibernais (b), em função de doses crescentes de N aplicadas ao solo.

quantidade de biomassa que as demais.

4.1.2 Índice de Nutrição Nitrogenada

Aproximadamente 50% das proteínas da folha são associadas com a fotossíntese, em particular com as enzimas de carboxilação primária (Charles-Edwards, 1986). Então o N% nas folhas está correlacionado com a quantidade de RuBisco (Evans 1989, Field e Mooney 1986). Espera-se assim, que a taxa de fotossíntese seja relacionada com o N% presente nas folhas (Sinclair e Horie 1989, Reich et al. 1997) principalmente nas folhas expostas à luz, mas não com a produção de MS, porque o N é redistribuído na busca da maximização fotossintética da planta como um todo. O índice de nutrição de nitrogenada (INN) permite a quantificação da intensidade da deficiência nitrogenada e uma integração do seu efeito no crescimento da cultura (Lemaire et al. 1995), porque expressa uma eficiência. Os índices obtidos foram confrontados com a eficiência de acúmulo de MS (MS/MS max), com a eficiência de capacidade fotossintética (FOTOS/FOTOSmax), e com o peso específico de folha (PEF/PEFmax).

Os resultados demonstram que a eficiência em produção de MS (MS/MSmax), foi afetada pela deficiência nutricional nitrogenada para as C₄, mas não para as C₃ (Figura 8). É provável então que as C₃ tenham sido limitadas até mais pela deficiência hídrica do que as C₄. Porém, como o diagnóstico nutricional deve ser seqüencial (Lemaire et al. 1995) esta é uma constatação que indica

apenas uma tendência, mas importante, pois o período experimental de 36 dias foi curto, o que permite usar a informação com mais segurança. Quando o INN foi relacionado ao peso específico de folha (PEF) e à eficiência fotossintética (FOTOS/FOTOSmax), na avaliação de 21/01/2000 (4ª avaliação de MS) não houveram correlações (Figura 9). Isto evidencia que a deficiência em N afetou demasiadamente a capacidade fotossintética. Turner e Knapp (1996) avaliando a fotossíntese observaram que para as herbáceas C_3 , o aumento da disponibilidade de N resultou em aumento de %N nas folhas, mas não em capacidade fotossintética. Fato semelhante ocorreu neste experimento (Figura 10), pois as plantas não aumentaram a fotossíntese com o aumento na dose de N. Mas como as aferições da capacidade fotossintética foram realizadas em folhas novas, em que o N% é maior em consequência da remobilização, esperava-se um efeito menos pronunciado na fotossíntese (Ourry et al. 1990). Utilizando N marcado em plântulas de azevém, detectaram alta remobilização tanto em meio rico quanto em meio pobre em N. Mas constataram a maior contribuição foi do colmo em direção às folhas rebrotadas em meio pobre. Esta contribuição foi na mesma proporção que o nível de deficiência detectado nas raízes. Kim et al. (1993) trabalhando com plantas desfolhadas ou não desfolhadas de alfafa, também verificaram remobilização, mas encontraram que a distribuição de N, proveniente da fixação, ocorreu igualmente entre folhas, hastes, reservas e raízes independente da desfolha. Os rebrotes receberam 50% do N oriundo das reservas.

É possível então constatar que o INN não tem relação com PEF ou com a eficiência fotossintética, mas boa relação com a eficiência produtiva, apenas nas

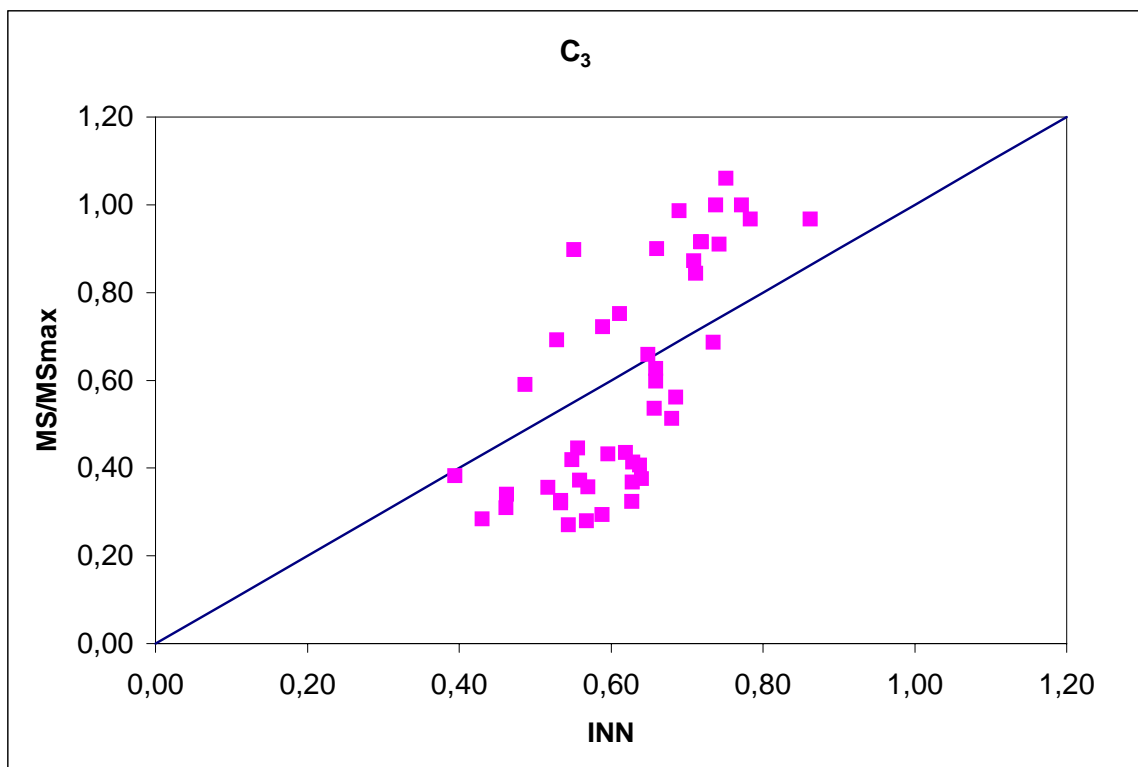
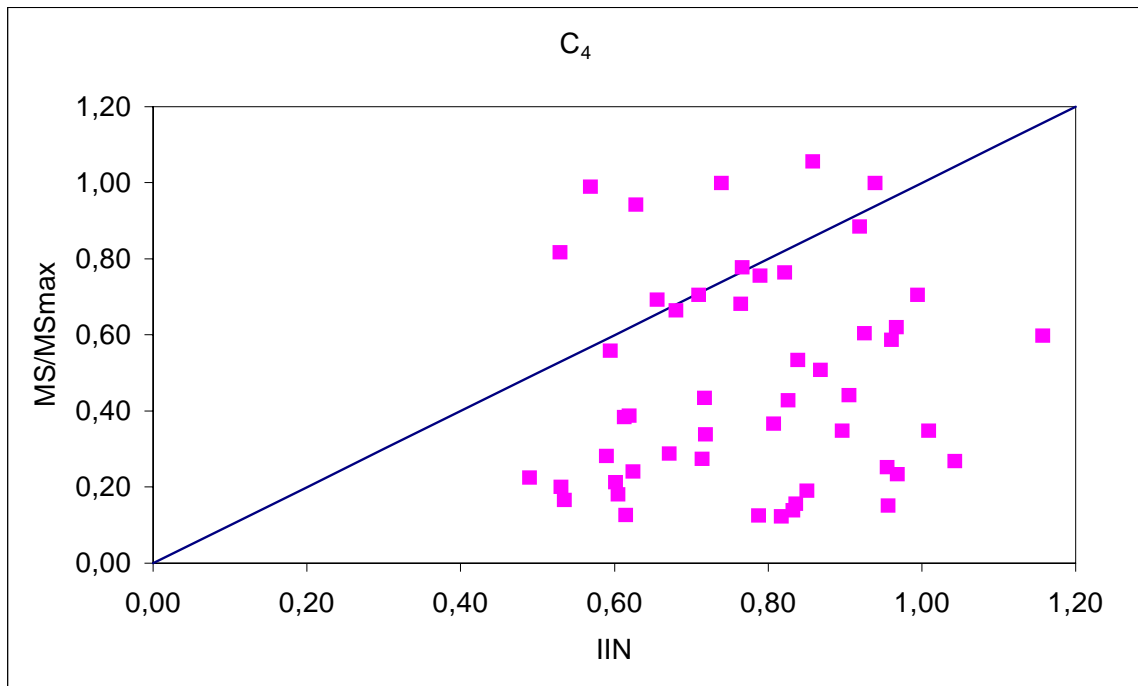


Figura 8. Relação entre INN (N/N_c), e eficiência de produção de MS (MS/MS_{max}) das espécies C_4 e C_3 em monocultivo.

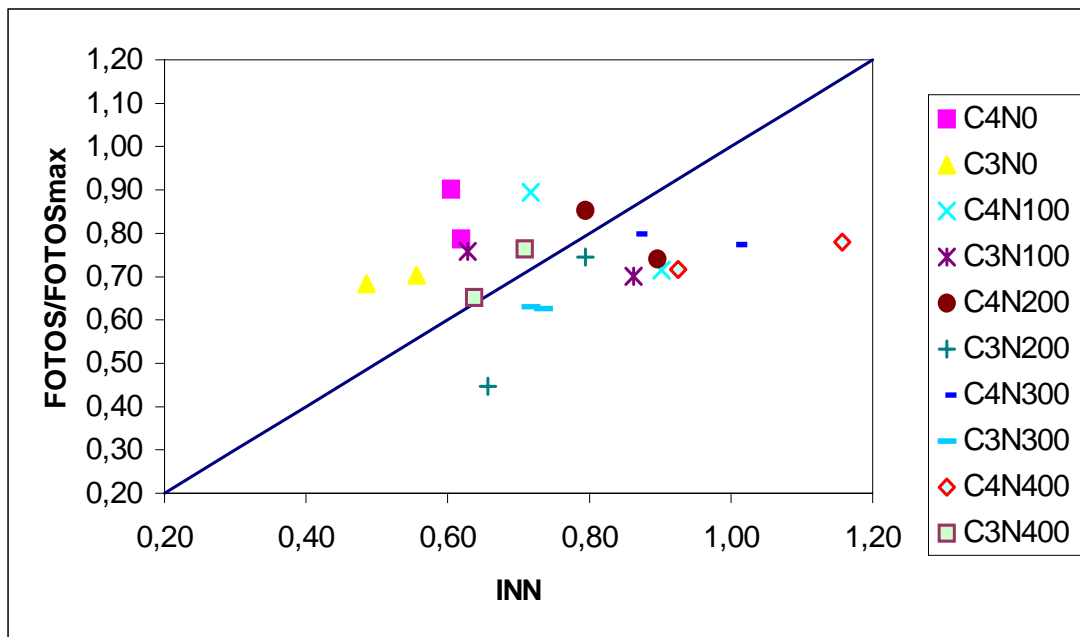
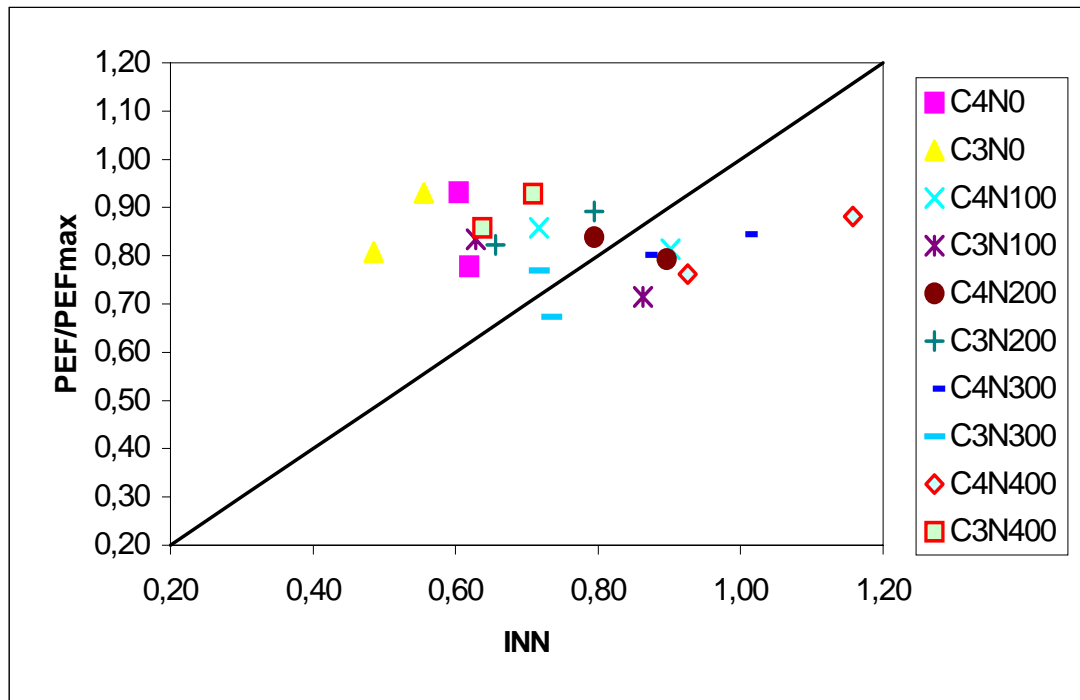


Figura 9. Relação entre INN (N/N_c), e peso específico de folha (PEF/PEF_{max}) e eficiência fotossintética ($FOTOS/FOTOS_{max}$) das espécies C_4 e C_3 em monocultivo.

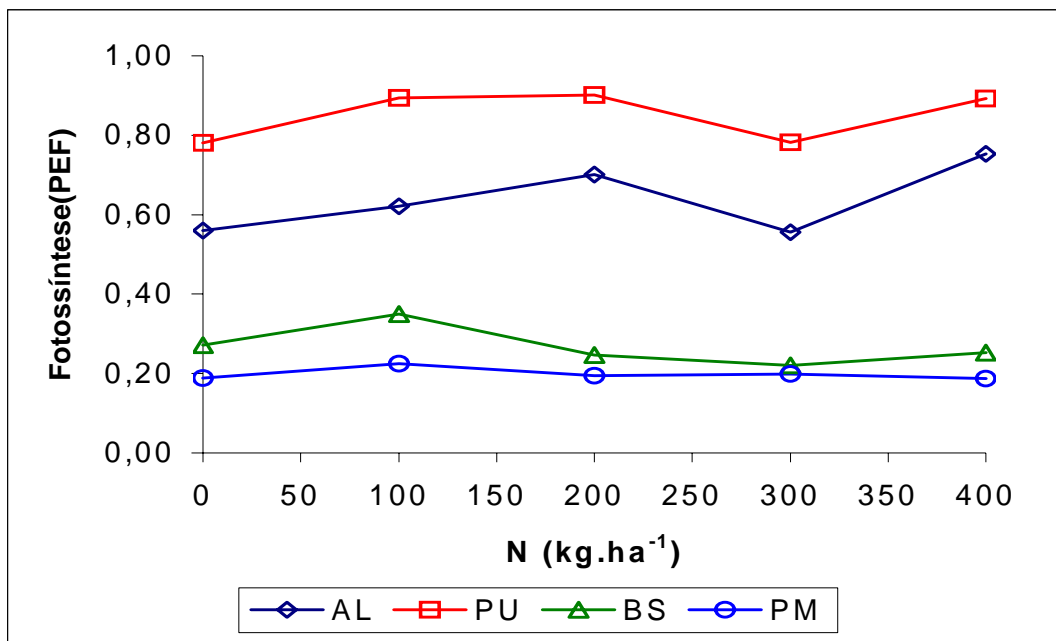


Figura 10. Relação entre dose de N aplicada ao solo solo e capacidade fotossintética das espécies em monocultivo, durante o verão (janeiro de 2000).

C₃, permitindo identificar o “status” nutricional de *B. subaristata* e *P. montevidense*, tornando-se ferramenta útil na análise da eficiência de utilização pelas mesmas, desde que seja acessada a diluição de N no desenvolvimento das comunidades vegetais.

4.1.3 Capacidade fotossintética

Quando comparada a capacidade fotossintética por unidade de massa, FOTOS(PEF), com a eficiência em produção de MS (MS/Msmax aos 21 dias)

verificou-se que as eficiências em produção são semelhantes, tanto para C_3 quanto para as C_4 , mas a fotossíntese foi maior para as C_4 (Figura 11). Desta forma, utilizando as medidas de fotossíntese em base de peso seco FOTOS(PEF), porque foi melhor relacionado a fotossíntese, não é possível concluir qual grupo metabólico produziria mais se as condições constatadas aos 21 dias de rebrote viessem se repetindo durante todo período avaliado, pois a capacidade fotossintética medida representou as diferenças morfo-fisiológicas entre as espécies C_3 e C_4 , e não a conversão absoluta da fotossíntese em MS. Charles-Edwards (1986) na Austrália, cita que para guar (*Cyamopsis tetragonoloba*) em dois tipos de solo, um argiloso e o outro arenoso, o desenvolvimento do dossel foi

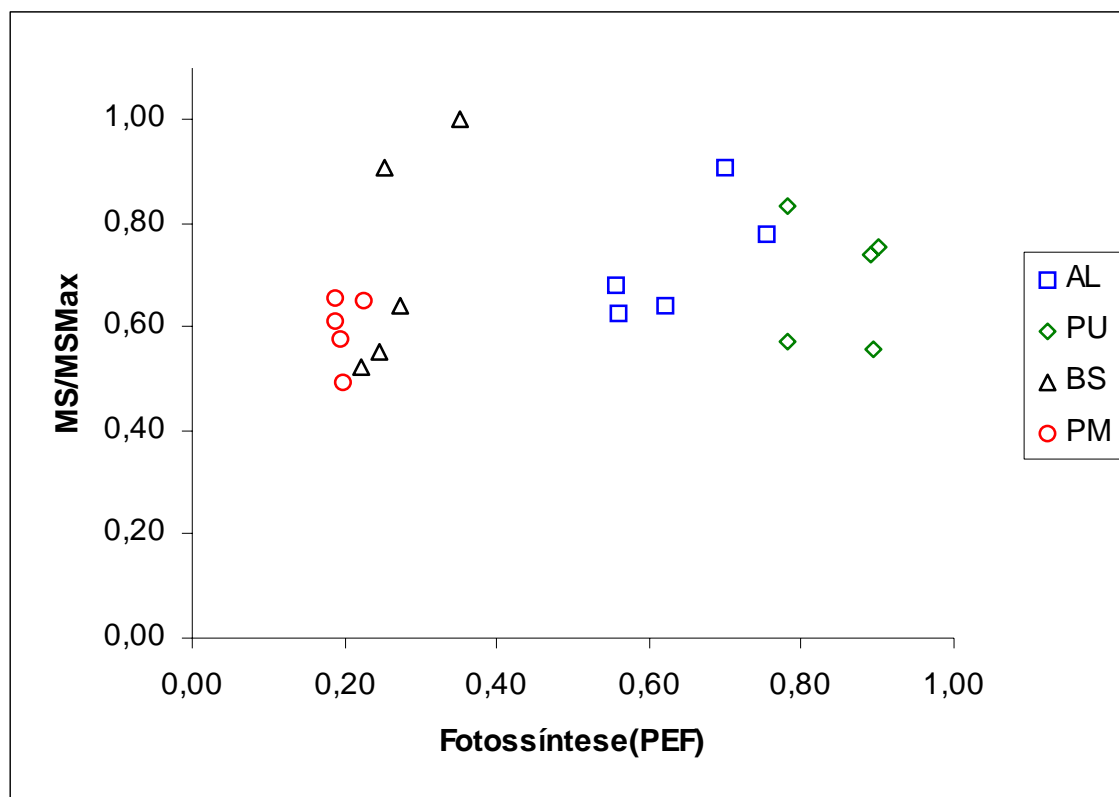


Figura 11. Relação entre a fotossíntese por peso e a eficiência de produção de MS. Representação de valores médios.

maior em solo arenoso. As diferenças em produção e crescimento foram atribuídas ao desenvolvimento desigual dos dosséis nas duas condições. A eficiência no acúmulo de MS produzida em função da quantidade de energia absorvida até o aparecimento de vagens, foi semelhante e a partição de MS entre caule e folhas também. A diferença em produtividade, que foi maior em solo arenoso, foi atribuída a uma maior área foliar específica. Esta foi o dobro da encontrada em solo argiloso. Então, foram as características de solo que afetaram a expansão foliar e com uma menor superfície de captação a produção foi menor em solo argiloso. Para as espécies dos grupos metabólicos estudados, percebe-se situação análoga (Figura 11). As produções acumuladas das estivais alcançaram respectivamente, 8 t MS.ha⁻¹ e 5 t MS.ha⁻¹ para *P. urvillei* e *A. lateralis*, mas abaixo de 2,5 t MS.ha⁻¹ para ambas hibernais. As espécies estivais tiveram menores pesos específicos de folha que as hibernais (Apêndice 10), que foi o parâmetro melhor relacionado à fotossíntese, ou seja, realizaram mais fotossíntese por unidade de área, desenvolveram dosséis maiores, produzindo mais. Reich et al. (1997) comprovaram através de análise multivariada de dados obtidos em 6 biomas de climas diversos, tropicais a tundra, e dados de bibliografia, para espécies C₃, que o modelo que combinou fotossíntese em peso, área foliar específica (AFE) e nitrogênio na folha (mg/g), foi altamente correlacionado com os dados de campo ($r^2=0,85$) e da bibliografia ($r^2=0,80$), independente de clima ou bioma estudado. Em relação à eficiência produtiva do ecossistema foi alta a correlação desta com a AFE ($r^2=0,76$ para dados de campo e $r^2=0,60$ para dados da bibliografia). Azzarini (2001), estudando resposta

fotosintética de *P. urvillei* e *P. montevidense*, em doses crescente de N constatou vantagem para a C₄, mas ambas espécies investiram em aparato fotossintético ligado à eficiência de carboxilação. Então, através dos itens 4.1.1, 4.1.2 e 4.1.3 confirma-se a hipótese 1.

A fotossíntese é uma medida mais precisa que a energia interceptada utilizada por Lemaire et al. (1995), pois é o resultado líquido da assimilação de CO₂ e pode ser uma boa forma de aferição de aspectos fisiológicos das espécies, referendando os resultados obtidos.

4.1.4 O modelo R*

Em competição vegetal os dois principais mecanismos competitivos são a competição por recursos e a competição por interferência (alelopatia), sendo que a competição por recursos pode ainda ser desdobrada em competição por luz ou competição por recursos do solo (Tilman 1988 e 1990). O modelo R* prediz o resultado da interação competitiva porque sumariza muitos processos e parâmetros em um único valor. Então o R* para nutrientes é o valor de um nutriente no solo em que uma espécie mantém sua população em equilíbrio (taxa de nascimento igual a de mortalidade), e no qual a espécie com menor R* desloca as demais (Tilman 1988).

Para gramíneas o R* melhor preditor é o nitrogênio. Para determinar o valor do N*, a maneira mais prática é mantê-las em monocultivo até atingirem uma

população estável e então avaliar a produtividade de uma determinada espécie e a quantidade de N residual no solo, onde ela se encontra (Tilman 1988). Foi o que fez-se em 11 de fevereiro de 1999. A amostra de 21 de janeiro de 2001 foi utilizada como uma aferição da anterior (Tabelas 3 e 4).

Os valores de N total médios determinados na análise de solo em 11/02/1999 foram baixos, entre 5 e 7 mg.kg⁻¹, com desvio padrão da média (DPM) entre 0 e 2 mg.kg⁻¹ para todas espécies. Em 26/01/2000 aumentaram progressivamente em 10 vezes, passando de 13,4 a 159,1 mg.kg⁻¹ (0,84 a 64,81 mg.kg⁻¹ de DPM), para as doses compreendidas entre 0 e 400 kg.ha⁻¹. Dados da bibliografia em solo argilo-arenoso para as condições ambientais da EEA-UFRGS (Bayer et al. 2000) em pastagem natural submetida a pastejo leve e com composição preponderante de gramíneas, sendo 30% de *P. notatum*, reportam valores de N no solo de 15 mg.kg⁻¹ e de 2,5 % de matéria orgânica, portanto superiores ao que encontrou-se. O teor de matéria orgânica encontrada no solo utilizado para o experimento I (Apêndice I), foi baixo e igual a 1,55 % (média de duas repetições). Então considerando a capacidade de armazenamento de N total em decorrência da quantidade de MO, os valores encontrados estão dentro do esperado, que seria em torno de 7 mg.kg⁻¹ (Tabela 3), pois para determinar-se o R* é preciso que se a população entre em equilíbrio (taxa de natalidade= taxa de mortalidade). Teixeira et al. (1994) observaram aumento discreto na quantidade de N total de 0,07% a 0,10 % (7 para 10 mg.kg⁻¹) após cultivo intenso, em solo argiloso arenoso (podzólico vermelho-escuro álico, com A moderado), com a introdução de sistemas de cultivo baseados em gramíneas (aveia/milho), após

Tabela 3. Biomassa aérea acumulada e nitrogênio residual no solo (N*), após 12 meses de rebrote para as espécie em monocultivo.

Data 11/02/1999	MST Acumulada $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$			N* ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)		
Doses de N ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$)	Pu	Al	Pm	Pu	Al	Pm
N 0	21333*	13500	4167	6,00	6,00	5,00
N 100	36056*	14556	4778	7,00	6,67	5,67
N 200	32500*	11722	4000	6,00	6,33	7,00
N 300	26222*	18222	5556	6,67	4,00	6,67
N 400	35111*	11278	6056	7,33	7,00	7,00

*Significativo ao nível de 25%, Apêndice 5.

Tabela 4. Produção de biomassa aérea e nitrogênio residual no solo aos 21 dias de rebrote na curva de diluição.

Data 26/01/2000	Biomassa Acumulada ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$)				N ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)			
Doses de N ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$)	Pu	Al	Pm	Bs	Pu	Al	Pm	Bs
N 0	1.459	1.349	557	1.253	21,50	17,64	21,02	13,39
N 100	3.924	1.784	790	2.106	27,45	54,82	44,59	54,74
N 200	3.097	2.482	982	1.694	59,67	74,73	37,44	94,85
N 300	3.101	2.050	1.072	1.439	102,05	121,70	91,16	99,75
N 400	5.320	2.346	788	1.900	159,01	133,06	115,91	139,27

cinco anos. Tratamentos que incluíram leguminosas chegaram a triplicar a adição de N. Para campos abandonados pela agricultura em solo com 92 a 97% de areia e um regime pluviométrico de 775 mm anuais, (Knops e Tilman 2000) desenvolveram um modelo de previsão da dinâmica do nitrogênio e acúmulo de carbono no solo para idades entre 1 e 61 anos. Os valores de N% no solo variaram de 0,04% a 0,11% (4 mg.kg^{-1} a 11 mg.kg^{-1}) acompanhados de uma variação de carbono entre 0,5 a 1,5%, sendo bem mais elevados para áreas adjacentes que nunca foram cultivadas, 0,18 N% (18 mg.kg^{-1}) e 2,99% de C. O tempo para alcançar o equilíbrio entre os campos abandonados e os nunca cultivados foram de mais de 100 anos para %C e em torno de 120 anos para %N total. Bayer et al. (199?), modelando o acúmulo de carbono orgânico, na camada de 0-17,5 cm na EEA-UFRGS, encontraram que em sistema de manejo, plantio direto aveia/milho, o tempo para que o carbono orgânico chegue ao equilíbrio, foi de 31 anos, e para o N total alcançar o equilíbrio, foi de 162 anos. Segundo Knops e Tilman (2000) pode ocorrer o ciclo fechado de N no processo de sucessão, em que o N fixado corresponde ao utilizado pela fauna microbiana. Também é o que parece ocorrer quando Derner et al. (1997) descrevem aumento no carbono do solo sem correspondente aumento do N, em campo dominado por planta cespitosa (*Schizachirium scoparium*) a 50 anos. Então os valores de N residual no solo que foram apurados no Experimento I, mesmo sendo baixos consideradas as condições de uso, estão dentro do esperado e repetiram-se em mais três análises, quando da introdução do Experimento I em 11/11/1998 (Apêndice 1), para servir de base à adubação da curva de diluição em 29/08/00, e para auferir os valores

ao final do Experimento II, em 31/05/02. No primeiro caso os valores para os quatro blocos variaram entre 5 e 6 mg.kg⁻¹. No segundo a diferença no N residual no solo, provocada pelos tratamentos, só foi detectada à pequena profundidade (3 cm), variando em média de 7 a 26 mg.kg⁻¹ (2,15 a 4,32 DPM). No terceiro variou de 8 a 23 mg.kg⁻¹.

Nas produções de MS obtidas em corte realizado em 11/02/99, após 12 meses de crescimento (Tabela 3), a produção de MS de *P. urvillei* foi maior que a das outras espécies e ultrapassou 32.000 kg.ha⁻¹.ano⁻¹, para as doses de 100, 200, e 400 kg N.ha⁻¹. Em 26/01/00 (Tabela 4), chegou ao máximo de 2.106 kg.ha⁻¹ para 100 kg N.ha⁻¹, para *B. subaristata*, e respectivamente, 1.072 kg.ha⁻¹ (300 kg N.ha⁻¹), 5.320 kg.ha⁻¹ (400 kg N.ha⁻¹) e acima de 2.000 kg.ha⁻¹.ano⁻¹ (entre 200 e 400 kg N.ha⁻¹), para *P. montevidense*, *P. Urvillei* e *A. lateralis*. O resíduo foi mínimo, pois procedeu-se o corte mais rente ao solo possível. Estas produções são equivalentes às obtidas com ecotipos de *P. notatum*, em área adjacente (Costa 1997). Aos 41 dias de rebrote e com adubação de 230 N.ha⁻¹.ano⁻¹, a produtividade que ficou entre 10.000 e 12.000 kg.ha⁻¹ de matéria seca verde (descontados todo e qualquer tecido em senescência). Então, as respostas das espécies no atual experimento, com doses de praticamente o dobro da utilizada por Costa (1997), expressam o potencial das espécies nativas, mesmo considerada a perda por volatilização (N utilizado na forma de uréia em uma só dose) e a deficiência no manejo da irrigação que deveria ser mais freqüente pela pequena capacidade de armazenamento de água no solo, de somente 11%.

Quando considerou-se a manutenção de uma população estável e a quantidade de N residual do solo em conjunto têm-se o N*. Os valores encontrados de N* foram muito próximos (Tabela 3), mas associados a produções muito discrepantes de MS em favor das C₄. Então observa-se uma relação significativa entre dose de N aplicada ao solo e a matéria seca produzida e entre estas foi maior para *P. urvillei* (Apêndice 5). A análise de variância para 11/02/1999 mostra que Pu combinou maior produtividade, mas com maiores teores de N (N%) no solo, sendo a interação significativa ao nível de 25% ($p=0,2453$). Segundo Riboldi (comunicação pessoal), existe a hipótese que a significância da interação seja o produto das interações individuais (5 doses de N* $0,05=0,25$) em experimentos fatoriais. *B. subaristata*, que não foi avaliada em 11/02/1999, dificilmente teria comportado-se diferente de Pm.

Desta forma, verificou-se uma maior produtividade para *P. urvillei* e também uma maior eficiência fotossintética e menor peso específico de folhas, ou seja maior superfície foliar para captação de luz, credenciando-a provavelmente a melhor competidora para recursos acima do solo. Porém a espécie sobrevivente na menor concentração de N disponível ao sistema radicular (menor N*) foi *P. montevidense*, o que poderia indicá-la como a provável vencedora nas interações competitivas entre as espécies estudadas em experimentos de longo prazo. O INN revelou-se ferramenta eficiente no diagnóstico da condição nitrogenada de gramíneas.

4.2 Experimento II: Competição Interespecífica

Os objetivos no Experimento II foram constatar, segundo a teoria de Tilman (1988), que na interação competitiva das espécies pareadas duas a duas ou em conjunto, a competição seria preponderantemente por nutrientes do solo, sendo a espécie vencedora aquela que apresentou menor valor de R^* , como indicado no Experimento I. O critério de produtividade de biomassa acima e abaixo do solo foi utilizado para acessar a interação competitiva. Também buscou-se avaliar com mais precisão a competição radicular através de parâmetros de parâmetros medidos, tais como, o comprimento, o raio e a densidade das espécies envolvidas.

4.2. 1 A Densidade Inicial e a Produção de MS

As densidade inicial teve tratamento estatístico que se encontra no Apêndice 6. Existe uma relação linear significativa entre a densidade e a média da massa seca produzida para cada espécie de planta, mas a densidade na maioria dos pares em interação competitiva não influenciou a competição. Somente para o tratamento Pu-AI verificou-se interação positiva entre densidade inicial e proporção das espécies em mistura. Na proporção Pu-AI/25%-75%, em que o aumento em uma unidade percentual em Pu decresce 0,073 (73 kg MS) em AI, mas deve-se considerar que Pu sai com uma densidade inicial de 31% (7,67 pl.m²) e dominou a parcela. No caso de Pu-AI/75%-25%, o aumento de uma unidade percentual em Pu aumenta a

produção em 0,082 (82 kg MS) de Pu em relação a Al. Isto mostra então, que apesar de a densidade influenciar na competição, a influência é pequena e considerando-se que a análise estatística é entre a densidade inicial e a produção de MS do 5º corte, menor ainda é o efeito nos cortes anteriores. A influência da densidade inicial na proporção Pu/Al foi sempre conseqüência da presença de *P. urvillei*. Para os outros tratamentos não foi detectada a influência da densidade (Apêndice 6). Goldberg et al. (2001) observaram que as espécies anuais variaram no mecanismo, na direção (facilitação ou competição) e na magnitude das interações entre as histórias de vida. Para fase de sobrevivência as interações por efeito de densidade foram raras e para a fase de crescimento o maior efeito foi da competição por recursos. Em experimento delineado para apurar o efeito específico da densidade Shainsky et al. (1992) mostraram que o efeito da densidade é global, afetando parte aérea e raízes, o que não ocorreu no presente experimento (itens 4.2.2 e 4.2.3). Entre a avaliação inicial (28/11/2000) e a final (27/05/02), a densidade diminuiu dramaticamente, seja pela morte de plantas, seja pela imprecisão na avaliação (emenda de touceiras), Tabelas 5 e 6. Mas *P. urvillei* foi a mais freqüente em todas as situações, mesmo quando foi a espécie invasora de outros tratamentos (Tabela 6) e produziu sempre mais MS (item 4.2.3). No caso das invasões por outras espécies (OE) que ocorreram principalmente em decorrência do espaço aberto pela remoção de MS, apesar da alta densidade (Tabela 6), a produtividade não influenciou no resultado da competição (item 4.2.2).

Tabela 5. Densidade inicial em n^o de plantas/m² (28/11/2000)

Proporção	Pu	Al	Pm	Bs
Todas (25%)	6,67	7,00	6,33	6,00
75%-25%	21,00*	6,83*	15,33	7,33
50%-50%	12,89	10,67	11,67	10,33
25%-75%	7,67*	17,00*	5,67	18,00

*significativo ao nível de 5%

Tabela 6. Densidade final em número de plantas/m² (27/05/2002).

Proporção	Pu	Al	Pm	Bs	OE
Todas (25%)	2,42	0,92	0,08	0,17	5,83 ^a
Pu/Al-75%-25%	3,08	1,42	0,17	0,17	6,33 ^a
Pu/Al-50%-50%	2,89	1,22	0,00	0,17	5,44 ^a
Pu/Al-25%-75%	1,92 ^a	1,75 ^a	0,25	0,00	5,75 ^a
Pm/Bs-75%-25%	5,58 ^a	0,00 ^a	1,08	0,42	3,33 ^a
Pm/Bs-50%-50%	4,40 ^a	0,13 ^a	1,73	0,67	5,07 ^a
Pm/Bs-25%-75%	6,08 ^a	0,00 ^a	0,92	0,50	2,50 ^a

^a As invasões ocorreram a partir do 4^o corte.

Nota-se comparando as tabelas 5 e 6 que praticamente não ocorreram invasões de Al, Pm e Bs e que Pu teve um grande número de plantas no início da colonização (Tabela 6).

4.2.2 Produção de Biomassa Aérea

A competição por um único nutriente limitante, processa-se quando todos os outros fatores são assegurados: nutrientes, tais como fósforo, potássio, cálcio e magnésio e água. No caso da competição por dois ou mais recursos (nutrientes e luz), a co-existência é o resultado das diferentes habilidades de cada espécie em sobreviver com razões particulares de recursos (quantidade de luz/ quantidade de nutriente) e em quanto estes nutrientes podem ser parcialmente compensados por combinações entre si, o que é facilitado nas condições naturais pela heterogeneidade dos habitats (Tilman 1988). Então para assegurar a competição por nitrogênio é necessário suprir a eventual deficiência dos demais recursos no ambiente (solo) e torná-lo razoavelmente homogêneo. Os mesmos experimentos que comprovaram a teoria do R^* Tilman e Wedin (1991) e Wedin e Tilman (1993), apesar de asseguradas as condições anteriores, só se confirmaram plenamente para ambientes pobres em nutrientes, porque foi constatada competição assimétrica em habitats com maior quantidade de N total, ligada à densidade inicial da competição (por sementes). Então, espécies que dominavam nas condições de baixa disponibilidade de N, quando sujeitas a uma condição de maior disponibilidade (Wedin e Tilman 1993) foram suplantadas por outras espécies. Goldberg et al. (2001) comprovaram que a densidade é mais importante na emergência. Nas condições em que desenvolveu-se o experimento II uma boa homogeneidade não foi possível, mas o plantio foi realizado por mudas e não foi adicionado N ao solo. A heterogeneidade, no

entanto, deve ter influenciado os resultados que serão discutidos no item (4.2.5).

A produção média de biomassa no período entre as espécies competindo duas a duas, C₄ (*P. urvillei* x *A. lateralis*), C₃ (*P. montevidense* x *B. subaristata*) e a mistura das quatro (T), que foi uma forma de aproximar as condições naturais, foi maior em até 7 vezes para Pu em relação a Al e em até 6,5 vezes maior, mesmo quando Pu invadiu as parcelas das hibernais, detectado a partir do quarto corte (verão de 2002) Figura (12), Apêndice 8.

As invasões das hibernais (Pm e Bs) em parcelas das estivais foi pequena e a invasão por outras espécies (OE) não afetou a produtividade média de Pu.

Na tentativa de se evitar os cortes utilizou-se nas duas primeiras aferições de biomassa aérea medições de IAF com o equipamento “canopy analyser”. As medidas foram realizadas antes dos cortes e antes do sol nascer. Os resultados não estimaram bem a quantidade de biomassa aérea e não foram mais repetidos. Miller-Goodman et al. (1999) obtiveram correlação média ($r^2=0,43$) entre o IAF medido pelo canopy analyser e a biomassa da pastagem, encontrando como maior vantagem do método o tempo de medida, 20 min, enquanto com outras técnicas destrutivas poderiam ter levado 18 horas. Volesky et al. (1999) e Harmoney et al (1997) obtiveram correlações fracas para gramíneas entre as medidas feitas com o canopy analyser e outros métodos, sendo sempre a pior estimativa entre todas. Os primeiros encontraram que apenas 33% da variação na biomassa da pastagem foi atribuída ao IAF em 504 observações e os últimos que particularmente para

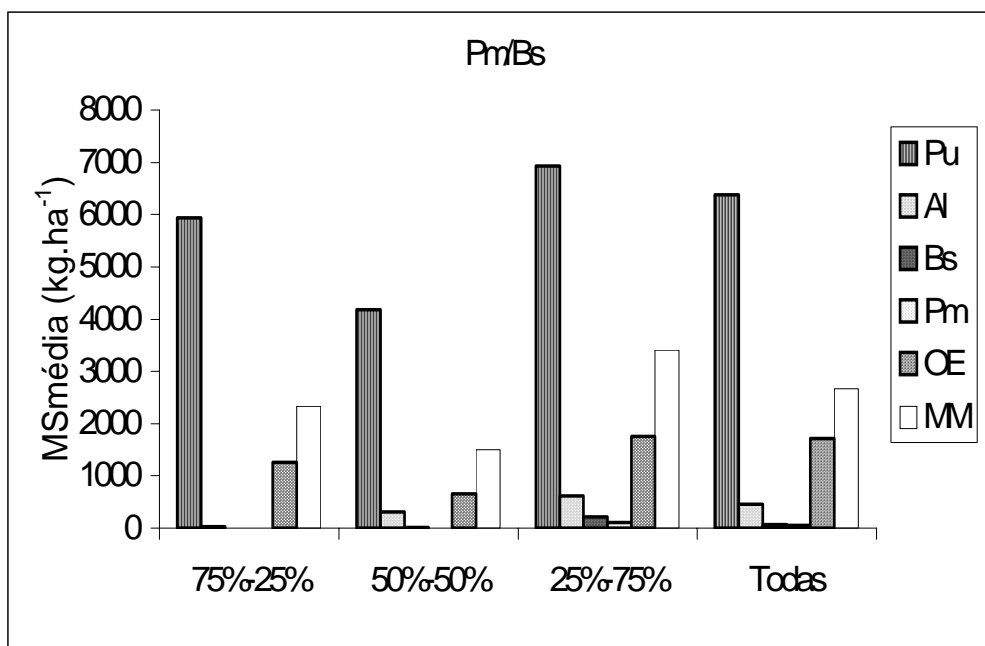
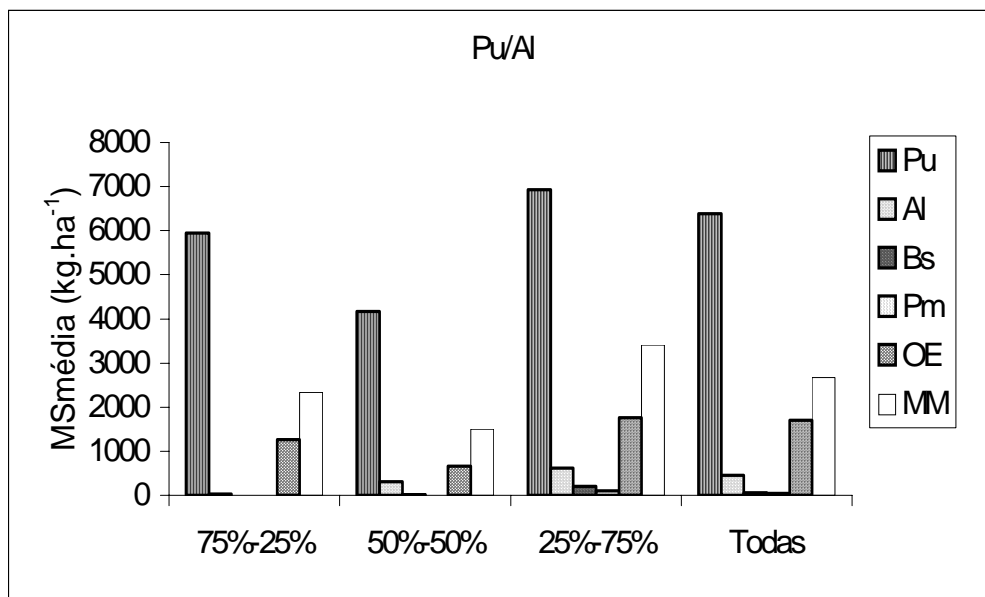


Figura 12. Produção de MS média no experimento II, em função das proporções utilizadas, para as espécies estivais (a) e hibernais (b).

gramíneas as medidas foram ruins ($r^2=0,32$ para gramíneas estivais e $r^2=0,22$ para hibernais). Contudo, medições razoáveis foram obtidas para leguminosas ($r^2=0,47$). No Experimento II separou-se a biomassa morta da verde, mas o procedimento não melhorou os resultados, de forma que foram descartadas como estimativas da biomassa Figuras 13 e 14.

A produtividade acumulada em 18 meses é mostrada nas Figuras 15 e 16. Pu diminuiu a produtividade total à medida que aumentou a proporção de *A. lateralis*, mas foi dominante em todas proporções. Pm e Bs não mostraram uma definição de qual dentre elas venceria, ainda aos 18 meses de competição (Figura 16), sendo espécies de N* semelhantes (Tilman 1988, Tilman e Wedin 1993). Quando invasões de Pu e Al ocorreram nas parcelas de Pm e Bs, estas foram suplantadas por Pu a partir do quarto corte. No quinto corte a produtividade de Al foi equivalente às hibernais o que indica que com o tempo Al também as suplantaria. Isto nos leva a crer que Pu seria a espécie dominante em qualquer situação e Al a sub- dominada por Pu, mas dominando as demais. Pm e Bs não haviam demonstrado claramente no período experimental qual dentre elas seria a vencedora. Então, a tendência das C₄ produzirem e dominarem as C₃ no experimento pode indicar um processo na dinâmica e sucessão dos campos naturais, p.e. após distúrbio (abandono de lavoura, fogo). A maior habilidade competitiva não se limitou à aquisição de recursos, mas também a uma maior eficiência na dispersão das sementes, como aconteceu a partir do quarto corte. Remánek e Richardson (1996) obtiveram que as características principais das invasoras são o curto

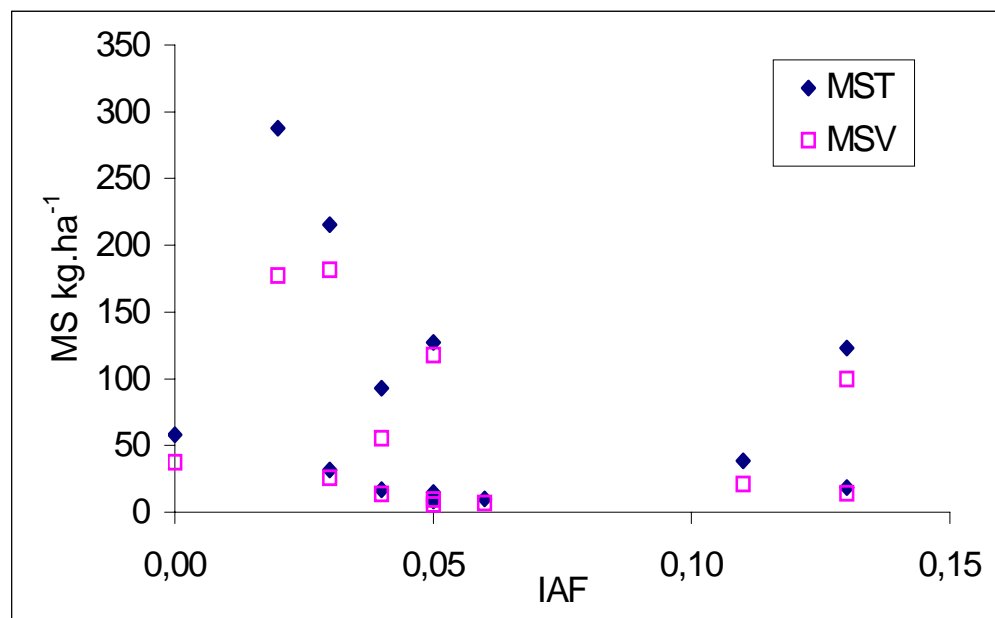
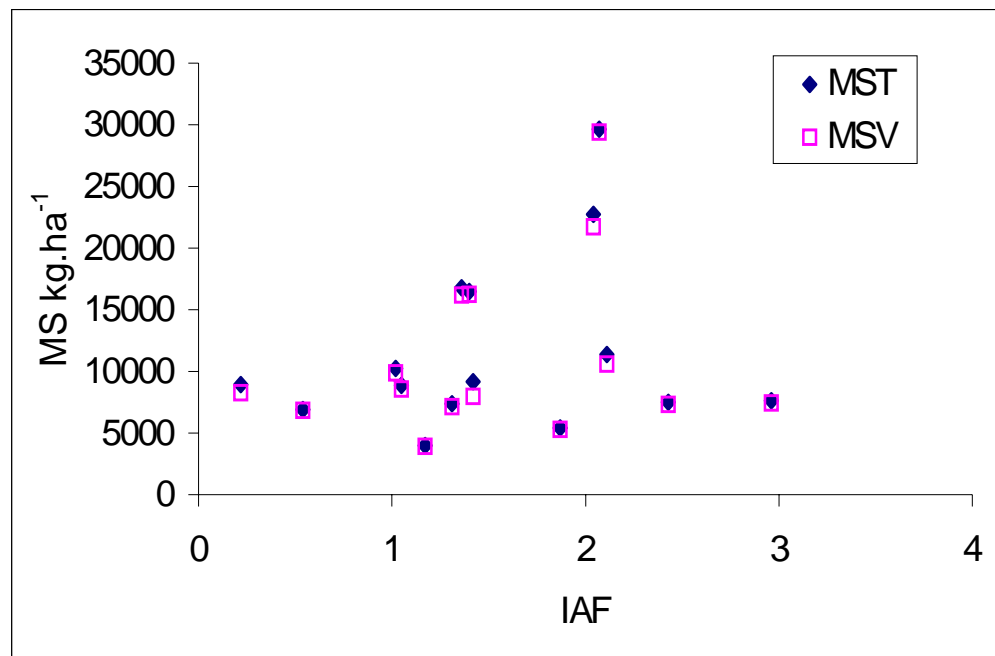


Figura 13. Relação entre produção de MS Total e MS Verde e o IAF medido pelo canopy analyser no primeiro corte, (a) estivais e (b) hibernais, em 30/01/01.

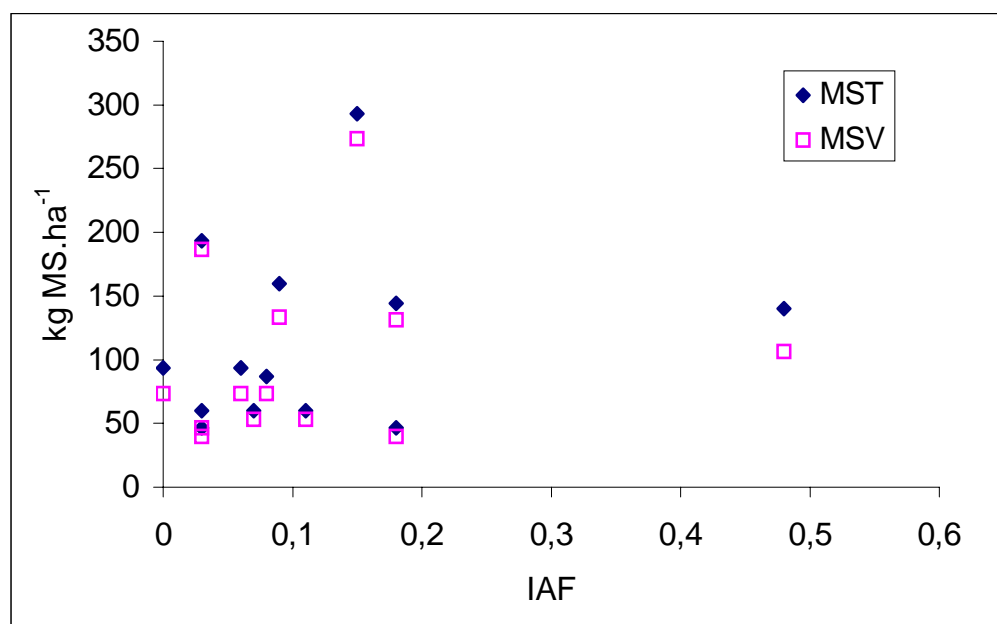
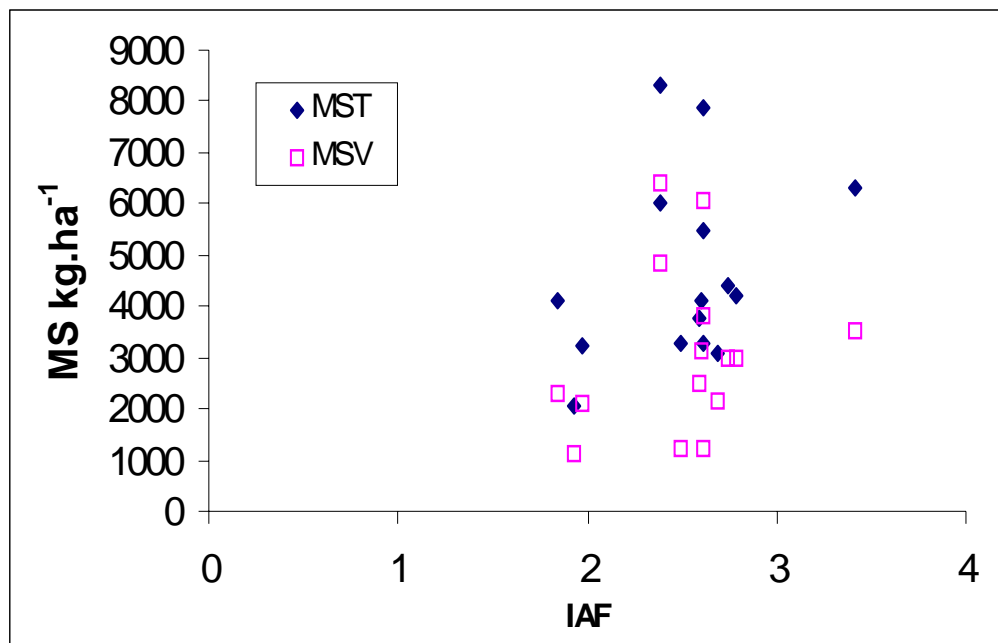


Figura 14. Relação entre produção de MS Total e MS Verde e o IAF medido pelo canopy analyser no segundo corte, (a) estivais e (b) hibernais, em 04/04/01.

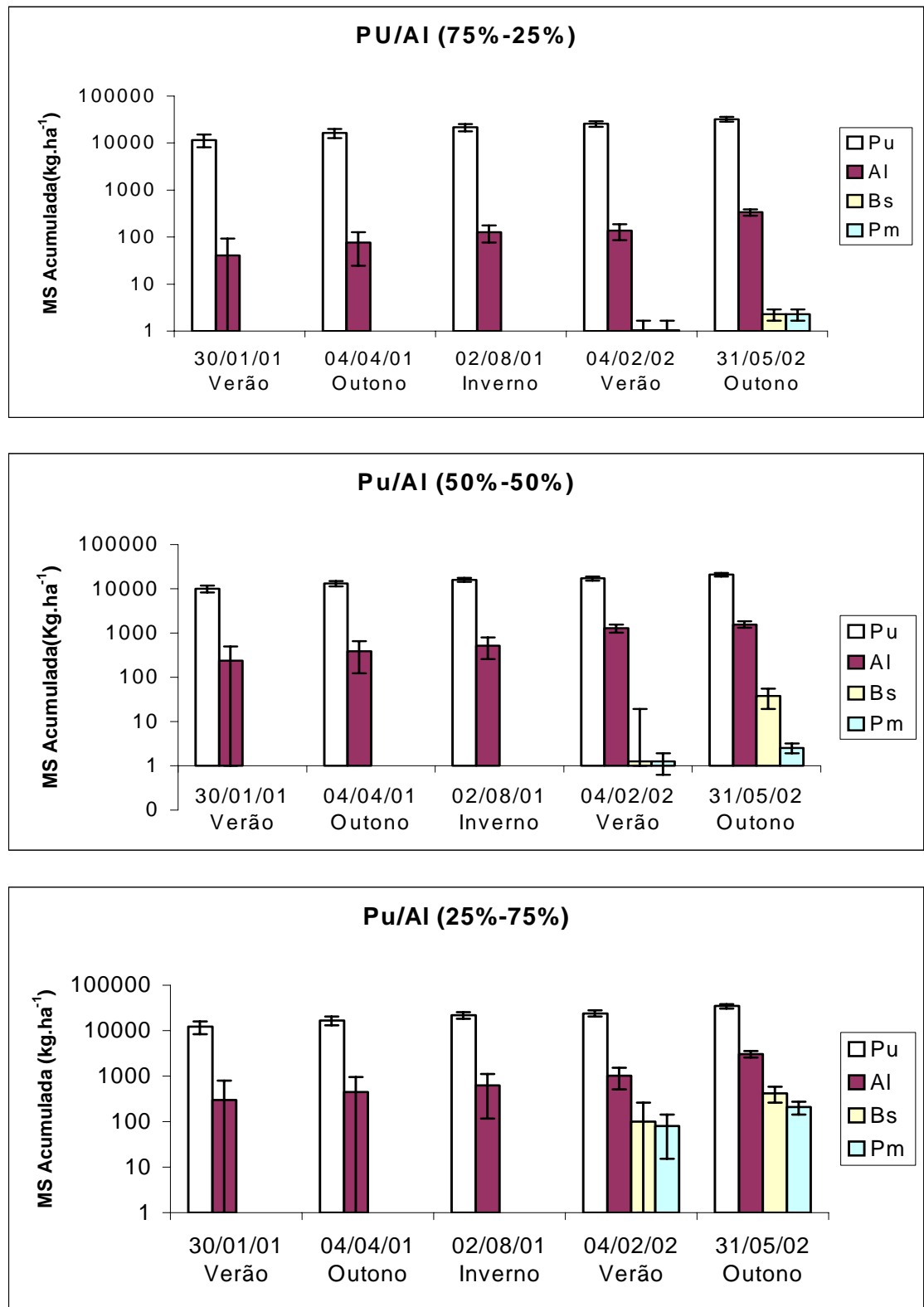


Figura 15. Biomassa aérea acumulada ao longo das estações do ano, para as espécies, nas proporções utilizadas no experimento.

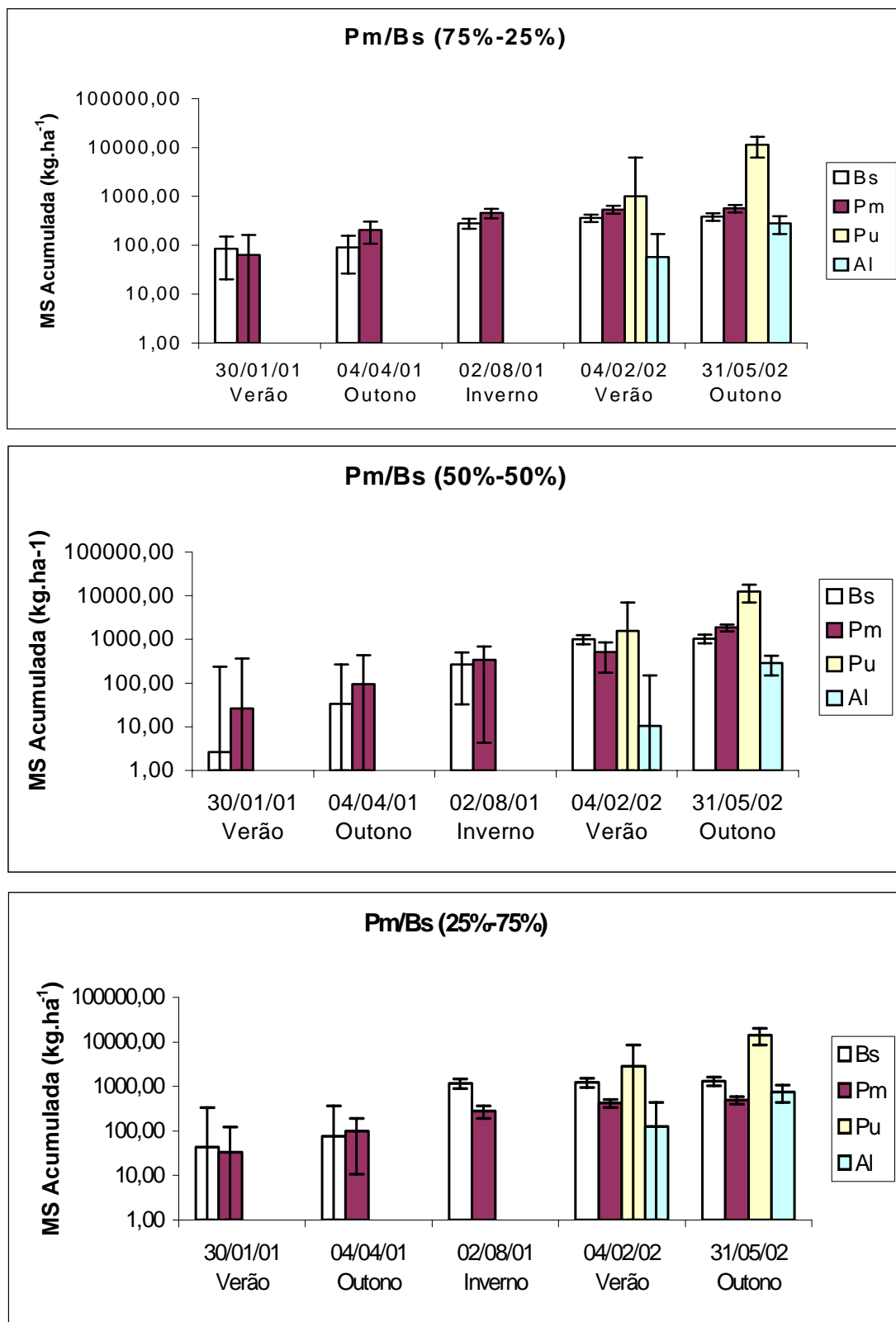


Figura 16. Biomassa aérea acumulada ao longo das estações do ano, para as espécies hibernais nas proporções utilizadas no

período juvenil, curto intervalo na produção de sementes, reprodução cedo e consequente rápido crescimento, que são características de *P. urvillei*.

Paspalum urvillei foi a espécie significativamente mais produtiva nas diversas interações competitivas (Apêndice 8), independente das proporções e também quando invadiu as parcelas das hibernais. Venceu a competição interespecífica, contrariando a hipótese 2. Este fato foi atribuído à competição assimétrica por luz, que permitiu o grande desenvolvimento da parte aérea, tendo como consequência o sombreamento das demais espécies.

4.2.3 Produção de Biomassa Radicular

As espécies hibernais produziram maior biomassa, tiveram maior volume, maior comprimento e menor raio de raízes, quando comparadas às estivais na coleta de 05/11/01, Figura 17 e Apêndice 9. Mackie-Dawson (1999) utilizando *Lolium perenne* em tratamento de solo heterogêneo, observou um maior diâmetro em manchas ricas em N, comparadas àquelas fora da mancha, isto pode indicar que as raízes das hibernais foram confinadas às manchas pobres em N. Então configurou-se, claramente, distintas estratégias de sobrevivência: as hibernais alocando proporcionalmente mais recursos para raízes e produzindo raízes mais longas e finas para compensar a captação de recursos, enquanto as estivais, que por possuírem grande biomassa aérea, alocaram proporcionalmente menos para o sistema radicular, com menor volume e massa, menor comprimento e raios mais grossos de raiz. É sabido que as plantas mudam de estratégia na

alocação de recursos de acordo com as mudanças fenológicas, de manejo e climáticas (Guiford e Evans, 1981, Thorne 1985; Ho 1988; Khaithy e Lemaire 1992; Lemaire 1995) e os resultados indicam que isto ocorreu. Na segunda coleta em 04/02/02, não foi detectada diferença significativa entre a produção de biomassa, volume e comprimento de raízes, permanecendo apenas diferenças quanto ao raio, Figura 17 (Apêndice 9). Nesta coleta todas espécies apresentam a mesma estratégia, ou seja as hibernais investiram menos em biomassa e volume de raízes e reduziram também o comprimento, pois as condições climáticas possibilitam crescimento ativo para ambos grupos metabólicos e a absorção de luz é prioridade.

Os resultados médios da primeira coleta, ficaram em torno de 1.500 kg MS.ha⁻¹ e 2.000 kg MS.ha⁻¹ para Bs e Pm, e 1.000 kg MS.ha⁻¹ e 1.300 kg MS.ha⁻¹ para Al e Pu respectivamente, Figura (17). Como foram obtidos 1 ano após o início do experimento II e como julga-se que as mudanças no padrão de alocação supostamente já vinham ocorrendo ao longo das estações, as plantas devem ter produzido biomassa que senesceu, ainda mais se considerarmos que a taxa de renovação de raízes é alta e maior ainda para raízes finas (Gordon e Jackson 2000). Na segunda coleta realizada 91 dias após, a média dos tratamentos alcançou o equivalente a 1.800 kg MS.ha⁻¹ e 1.700 kg MS.ha⁻¹, para BS e Pm respectivamente, e de 1300 kg MS.ha⁻¹ para ambas, Al e Pu. Quando comparam-se as produções só no tratamento T, percebe-se que as hibernais produziram mais (1750 kg MS.ha⁻¹) que as estivais (1200 kg MS.ha⁻¹), embora não tenha ocorrido diferença significativa,

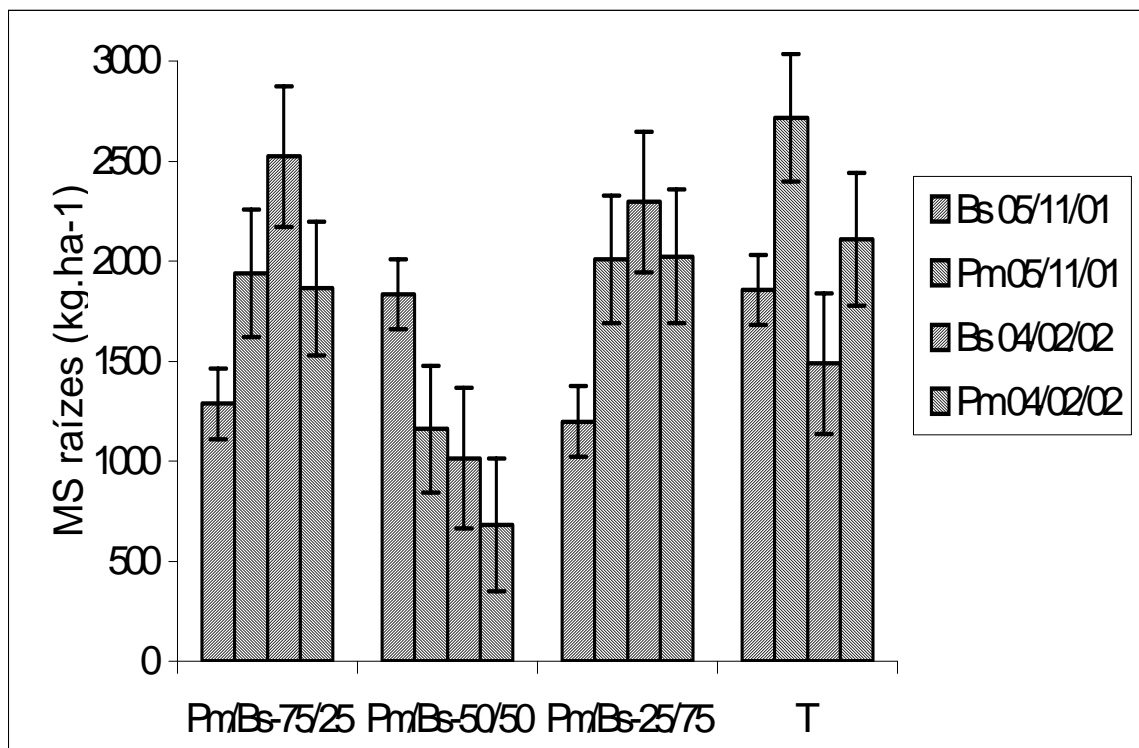
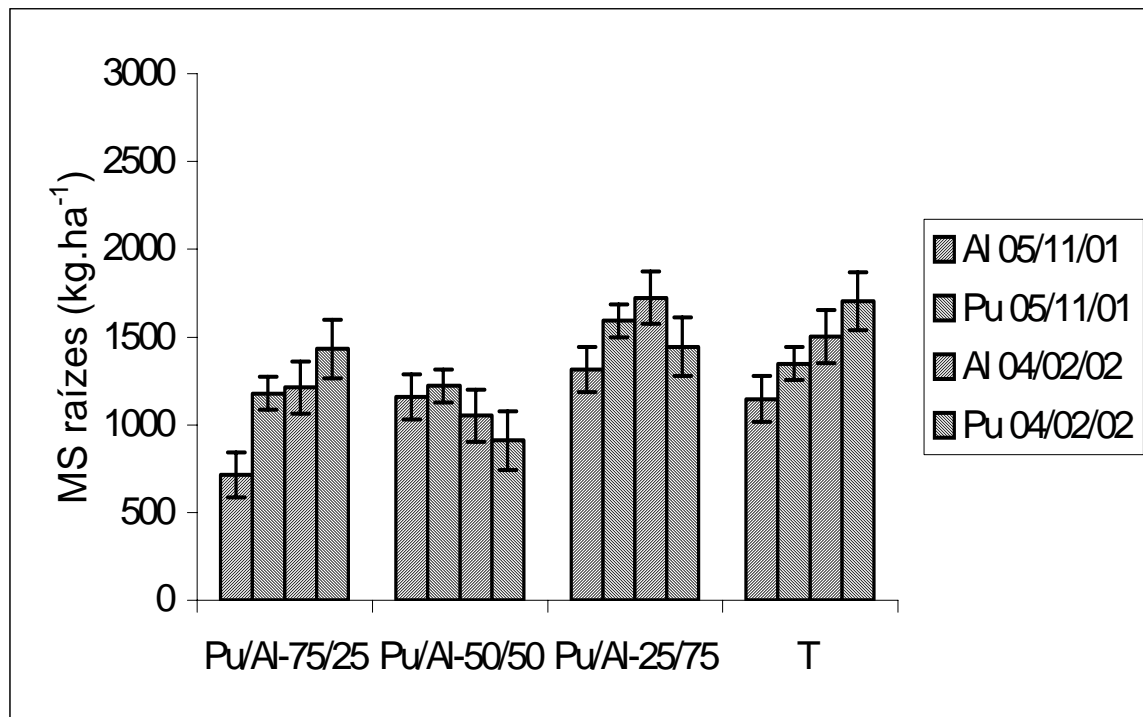


Figura 17. Propodução de biomassa radicular para as espécies estivais e hibernais nas proporções utilizadas no experimento, em duas estações. As barras representam o erro padrão da média.

Configurando-se que as primeiras alocaram fotossintatos preferencialmente para as raízes, quando em competição. Então, se considerarmos que o resultado da primeira coleta é reflexo do crescimento de primavera e a segunda foi no meio do verão, haveria ainda crescimento, mais expressivo de produção de biomassa radicular no resto do período. Esta é uma característica importante que deve conferir habilidade competitiva para as C_3 co-existirem com as C_4 nos campos naturais.

4.2.4 Integrando Parte Aérea e Subterrânea

Quando comparam-se as produções de biomassa aérea e de raízes em 04/02/02, Figura 18, percebe-se que o padrão de alocação dos dois grupos metabólicos é bem diferente. Enquanto as C_4 investiram mais em biomassa aérea visando a captação de luz, as C_3 concentraram assimilados na captação de recursos abaixo do solo, pois estavam sofrendo acirrada competição acima do solo, através das invasões que foram registradas a partir deste corte. Mas a competição com as C_4 explica apenas parte da estratégia das C_3 , pois na saída do inverno (3º corte em 02/08/01) quando ainda não havia invasões, a produção de biomassa aérea não foi muito diferente das obtidas no corte de verão (Figura 16). Então as hibernais investem preponderantemente em biomassa radicular e convivem com as outras espécies nos campos através de uma estratégia de tolerância (sensu Grime 1979). Esta maior alocação para as raízes poderia ser uma provável causa da

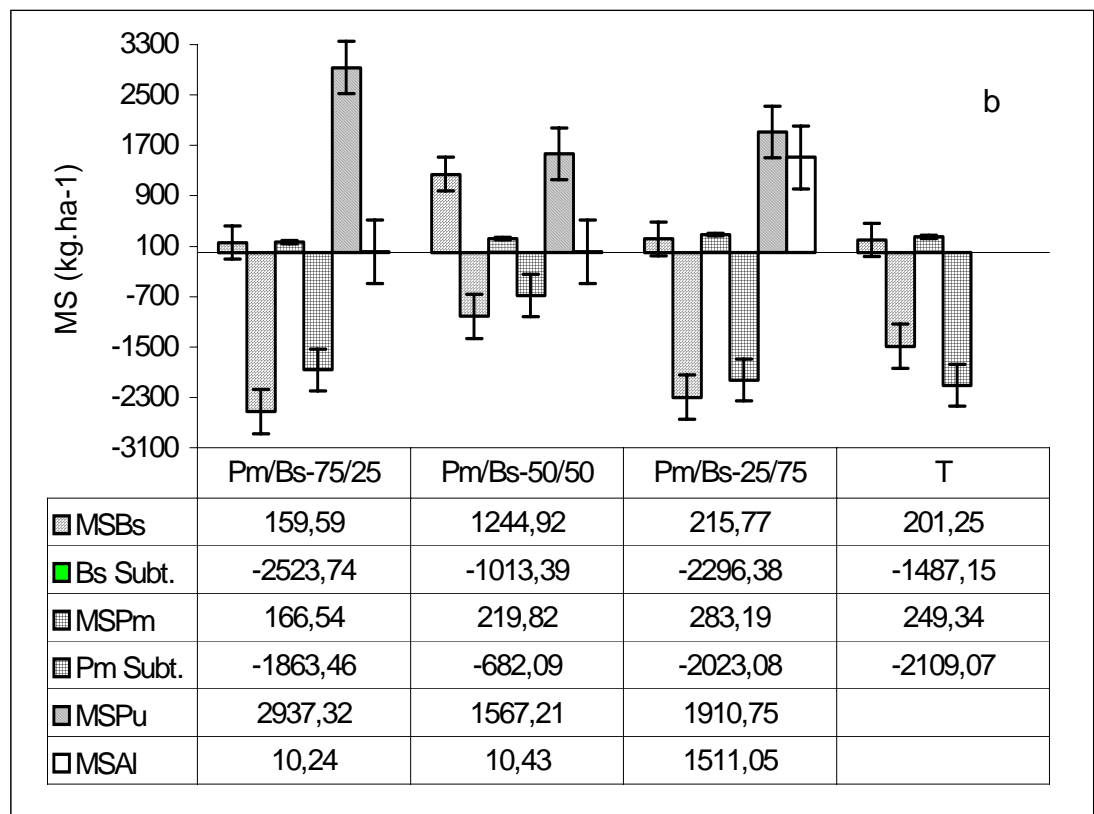
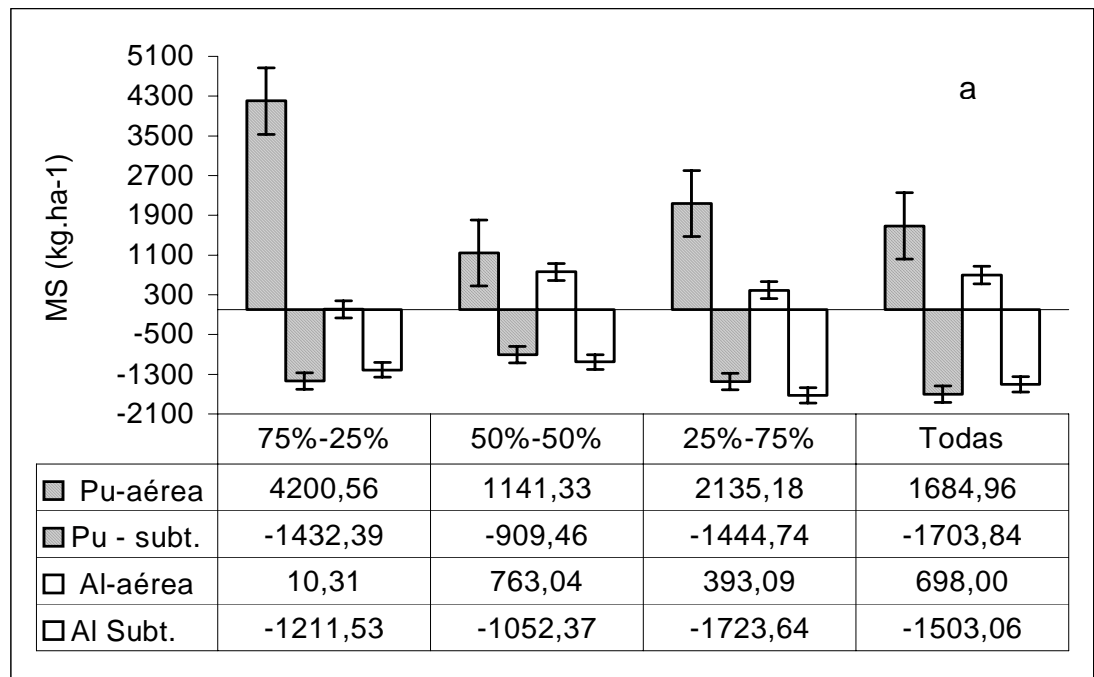


Figura 18. Produção de biomassa aérea e radicular, (a) estivais e (b) hibernais em 04/02/02 (valores médios para cada espécie). As invasões estão representadas em b. As barras representam o erro padrão da média.

pouca produção de MS nas curvas de diluição do experimento I (item 4.1.1) e mostra que deve-se pensar diferente quando trabalha-se com modelagem de espécies nativas. É necessário, mais do que com as cultivadas, estimar os padrões de alocação, como p.e. fizeram Morales et al. (1997).

Era de se esperar que as espécies de gramíneas dominantes em meio pobre em N estivessem competindo basicamente abaixo do solo (Grime 1979, Caldwell 1986, Tilman 1988, Wedin e Tilman 1991, Wedin e Tilman 1993, Wilson e Tilman 1981, Belcher et al. 1995), mas no experimento II, não verificou-se tal fato. Então, a hipótese 3 não se confirmou, mostrando que para Pu e Al o mecanismo competitivo proponderante foi a absorção de luz enquanto as hibernais competiram mais pelos recursos do solo. Associado a isto ocorre que a produção de Pu é muito maior que as demais espécies. Então, que outros fatores poderiam estar envolvidos nas relações competitivas entre as espécies?

4.2.5 A influência da Heterogeneidade do Solo na Competição

É de se pensar que a influência da heterogeneidade (manchas com maior disponibilidade de nutrientes e umidade, provocada pela incorporação de matéria morta durante a lavração e gadagem), foi menor no experimento I do que no experimento II. No primeiro as espécies foram mantidas em monocultivo e já permaneciam na área experimental a mais tempo quando foram avaliadas, o que contribui para uma maior homogeneização,

principalmente pela maior mineralização da matéria orgânica adicionada ao solo.

A heterogeneidade é própria de ambientes naturais (Jackson e Caldwell 1993, Cain et al. 1999). As plantas são hábeis em proliferar raízes para aumentar a cinética de absorção em manchas com alta concentração de nutrientes (Grime 1994 b) e as respostas das espécies em ocupar espaço podem ser muito diferentes (McConnaughay e Bazzaz, 1992). Caldwell (1986) e Grime (1994), citando Donald (1956), lembram que as raízes influenciaram o resultado acima do solo mesmo quando a competição foi preponderantemente por luz. Além disso, o grau de resposta à heterogeneidade em nutrientes é específico para cada espécie (Jackson e Caldwell, 1989).

Mas Jackson et al. (1990) e Fransen et al. (2001) citam que as espécies além da plasticidade morfológica, utilizam-se da plasticidade fisiológica. Então, ocorre p.e. um aumento na capacidade de absorção do nutriente por unidade de comprimento de raiz, em resposta a um enriquecimento localizado do mesmo. Estudos com modelos têm sugerido que respostas fisiológicas podem ser mais importantes para a captura do N nas manchas do que as respostas morfológicas (Fransen et al. 2001). Porém os benefícios da exploração em termos de aquisição de N são limitados se a ocorre depleção na mancha (Fransen et al. 1998), mas verifica-se considerável proliferação de raízes em resposta ao enriquecimento em N, mesmo depois que a maior parte já tenha sido absorvido (van Wuuuren et al. 1996). Como uma solução para o que (Fransen et al. 2001) chamaram de paradoxal resposta morfológica de raízes, foi sugerido, recentemente, que a

proliferação em manchas enriquecidas com N podem conferir uma vantagem distinta durante a competição em manchas localizadas finitas (Hodge et al. 1999). Segundo Fransen et al. (2001) os estudos dos efeitos do comportamento de forrageamento das raízes na habilidade competitiva estão somente começando. Como a plasticidade fisiológica parece ser um componente importante da habilidade competitiva, é de se esperar um aumento significativo de nutrientes em ambiente heterogêneo.

A melhor utilização do N foi correlacionada positivamente a um aumento na diversidade de espécies (Hooper e Vitousek 1997, Tilman et al. 1996) consequência do melhor uso complementar do recurso no espaço (diferentes morfologias das raízes) ou no tempo (diferentes demandas fenológicas nas estações do ano), ou ainda na forma preferencial de uso do N (nitrato ou amônio). Encontrou-se que Bs foi negativamente relacionada à presença de amônio (-0,95), que foi a única forma dominante no solo em decorrência das condições de umidade no momento da coleta (Apêndice 7). Também a espécie Pu revela uma possível correlação positiva com esses componentes, mas a amostra não foi suficiente para identificar ($p = 0,054$ para $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$; $p = 0,062$ para N_{total} e $p = 0,09$ para NH_4). Assim, pode-se dizer que com o aumento desses componentes no solo, a espécie Pu produzirá mais matéria seca. Então, Bs pode preferir consumir N na forma de amônio, e em determinadas condições ser responsável por uma captura mais eficiente de recurso.

Silver et al. (2001) mostraram influência do nível trófico (decompositores) na redução de nitrato para amônia. Comentam que acreditava-se que este fenômeno ocorresse somente em terrenos alagados, mas constataram que ocorre frequentemente em solos de florestas de terras altas. As condições para que ocorra a redução de NO_3 para NH_4 é a disponibilidade de nitrato, a existência de potencial redox e de carbono lábil. O processo é conhecido como redução dissimilatória de nitrato para amônia: o NO_3 é transformado em NO_2 e depois para NH_4 , sendo mediado por microorganismos. Os autores concluíram que o pouco entendimento do fenômeno nos processos biogeoquímicos é decorrente da dificuldade de medição, mas que é uma provável causa do aumento da eficiência de utilização do N em climas tropicais. Por outro lado, Goldberg et al. (2001) enfatizam a importância de mecanismos não tróficos de interação em controlar a estrutura de comunidades vegetais. Segundo os autores os modelos correntes que aplicam-se à estrutura das comunidades vegetais e que são largamente baseados em competição por exploração, são inadequadas para o estudo das comunidades vegetais.

O Experimento II não confirmou que a espécie de menor N^* , *P. montevidense* (Experimento I) seria a mais competitiva, *P. urvillei* (Experimento II) em interação com outras espécies, o que nega as hipóteses 2. Portanto a competição por recursos não explicou totalmente o mecanismo competitivo, negando também a hipótese 3. *P. Urvillei* beneficiou-se do meio heterogêneo e teve habilidade para competir melhor por luz, provocando a denominada competição assimétrica, conseqüentemente produziu mais MS e

suplantou as demais espécies. Também foi eficiente colonizadora, dominando as demais parcelas em qualquer um dos tratamentos. Então nova metodologia, controlando fatores como a heterogeneidade do solo, o tamanho inicial das mudas e outros modelos com maior número de variáveis deveriam ser utilizados para acessar a interação competitiva com maior segurança.

5 Conclusões

A teoria de Tilman de competição de recursos pode explicar somente parte do mecanismo competitivo entre as espécies em estudo.

Piptochaetium montevidense foi a espécie com menor valor de N^* quando todas espécies foram mantidas em monocultivo com populações em equilíbrio.

Paspalum urvillei é a espécie mais produtiva em todas situações devido a sua maior habilidade em competir por luz e colonizar as populações de outras espécies.

A estratégia competitiva das espécies em ambiente heterogêneo, com alocações diferenciadas para a parte subterrânea, associada a plasticidade de raízes, expressa no aumento de biomassa e volume, no maior comprimento e no menor raio de raízes, explicou a co-existência de espécies dos grupos metabólicos C_3 e C_4 .

As espécies C_4 investem mais em biomassa aérea aumentando a captação de luz, enquanto as C_3 investem mais em biomassa radicular captando mais recursos do solo, variando sazonalmente conforme as estações do ano.

6 Referências Bibliográficas

AARSEN, L.W. Competitive ability and species coexistence: a 'plant's-eye' view. **Oikos**, Copenhagen, vol 56, p386-401, 1989.

ACOT, P. **Viajantes Naturalistas**: o Brasil e a constituição da ecologia científica no século XIX. Santa Maria: Ed. UFSM, 1996. p.7-14. (Ciência & Ambiente, 13).

ALMEIDA, M;L.; MUNDSTOCK, C.M. O afilhamento em comunidades de cereais de estação fria é afetado pela qualidade da luz?. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.28, n. 3, p. 511-519, 1998.

ANGHINONI, I.;NOLLA, A. Comprimento do sistema radicular da soja determinado pelos métodos Siarcs e Tennant em diferentes condições da acidez no sistema plantio direto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa.. No prelo.

ARAÚJO, A. A. **Principais Gramíneas do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Sulina, 1971.256 p.

AZZARINI, L.N. et al. **Resposta fotossintética de quatro espécies nativas na região da depressão central do Rio do Sul com relação a adição de diferentes doses de adubação nitrogenada**. Porto Alegre : Faculdade de Agronomia da Universidade Federal Rio Grande do Sul, 2000. 6p. Artigo não publicado.

BALLARÉ, C.L.; SCOPEL, A.L.; SÁNCHEZ, R.A. Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 14, p. 57-65, 1991.

BAZZAZ, F.A. Plant-plant interactions in successional environments. In : GRACE, J.B. ; TILMAN, D. (eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 240-263.

BAYER, C.; MIELNICZUK, J. et al. Organic matter storage in a sandy clay loam acrisol affected by tillage and cropping systems in southern Brazil. **Soil Tillage Research**, Amsterdam, v. 54, p. 101-109, 2000.

BELCHER, J.W.; KEDDY, P.A; TWOLAN-STRUT, L. Root and shoot competition along a soil depth gradient. **Journal of Ecology**, Oxford, UK, v. 83, p. 673-682, 1995.

BERGAMASCHI, H.; GUADAGNIN, M. R. **Agroclima da Estação Agronômica**. Porto Alegre: Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da UFRGS, 1990. 91p.

BOLDRINI, I. I. **Dinâmica da vegetação de uma pastagem natural sob diferentes níveis de oferta de forragem e tipos de solo, Depressão Central , RS**. 1993. Tese (Doutorado - Plantas Forrageiras) - Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1993.

BOLDRINI, I. I. **Campos do Rio Grande do sul: caracterização fisionômica e problemática ocupacional**. Porto Alegre: Ed. UFRGS, 1997. 39p. (Instituto de Biociências, 56).

BOHM, W. **Methods of Studying Root Systems**. Berlin: Springer Verlag, 1978. 188 p. (**Ecological studies**, 33)

BRAGA, M. P. **Viajantes Naturalistas: Langsdorff, o cientista viajante**. Santa Maria: Ed. UFSM, p. 35-54. 1996. (Ciência & Ambiente, 13).

BROWN, R.H. A difference in N use efficiency in C3 e C4 plants and its implications in adaptation and evolution. **Crop Science**, Madison, v. 18, n. 1, p. 93-98, 1978.

BULLOCK, J.M. Plant competition and population dynamics. In : HODGSON,J.; ILLIUS, A.W. (Eds). **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CABI, 1996. p. 69-100.

CALDWELL, M.M. Root system competition in natural communities. In: GREGORY, P.J (Ed.). **Root development and function: effects of physical environment**. Cambridge: Univ. Press, 1986.

CALDWELL, M.M.; **Competing root systems: morphology and models of absorption**. Berlin: Springer-Verlag, 1987. p. 164-178. (Ecological Studies, 6).

CALDWELL, M.M.; RICHARDS, J.H. Competing root systems: morphology and models of absorption. In: GVINISH, J.J. (ed). **On the economy of plant form and function**. Cambridge: Univ. Press, 1986. p. 251-273.

CALOIN, M; YU, O. Analysis of the time course of change in nitrogen content in *Dactylis glomerata* L. Using a model of plant growth. **Annals of Botany**, Oxford, UK, v. 54, p. 69-76, 1984.

CAMARGO, M.N.; KLAMT, E.; KAUFFMAN, J.H. Sistema brasileiro de classificação de solos. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 12, p. 11-33, 1987.

CASPER, B.; JACKSON, R.B. Plant competition underground. **Annual Review of Ecology Systematics** Palo Alto, CA, v. 28, p. 545-570, 1997.

CHARLES-EDWARDS, D.A. et al. **Modeling plant growth and development**. North Ryde: Academic Press, 1986.

COMISSÃO DE FERTILIDADE DO SOLO RS/SC. **Recomendações de adubação e de calagem para os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. 3 ed. Passo Fundo: SBCS - Núcleo Regional Sul, 1995. 223 p.

CONNEL, J.H. Apparent versus "real" competition in plants. In: GRACE, J.B.; TILMAN, D. (eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 9-26.

DAVIES, A. Tissue turnover in the sward. In: DAVIES, A.; BAKER, R.D.; GRANT, S.; LAIDLAW, A. S. (Eds). **Sward measurement handbook**. 2 ed. [Reading] : British Grassland Society : University of Reading, 1993. p 183-218.

DERNER, J.D; BRISKE, D.D.; BOUTON, T.W. Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath C₄, perennial grasses along an environmental gradient? **Plant and Soil**, Dordrecht, NE, v. 191, p. 147-156, 1997.

EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília, 1999. 412p.

ESCOSTEGUY, C.M.D. **Avaliação agrônômica de uma pastagem natural sob níveis de pressão de pastejo**. 1990. Dissertação (Mestrado - Plantas Forrageiras) - Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1990.

EVANS, J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plant. **Oecologia**, Berlin, v. 78, p. 9-19, 1989.

FORSETH, I. M. Function of leaf movements. In: SATTER, R. L.; GORTON, H. L. ; VOGELMANN, T. C. (Eds) **The pulvinus motor organ for leaf movement.**, Rockville, MD.: The American Society of Plant Physiologists, 1990. p. 238-261.

FIELD, C.; MOONEY, H.A. The photosynthesis nitrogen relationship in wild plants. In: GIVINISH, T.J. (Ed). **On the economy of plant form and function**. Cambridge: University Press, 1986. p. 25-55.

FIRBANK, L.G.; WATKINSON, A.R. On the effects of competition: from monoculture to mixtures. In: GRACE, J.B. ; TILMAN, D. (Eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 165-192.

FORTES, A.B. **Compêndio de história do Rio grande do Sul**. Porto Alegre: Sulina, 1981. 174p.

FRANSEN, B.; KROON, H.; BERENDSE, F. Soil heterogeneity alters competition between two perennial grass species. **Ecology**, Washington, v.82, p. 2534-2546, 2001.

GANGULI, A.C.; VERMEIRE, L.T.; MITCHELL, R.B et al. Comparasion of four nondestructive techniques for estimating standing crop in shortgrass plains. **Agronomy Journal**, Madison, n. 92, p 1211-1215, 2000.

GASTAL Jr., C.V.S. **Viajantes Naturalistas**: Auguste de Saint-Hilaire. Santa Maria: Ed. UFSM , 1996. p. 27-34.(Ciência & Ambiente, 13).

GLENN-LEWIN, D.C; PEET, R.K.; VEBLEN; T.T. Prologue. In : GLENN-LEWIN, D.C; PEET, R.K.; VEBLEN; T.T. (Eds). **Plant succession: theory and prediction**. London: Chapman & Hall, 1992. p. 1-10.

GOLDBERG, D.E. Components of resource competition in plant communities. In: GRACE, J.B.; TILMAN, D. (Eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 27-50.

GOLDBERG, D; TURKINGTON, R. et al. Density dependence in an annual plant community: variation among life story stages. **Ecological Monographs**, Washington, v. 71, n. 3, p. 423-446, 2001.

GORDON, W; JACKSON, R.B. Nutrient concentration in fine roots. **Ecology**, Washington, v. 81, n.1, p. 275-280, 2000.

GRACE, J.B. On the relationship between plant traits and competitive ability. In: GRACE, J.B.; TILMAN, D. (Eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 51-66.

GRENWOOD, D.J. et al. Decline in percentage n of C3 and C4 crops with increasing plant mass. **Annals of Botany**, Oxford, UK, v. 67, p 425-436, 1990.

GRENWOOD, D.J. et al. Crop rate and %n of field grown crops: theory and experiments. **Annals of Botany**, Oxford, UK, v. 67, p 181-190, 1991.

GRIME, J. P. **Plant strategies & vegetation processes**. Chichester : J. Willey and Sons, 1983. 222 p.

GRIME, J. P. The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. In: CALDWELL, M.M; PEARCY, R. W. (Eds.) **Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above-and belowground**. San Diego: Academic Press, 1994b. p. 1-19.

GRIME, J.P.: WILLIS, R. et al. Climate-vegetation relationships in the Bibury Road Verge Experiments. In : LEIGH, R.A.; JHONSTON, A.E. (Eds). **Long-term experiments in agricultural and ecological sciences**. Wallingford: CABI, 1994a. p. 271-285.

GRINDLAY, D.J.C.; SILVESTER-BRADLEY, R.; SCOTT, R.K. The relationship between canopy green area and nitrogen in the shoot. In: LEMAIRE, G. ; BURNS, I.G. (Eds). **Diagnostic procedures for crop N management**. Poitiers: INRA, 1995. p. 53-60.

GUIFORD, R.M.; EVANS, L.T. Photosynthesis , carbon partitioning and yield. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, CA, v. 32, p. 485-509, 1981.

HAMILTON, N. R.S. Principles of plant competition and vegetation dynamics. In: OCCASIONAL SYMPOSIUM OF BRITISH GRASSLAND SOCIETY,30. Craibstone, 1996. [S.l. : s.n.], [1996]. p. 144-152. CD-Rom

HARMONEY, K. et al. Determination of pasture biomass using four indirect methods. **Agronomy Journal**, Madison, v. 89, p. 665-672, 1997.

HARPER, J. L. **Population biology of plants**. London: Academic Press, 1977. 892 p.

HOOPER, D.U.; VITOUSEK, P.M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. **Science**, [London], v. 277, p. 1302-1305, 1997.

HULME, P.E. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. **Journal of Ecology**, Oxford, UK, n. 84, p. 609-615.

HUSTON, M.; SMITH, T. Plant Succession: life history and competition. **The American Naturalist**, Chicago, v. 130, n. 2, p. 168-198, 1987.

HO, L. C. **Plant growth analysis**. London: Edward Arnold, 1978. 68 p. (Studies in Biology , 96).

JARVIS, S.C. Soil-plant-animal interactions and impact on nitrogen and phosphorus cycling and re-cycling in grazed pastures. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL "GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY", Curitiba, 1999. **Proceedings...** Curitiba: Ed. UFPR, 1999. p. 215-234.

KAITHY, M.; LEMAIRE, G. Dynamics of shoot and root growth of lucerne after seeding and after cutting. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 1, n.4, p. 241-247.

KEDDY, P.A. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. In: GRACE, J.B.; TILMAN, D. (Eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 226-290.

KIM, T.H.; OURRY, A.; BOUCAUD, J.; LEMAIRE, G. Partitioning of nitrogen derived from N₂ fixation and reserves in nodulated *Medicago sativa* L. during regrowth. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 44, p. 555-562, 1993.

KNOPS, J.M.H.; TILMAN, D. Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment. **Ecology**, Washington, v. 81, n. 1, p. 88 - 98, 2000.

LOUDA, S.M.; KEELER, K.H.; HOLT, R.D. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. In: GRACE, J.B.; TILMAN, D. (Eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 414-444.

LAZENBY, A. 1981. Nitrogen relationships in grassland ecosystems. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 14., Kentucky, 1981. **Proceedings...** [S.l. : s.n.], [1981]. p.56-63

LEMAIRE, G. Physiologie des graminées fourragères : croissance. **Techniques Agricoles**, [s.l.], v. 2201, p. 1-18, 1991.

LEMAIRE, G.; SALETTE, J. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I. Etude de l'effet du milieu. **Agronomie**, Paris, v. 4, n. 4, p. 423-430, 1984.

LEMAIRE, G.; GASTAL, F. et al. Dynamics of N uptake and N distribution in plant canopies: Use of crop N status index in crop modeling. In: LEMAIRE, G.; BURNS, I.G. (Eds). **Diagnostic procedures for crop N management**. Poitiers : INRA, 1995. p. 15-30.

LEMAIRE, G.; GASTAL, F. et al. Le prélèvement d'azote par les peuplements végétaux et la production des cultures. In: LEMAIRE, G. ; NICOLARDOT, B. (Eds). **Maîtrise de l'azote dans les agrosystèmes**. Reims : INRA, 1996. p. 121-140.

LINDMAN, C. A. M.; FERRI, M. G. **A Vegetação no Rio Grande do Sul**. São Paulo: Ed. Universidade de São Paulo, 1974.

LONG, S.P.; HÄLLGREN, E. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In : HALL, D. O.; SCURLOCK, J. M. O.; BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; LEEGOOD, R.C.; LONG, S.P. (Eds.). **Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual**. London: Chapman & Hall, 1993. p.130-206.

LAWLOR D. L. **Photosynthesis: Molecular, physiological and environmental process**. 2 ed. London: Longman Group UK , 1993. 317 p.

LOURTEIG, A. **Viajantes Naturalistas: Aimé Bonpland, sus manuscritos y su personalidad**. Santa Maria: Ed. UFSM , 1996. p. 15-26. (Ciência & Ambiente, 13).

MACKIE-DAWSON, L.A. Nitrogen uptake and root morphological responses of defoliated *Lolium perenne* (L.) to a heterogeneous nitrogen supply. **Plant and Soil**, Dordrecht, NE, v. 209, p. 11-118, 1999.

McCONNAUGHAY, K.D.M.; BAZZAZ, F.A. The occupation and fragmentation of space: consequences of neighbouring roots. **Functional Ecology**, Oxford, UK, v. 6, p. 704-701, 1992.

MATTHEW, C. et al. Relationship between root production and tiller appearance rates in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). In: ATKINSON, D. (Ed). **Plant Root Growth: an Ecological Perspective**. Oxford: Blacwell Scientific, 1991. p. 281-290. (Special publication, 10).

MILLER-GOODMAN, M.S.; MOSER, L.E.; WALLER, J.E. et al. Canpy analysis as a technique to characterize defoliation intensity on sandhills range. **Journal of Range Management**, Lakewood, CO, v. 52, n. 4, p. 357-362, 1999.

MELLO, D. et al. **Levantamento em série dos solos do centro agrônômico**. Porto Alegre: Faculdade de Agronomia e Veterinária da UFRGS, 1996. p. 7-155. (Relatório Técnico-Científico, 8).

MORALES, A. et al. Efeito da limitação hídrica sobre a morfogênese e repartição da biomassa de *Lotus corniculatus* L. cv São Gabriel. In: REUNIÃO ANUAL DA SBZ, 34, 1997. Juiz de Fora. Anais... Juiz de Fora: Soc. Bras. de Zootecnia, v.2, 1997. p. 124-126.

MORENO, J.A. **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Secretaria de Agricultura. Secção de Geografia. Diretoria de Terras e Colonização, 1961.

MOTA, F. S. **Meteorologia agrícola**. São Paulo: Nobel, 1976.

NABINGER, C.; MARASCHIN, G.E.; MORAES, A. Pasture related problem in beef cattle production in southern Brazil. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL "GRASSLAND ECOPHYSIOLOGY AND GRAZING ECOLOGY", Curitiba, 1999. **Proceedings...** Curitiba: Ed. UFPR, 1999. p. 23-48.

NOBEL, P. S. **Physiochemical and Environmental Plant Physiology**. San Diego: Academic Press, 1991

OKSANEN, L. Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. In: GRACE, J.B.; TILMAN, D. (Eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 445-474.

OMETTO, J. C. **Bioclimatologia Vegetal**. São Paulo: Ceres, 1981. 440p.

OURRY, A.; BOUCAUD, J., SALETTE, J. Partitioning and remobilization of nitrogen during regrowth in nitrogen-deficiente ryegrass. **Crop Science**, n. 30, p 1251-1254, 1990.

PILLAR, V.P; BOLDRINI, I.I. **Viajantes Naturalistas**: Lindman e a ecologia da vegetação campestre do Rio grande do Sul. Santa Maria: Ed. UFSM, 1996. p. 73-86. (Ciência & Ambiente, 13).

RAMBO, B.S.J . **A fisionomia do rio Grande do Sul**: ensaio de monografia natural. Porto Alegre : Selbach, 1956.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D.S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Ecology**, Washington, v. 94, p. 13730-13734, 1997.

REJMÁNEK, M; RICHARDSON, D. What attributes make some plant species more invasive? **Ecology**, Washington, v.77, n.6, p. 1655-1660, 1996.

ROCHA, G.L. **Clima e áreas de pastejo**: Ecossistemas de pastagens: aspectos dinâmicos. Piracicaba: FEALQ, 1991. p. 1-42.

ROSA, L.M.G.; CARVALHO, P.C.F. Competição em comunidades vegetais - modelos e teorias. In: REUNIÃO DO GRUPO TÉCNICO EM FORRAGEIRAS DO CONE SUL, 18, 2000, Guarapuava. **Dinâmica da vegetação em ecossistemas pastoris**. Guarapuava: CPAF/FAPA, 2000. p 23-30.

SAGE, R.F; PEARCY, R.W. The nitrogen use efficiency of C3 and C4 plants I: Leaf nitrogen, growth, and biomass partitioning in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). **Plant Physiology**, Rockville, v. 84, p.959-963, 1987.

SAGE, R.F. Why C4 photosynthesis? In : SAGE, R.F.;MONSON, R.K. **C4 plant biology**. San Diego: Academic Press, 1999.

SHAINSKY, L.J.; NEWTON, M.; RADOSEVICH, S.R. Effects of intra- and inter-specific competition on root and shoot biomass of young Douglas-fir and red alder. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 22, p. 100-110, 1992.

SILVER, W. L.; HERMAN, D.J.; FIRESTONE, M. K. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium in upland tropical forest soils. **Ecology**, Washington, v. 82, n. 9, p. 2410-2416, 2001.

SINCLAIR, T.R.; HORIE, T. Leaf nitrogen, photosynthesis , and crop radiation use efficiency: a review. **Crop Science**, Madison, v. 29, p. 90-98, 1989.

SINOQUET, H.; MOULIA, B. et al. Modeling the radiative balance of the components of a web mixed canopy: application to a white clover - tall fescue mixture. **Acta Oecologica**, Amsterdam, v. 40, p. 469-486, 1990.

STRECK, E. V. et al. **Solos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Ed. UFRGS : EMATER-RS, 2002. 126 p.

TENNANT, D. A test of a modified line intersect method of estimating root length. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, UK, v. 63, p. 995-1001, 1975.

THORNE, J.H. phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, CA, v. 36, p. 317-343, 1985.

TILMAN, D. Plant dominance along an experimental nutrient gradient. **Ecology**, Washington, v. 65, n. 5, p. 1445-1453, 1984.

TILMAN, D. The resource-ratio hypothesis of plant succession. **The American Naturalist**, Chicago, v. 125, p. 857-852, 1985.

TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plants communities**. Princeton: Princeton University, 1988. 360 p.

TILMAN, D. Plant Competition. In: GRACE, J.B.; TILMAN, D. (Eds). **Perspectives on plant competition**. San Diego: Academic Press, 1990. p. 101-112.

TILMAN, D. et al. The Park Grass Experiment : insights from the most long-term ecological study. In: LEIGH, R.A.; JHONSTON, A. E. (Eds). **Long-term experiments in agricultural and ecological sciences**. Wallingford: CABI, 1994. p. 287-303.

TILMAN, D.; WEDIN D. Dynamics of nutrient competition between successional grasses. **Ecology**, Washington, v. 72, p. 1038-1049, 1991.

TILMAN, D.; WEDIN D. **Components of nitrogen use efficiency in perennial grasses**. Minneapolis : University of Minnesota, 1991. 46 p. Não publicado.

TILMAN, D.; WEDIN D; KNOPPS, J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. **Nature**, London, v. 379, p. 718-720, 1996.

TURNER, C.L.; KNAPP, K. Responses of a C4 grass and three C3 forbs to variation in nitrogen and light in tallgrass prairie. **Ecology**, Washington, v. 77, n. 6, p. 1738-1749, 1996.

VARLET-GRANCHER, C.; GOSSE, G. et al. Mise au point: rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert vegetal. **Agronomie**, Paris, v. 9, p. 599-607, [1989].

VOLESKY, J.D.; SCHACHT, W.H.; REECE, P.E. Leaf area, visual obstruction, and standing crop relationships on Sandhills rangeland. **Journal of Range Management**, Lakewood, CO, v. 52, n. 5, p. 494-499, 1999.

WATKINSON, A.R. Yield-density relationships: the influence of resource availability on growth and self-thinning in populations of *Vulpia fasciculata*. **Annals of Botany**, Oxford, UK, v. 53, p. 469-482, 1984

WAECHTER, J.L. **Viajantes naturalistas**: impressões de Avé-Lllemant sobre a província do Rio Grande do Sul .Santa Maria: Ed. UFSM, 1996. p. 73-86. (Ciência & Ambiente, 13).

WEDIN, D.; TILMAN, D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. **Ecological Monographs**, v. 2, n. 63, p. 199 - 229, 1993.

WEDIN, D.; TILMAN, D. Components of nitrogen use efficiency in perennial grasses. In: **ECOLOGY, Evolution, and Behavior**. Minneapolis : University of Minnesota, 1991. 46 p.

WILSON, S.D. Shoot competition and root competition. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, UK, n. 25, p. 279-296, 1988.

WILSON, J.R.; BROWN, R.H. Nitrogen response of *Panicum* species differing in CO2 fixation pathways I: growth analysis and carbohydrate accumulation. **Crop Science**, Madison, v. 23, n.6, p. 1148-1153, 1983.

7 APÊNDICES

APÊNDICE 1. Análise do solo da área experimental em 11/11/98, quando da implantação do Experimento I.

Repet.	Argila %	pH	Índice SMP	P Mg L ⁻¹	K Mg L ⁻¹	M.O. %	Al _{troc.} cmol _c L ⁻¹	Ca _{troc.} cmol _c L ⁻¹	Mg _{troc.} cmol _c L ⁻¹
1	17	5,5	6,4	5,6	134	1,4	0,0	1,9	0,8
2	16	5,6	6,4	10	100	1,2	0,0	1,9	0,7

Repet.	Al+H Cmol _c L ⁻¹	CTC cmol _c L ⁻¹	% SAT da CTC		Relações		
			BASES	Al	Ca/Mg	Ca/K	Mg/K
1	2,5	5,5	55	0,0	2,4	6	2,3
2	2,5	5,3	53	0,0	2,7	7	2,7

Repet.	N Total %
1	0,06
2	0,05

Análise do solo da área experimental em 29/08/99, para adubação do Experimento I, visando a curva de diluição.

Repet.	Argila %	PH	Índice SMP	P Mg L ⁻¹	K Mg L ⁻¹	M.O. %	Al _{troc.} cmol _c L ⁻¹	Ca _{troc.} cmol _c L ⁻¹	Mg _{troc.} cmol _c L ⁻¹
1	20	5,2	6,3	10	150	1,8	0,1	2,2	1,0
2	17	5,2	6,3	19	171	1,5	0,2	1,8	0,9

Repet.	Al+H Cmol _c L ⁻¹	CTC cmol _c L ⁻¹	% SAT da CTC		Relações		
			BASES	Al	Ca/Mg	Ca/K	Mg/K
1	1,3	4,9	72,2	2,0	2,32	5,72	2,47
2	1,3	4,4	69,3	4,5	2,12	4,11	1,94

Repet.	S Mg L ⁻¹	Zn Mg L ⁻¹	Cu Mg L ⁻¹	B Mg L ⁻¹	Mn Mg L ⁻¹
1	6,9	0,7	1,0	0,5	33
2	7,5	1,4	1,0	0,3	26

APÊNDICE 2. Análise do solo da área experimental em 21/03/00, quando da implantação do Experimento II.

Repet.	Argila %	pH	Índice SMP	P Mg L ⁻¹	K Mg L ⁻¹	M.O. %	Al _{troc.} cmol _c L ⁻¹	Ca _{troc.} cmol _c L ⁻¹	Mg _{troc.} cmol _c L ⁻¹
1	14	5,4	6,0	3,4	134	1,6	0,2	1,4	0,7
2	14	5,1	6,0	3,8	115	1,1	0,0	1,4	0,7

Repet.	Al+H	CTC cmol _c L ⁻¹	% SAT da CTC		Relações		
	Cmol _c L ⁻¹		BASES	Al	Ca/Mg	Ca/K	Mg/K
1	3,6	6,0	41	3,3	2,00	4,1	2,0
2	3,6	6,0	40	3,4	2,00	4,7	2,4

APÊNDICE 3. Análise estatística do N% no Tecido – Experimento I

Verificação da adequabilidade do modelo de análise de variância.

Teste de Homogeneidade de Levene para log de Variância de N no tecido Análise de Variância dos Desvios Quadrados para Grupos de Médias					
Fonte	GL	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Pr > F
<i>Trat</i>	19	0.0638	0.00336	1.56	0.0977
<i>Erro</i>	59	0.1267	0.00215		

Teste de Brown e Forsythe para Homogeneidade de log de Variância de N no tecido Análise de Variância de Desvios Absolutos para Grupos de Medianas					
Fonte	GL	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Pr > F
<i>Trat</i>	19	0.3482	0.0183	1.15	0.3306
<i>Erro</i>	59	0.9409	0.0159		

Estando as suposições satisfeitas, prosseguiu-se a análise de variância para a variável N-tecido através do GLM do SAS.

Os resultados a seguir são da análise de variância.

Variável Dependente: N-tecido N tecido

Fonte	GL	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Pr > F
<i>Modelo</i>	22	14.58161754	0.66280080	15.72	<.0001
<i>Erro</i>	56	2.36088098	0.04215859		
<i>Total Corrigido</i>	78	16.94249852			

R ²	Coef. Var	Raiz Quadrada Média do Erro	Média de N no tecido
0.860653	8.193673	0.205326	2.505904

Fonte	GL	EP Tipo III	Quadrado Médio	F	Pr > F
Bloco	3	0.22923358	0.07641119	1.81	0.1554
Espécie	3	9.28836434	3.09612145	73.44	<.0001
Dose	4	3.55227600	0.88806900	21.06	<.0001
Espécie*dose	12	1.49002308	0.12416859	2.95	0.0031

Médias seguidas de mesma letra não se diferenciam a 5% pelo teste de Tukey.

Al

Dose	Média	Letra
400	2,35	A
300	2,3	A
200	2,2	A
100	2,03	A
0	1,8	A

Bs

Dose	Média	Letra
100	3,26	A
200	2,99	A
400	2,77	a b
300	2,76	a b
0	2,34	B

Pm

Dose	Média	Letra
400	3,1	A
100	3,03	A
300	3,02	a
200	2,92	a
0	2,35	B

Pu

Dose	Média	Letra
300	2,47	A
400	2,36	a b
200	2,19	a b
100	2,05	a b
0	1,86	B

Avaliando o comportamento das espécies para cada uma das doses temos:

Dose 0		
Espécie	Média	Letra
Pm	2,35	a
Bs	2,34	a
Pu	1,85	a
Al	1,83	a

Obs.: há diferenças significativas a 10%, entre as espécies, Al e Bs e Al e Pm quanto ao N-tecido médio quando a dose aplicada é igual a 0.

Dose 100		
Espécie	Média	Letra
Bs	3,26	a
Pm	3,03	a
Pu	2,04	b
Al	2,03	b

Dose 200		
Espécie	Média	Letra
Bs	2,99	a
Pm	2,92	a
Pu	2,2	b
Al	2,19	b

Dose 300		
Espécie	Média	Letra
Pm	3,02	a
Bs	2,76	a b
Pu	2,47	a b
Al	2,33	b

Dose 400		
Espécie	Média	Letra
Pm	3,1	a
Bs	2,77	a b
Pu	2,36	b
Al	2,35	b

SAS Procerdimento GLM
Raiz Quadrada de Médias
Ajuste para Comparações Múltiplas: Tukey-Kramer

Espécie	Dose	N-tecido RQMédia	Número RQMédia
Al	0	1.82600000	1
Al	100	2.03280000	2
Al	200	2.21560000	3
Al	300	2.33280000	4
Al	400	2.34560000	5
Bs	0	2.34453333	6
Bs	100	3.26240000	7
Bs	200	2.98720000	8
Bs	300	2.76213333	9
Bs	400	2.77173333	10
Pm	0	2.34560000	11
Pm	100	3.03840000	12
Pm	200	2.92200000	13
Pm	300	3.02080000	14
Pm	400	3.10000000	15
Pu	0	1.85400000	16
Pu	100	2.04720000	17
Pu	200	2.19680000	18
Pu	300	2.47240000	19
Pu	400	2.36040000	20

Analisando quantitativamente as doses de N aplicadas temos indicativos de que o comportamento do nitrogênio na Planta fosse um comportamento cúbico. A equação que descreveria o comportamento das variáveis conteria os seguintes termos:

$$N \text{ na Planta} = \text{espécie} + \text{dose} + \text{dose}^2 + \text{dose}^3 * \text{espécie}$$

APÊNDICE 4. Análise estatística do N% no Solo – Experimento I

Verificação da adequabilidade do modelo de análise de variância.

Teste de Homogeneidade de Levene para log de Variância de N no_solo Análise de Variância dos Desvios Quadrados para Grupos de Médias					
Fonte	GL	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Pr > F
Trat	19	2.4250	0.1276	1.75	0.0530
Erro	60	4.3875	0.0731		

Teste de Brown e Forsythe para Homogeneidade de log de Variância de N no solo Análise de Variância de Desvios Absolutos para Grupos de Médianas					
Fonte	GL	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Pr > F
Trat	19	2.0416	0.1075	1.18	0.3039
Erro	60	5.4614	0.0910		

Foi necessário fazer uma transformação nos dados, a utilizada foi a transformação logaritmo, para satisfação da suposição de homogeneidade de variâncias. Dois testes indicaram a satisfação dessa hipótese a um nível de 5%.

As análises foram feitas considerando o log do N no solo.

Considerando os níveis de N como fatores qualitativos, foi realizado uma ANOVA no GLM do SAS.

Variable Dependente: log de N_no solo

Fonte	GL	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Pr > F
Modelo	19	43.90659998	2.31087368	10.76	<.0001
Erro	60	12.89182384	0.21486373		
Total Corrigido	79	56.79842382			

R ²	Coef. Var	Raiz Quadrada Média do Erro	Média log de N no solo
0.773025	-8.906903	0.463534	-5.204210

Fonte	GL	EP Tipo III	Quadrado Médio	F	Pr > F
Espécie	3	0.97103461	0.32367820	1.51	0.2220
Dose	4	39.83660612	9.95915153	46.35	<.0001
Espécie*dose	12	3.09895925	0.25824660	1.20	0.3030

Classificação Estudentizada de Tukey (HSD) Teste para log de N no solo

Alfa	0.05
GL do Erro	60
Quadrado Médio do Erro	0.214864
Valor Crítico da Classificação Estudentizada	3.97742
Diferença Mínima Significativa	0.4609

Média	N	Dose	Grupos
-4.2934	16	400	A
-4.6930	16	300	AB
-5.1516	16	200	BC
-5.5486	16	100	C
-6.3345	16	0	D

*Médias seguidas de mesma letra não se diferenciam a 5% pelo teste de Tukey.

APÊNDICE 5. Análise estatística entre dose de N e espécie – Experimento I

Causas de Variação	GL	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	p>F
Proporção de Nitrogênio	1	50963702,2	50963702,2	1,72	0,2021
Espécie	2	244524021,8	122262010,9	4,14	0,0292
Dose de Nitrogênio	4	79837301,3	19959325,3	0,68	0,6160
Proporção de N * espécie	2	53839789,2	26919894,6	0,91	0,4163
Proporção de N * Dose de N	4	114549768,5	28637442,1	0,97	0,4436
Dose de Nitrogênio * Espécie	8	333147543,7	41643443,0	1,41	0,2453
Erro Experimental	23	679962790,0	29563600		
Total	44	6455471605,0			

Tabela 5: Comparações Múltiplas pelo Teste de Tukey

Nitrogênio	Espécie	Média
400	Pu	37475,31 a
100	Pu	35710,25 a
200	Pu	31677,57 ab
300	Pu	28852,46 abc
0	Pu	19978,77 abcd
100	Al	14056,65 bcd
0	Al	12740,20 cd
200	Al	11836,06 cd
300	Al	11018,65 cd
400	Al	10851,05 cd
300	Pm	6660,75 d
100	Pm	5820,81 d
400	Pm	5041,67 d
200	Pm	4209,69 d
0	Pm	910,41 d

APÊNDICE 6. Análise estatística para densidade inicial e o 5º corte – Experimento II.

Análise Fatorial para a massa seca em relação a densidade e a proporção de espécie por parcela

Causas de Variação	gl	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	p
Densidade	1	4,80	4,80	2,54	0,1176
Proporção de Espécies	6	55,72	9,29	4,90	0,0005
Densidade * Proporção de espécies	6	55,82	9,31	4,91	0,0005
Erro Experimental	50	94,70	1,89		
Total	63	218,69			

Proporção de Espécie	Intercepto	$\beta_{\text{densidade}}$	p
25%-75% Pm/Bs	5,29	0,009	0,5152
25%-75% Pu/Al	12,01	-0,073	0,0013*
25% Todas	5,88	0,033	0,7735
50%-50% Pm/Bs	9,03	-0,052	0,2883
50%-50% Pu/Al	-2,99	0,226	0,0230
75%-25% Pm/Bs	4,52	0,020	0,1584
75%-25% Pu/Al	3,59	0,082	0,0005*

APÊNDICE 7. Análise estatística para NO₃, NH₄ e N_t no solo – Experimento IITabela 1: Correlação de Pearson entre a matéria seca das espécies com a quantidade de N-NH₄ no solo

Tratamento	Matéria seca Pu	Matéria seca Al	Matéria seca Bs	Matéria seca Pm
Pu/Al 75% - 25%	0,713	-0,624		
Pu/Al 50% - 50%	0,080	0,621	0,774	
Pu/Al 25% - 75%	-0,578	0,068	-0,397	-0,072
Todas	-0,468	0,105	-0,954*	0,133
Pm/Bs 75% - 25%	-0,164	-0,144	0,790	-0,699
Pm/Bs 50% - 50%	0,585	0,812	0,254	-0,335
Pm/Bs 25% - 75%	-0,261	-0,298	0,710	-0,653

* correlação é significativa a 5% de significância

Tabela 2: Correlação entre a matéria seca das espécies com a quantidade de NH₄, NO₃ + NO₂, N_{total} no solo

Espécie	NH ₄	NO ₃ + NO ₂	N _{total}
Al	0,265	0,387	0,340
Bs	0,271	0,251	0,282
Pm	0,018	0,099	0,046
Pu	0,437	0,389	0,425

APÊNDICE 8. Análise estatística da produção de biomassa aérea – Experimento II

A metodologia da análise de medidas repetidas exige o teste de esfericidade. Como foi rejeitado o teste de esfericidade, adotou-se uma forma multivariada de conduta ($p < 0,001$).

Tabela 1: Análises multivariadas de medidas repetidas

Causas de Variação	Estatística	Valor	F	Num DF	Den DF	P
Efeito do Tempo	Wilks' Lambda	0,767	3,82	4	50	0,009
	Pillai's Trace	0,234	3,82	4	50	0,009
	Hotelling-Lawley Trace	0,305	3,82	4	50	0,009
	Roy's Greatest Root	0,306	3,82	4	50	0,009
Efeito Tempo*trat	Wilks' Lambda	0,449	1,89	24	175,64	0,011
	Pillai's Trace	0,643	1,69	24	212	0,027
	Hotelling-Lawley Trace	1,033	2,10	24	109,78	0,005
	Roy's Greatest Root	0,830	7,33	6	53	< 0,01

Tabela 2. Efeitos entre sujeitos da análise multivariada

Causas de Variação	Gl	Soma de Quadrado	Quadrado Médio	F	p
Tratamento	6	686,691	114,449	6,11	< 0,001
Erro	53	992,774	18,732		

Tabela 3. Matriz de erros dos contrastes entre os valores do n-ésimo corte e o último corte

	Corte 1	Corte 2	Corte 3	Corte 4
Corte 1	339,04	251,52	158,79	226,77
Corte 2	251,52	281,35	180,20	251,73
Corte 3	158,79	180,20	276,87	239,78
Corte 4	226,77	251,73	239,78	569,01

Análise de variância para Matéria seca total.

Variável Dependente : MS_kg_ha_ MS(kg/ha)

Fonte	GL	Soma de Quadrados	Quadrado médio	F	Pr > F
Modelo	14	1513479005	108105643	2.65	0.0020
Erro	125	5090218843	40721751		
Total Corrigido	139	6603697848			

R ²	Coef. Var	Raiz Quadrada Média do Erro	Média log de N no solo
0.229187	186.2020	6381.360	3427.117

Fonte	GL	EP Tipo III	Quadrado Médio	F	Pr > F
<i>Bloco</i>	4	56126124	14031531	0.34	0.8474
<i>Total</i>	10	1465715322	146571532	3.60	0.0003

Classificação Estudentizada de Tukey (HSD)

Tratamento	N	Média	
Pu	4	20282.94	a
75Al/25Pu	20	5116.61	b
75Pu/25Al	20	4670.41	b
50PuAl	15	3096.95	b
75Bs/25Pm	20	2880.1	b
50PmBs	25	2161.68	b
OE	4	2077.83	b
75Pm/25Bs	20	1526.5	b
Al	4	1180.08	b
Bs	4	168.27076	b

APÊNDICE 9. Análise estatística para biomassa, comprimento, diâmetro e raio de raízes – Experimento II.

Coleta 1

	Al	Bs	Pm	Pu	p
Comprimento	1094,1 ± 576,2	2831,5 ± 3184,3	1991,2 ± 948,53	1312,0 ± 1028,1	< 0,01 ^A
Volume	1,97 ± 1,03	3,03 ± 1,42	2,89 ± 1,59	2,70 ± 1,43	0,02 ^B
Raio	0,011 ± 0,007	0,009 ± 0,004	0,008 ± 0,004	0,012 ± 0,005	< 0,01 ^B

Média ± desvio padrão

^A – Teste não paramétrico de Kruskal – Walis

^B - ANOVA

Teste de Kruskal – Walis para o comprimento

Tratamento	Soma de Escores	Escores esperados	Desvio Padrão	Escore Médio
Pu	1473	1937,5	173,30	47,52
Al	1325	1937,5	173,30	42,74
Pm	2504	1937,5	173,30	80,77
Bs	2448	1937,5	173,30	78,97

$$\chi^2 = 29,28; \text{ gl} = 3; \text{ p} < 0,001$$

Comparações Múltiplas

Tratamento	Escore Médio	
Pm	80,77	a
Bs	78,97	a
Pu	47,52	b
Al	42,74	b

Letras diferentes representam diferença a 5% de significância

Análise de variância para o volume

Causas de Variação	gl	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Sig.
Tratamentos	3	20,89	6,96	3,63	0,015
Erro Experimental	120	230,35	1,92		
Total	123	251,24			

Tratamento	Média	
Bs	3,03	a
Pm	2,89	a
Pu	2,70	ab
Al	1,97	b

Letras diferentes representam diferença a 5% de significância

Análise de variância para o raio

Causas de Variação	gl	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Sig.
Tratamentos	3	0,0004	0,00012	3,96	0,001
Erro Experimental	120	0,0036	0,00003		
Total	123	0,0041			

Tabela 7: Comparações Múltiplas

Tratamento	Média	
Pu	0,012	a
Al	0,011	ab
Bs	0,009	b
Pm	0,008	b

Letras diferentes representam diferença a 5% de significância

Coleta 2

	Al	Bs	Pm	Pu	p
Comprimento	1475,2 ± 495,8	1725,3 ± 1043,5	1375,4 ± 1192,7	1465,5 ± 814,3	0,16 ^A
Volume	2,71 ± 1,06	2,62 ± 1,73	2,28 ± 1,87	2,51 ± 1,34	0,72 ^B
Raio	0,010 ± 0,002	0,008 ± 0,002	0,009 ± 0,002	0,009 ± 0,003	0,01 ^B

Média ± desvio padrão

^A – Teste não paramétrico de Kruskal – Wallis

^B - ANOVA

Análise de variância para o volume

Causas de Variação	gl	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Sig.
Tratamentos	3	3,12	1,04	0,45	0,721
Erro Experimental	118	275,64	2,34		
Total	121	278,76			

Análise de variância para o raio

Causas de Variação	gl	Soma de Quadrados	Quadrado Médio	F	Sig.
Tratamentos	3	0,00006	0,000019	4,01	0,009
Erro Experimental	118	0,00056	0,000005		
Total	121	0,00062			

Tratamento	Média	
Al	0,010	a
Pu	0,009	a
Pm	0,009	ab
Bs	0,008	b

Letras diferentes são significantes a %5

APÊNDICE 10. Peso específico de folha (PEF= g.m^{-2}), em relação às doses de N aplicadas ao solo na curva de diluição de nitrogênio para as espécies em monocultivo– Experimento I.

N (kg.ha^{-1})	<i>A. lateralis</i>	<i>P. urvillei</i>	<i>B.subaristata</i>	<i>P. montevidense</i>
0	64,82	52,06	69,11	64,85
100	60,10	48,33	69,06	64,12
200	55,93	46,11	66,30	77,63
300	63,69	45,02	64,58	56,07
400	48,46	47,68	64,02	58,73