

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

Anderson Cesar Ramos Marques

**RELAÇÃO ENTRE ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO, FOTOSÍNTESE  
E USO DE NITROGÊNIO E FÓSFORO POR GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS  
C<sub>4</sub> NATIVAS DA AMÉRICA DO SUL**

Santa Maria, RS  
2017

**Anderson Cesar Ramos Marques**

**RELAÇÃO ENTRE ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO, FOTOSÍNTESE E USO DE  
NITROGÊNIO E FÓSFORO POR GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS C<sub>4</sub> NATIVAS DA AMÉ-  
RICA DO SUL**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Área de Concentração em Produção Vegetal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Agronomia**.

Orientador: Fernando Teixeira Nicoloso

**Santa Maria, RS  
2017**

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Marques, Anderson Cesar Ramos  
Relação entre estratégias de crescimento, fotossíntese e uso de nitrogênio e fósforo por gramíneas forrageiras C4 nativas da América do Sul / Anderson Cesar Ramos Marques.- 2017.  
159 p.; 30 cm

Orientador: Fernando Teixeira Nicoloso  
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Rurais, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, RS, 2017

1. Atributos de folha 2. Assimilação de CO2 3. Atributos de raiz 4. Eficiência de uso de P 5. Estratégias de aquisição de recursos I. Nicoloso, Fernando Teixeira II. Título.

---

©2017

Todos os direitos reservados a Anderson Cesar Ramos Marques. A reprodução de partes ou do todo deste trabalho só poderá ser feita mediante a citação da fonte.

Email: [acrmarques@hotmail.com.br](mailto:acrmarques@hotmail.com.br)

**Anderson Cesar Ramos Marques**

**RELAÇÃO ENTRE ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO, FOTOSSÍNTESE E USO DE NITROGÊNIO E FÓSFORO POR GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS C<sub>4</sub> NATIVAS DA AMÉRICA DO SUL**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Área de Concentração em Produção Vegetal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Agronomia**.

**Aprovado em 9 de agosto de 2017:**

---

**Fernando Teixeira Nicoloso, Dr. (UFSM)**  
(Presidente/Orientador)

---

**Gustavo Brunetto, Dr. (UFSM)**

---

**Fernando Luiz Ferreira de Quadros, Dr. (UFSM)**

---

**Carlos Nabinger, Dr. (UFRGS)**

---

**José Pedro Pereira Trindade, Dr. (EMBRAPA)**

Santa Maria, RS  
2017

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, pela vida, e pela oportunidade de conviver com pessoas maravilhosas, que sempre contribuíram para o meu crescimento.

Agradeço a minha família, pessoas fantásticas que sempre me apoiaram nessa trajetória, em especial aos meus pais, Alfeu Vieira Marques (*in memoriam*) e Rosa Ramos Marques, e minha irmã Eliane, exemplos de vida e trabalho, pelo carinho, compreensão e dedicação, sempre me apoiando e incentivando a dar continuidade aos estudos.

À Universidade Federal de Santa Maria e ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, pela oportunidade de aprendizado e crescimento. A CAPES pela bolsa de estudos para execução do projeto.

Ao meu orientador, professor Fernando Nicoloso, pelo exemplo de dedicação à pesquisa e ao ensino. Pelos ensinamentos, paciência, convivência e confiança depositada. Por sempre transmitir um entusiasmo na realização desse trabalho, sempre disposto a discutir as dúvidas e ideias. Que outras tantas possam vir.

Aos pesquisadores dos campos nativos Fernando Quadros, José Pedro, Leandro Volk e Carlos Nabinger, grandes entusiastas das pastagens nativas e exemplos de pesquisadores, os quais tive o prazer de conhecer, e que com certeza, têm grande participação nessa tese. Aos vários professores do Departamento de Solos, que contribuíram para minha formação final, em especial ao professor Gustavo Brunetto, tanto pela estrutura de laboratórios cedida como pelas várias parcerias durante esse tempo.

Agradeço a todos os colegas do Grupo de Pesquisa em Fisiologia de Plantas de Interesse Agrobiológico (FisioPlant), Márcio, Miriam, Júlia, Bianca, Raissa, Letícia, Camila C. e Camila T., minha tese foi fruto do nosso trabalho. Aos amigos do LEPAN, pessoas de um orgulho incrível por trabalharem com pastagens nativas, em especial aos amigos Leandro e Émerson, pelos ensinamentos e conversas sobre a “ciência da forragem”, algo muito mais complexo do que se imagina. Também, ao pessoal do Laboratório de Química e Fertilidade do Solo, tanto aos alunos de pós-graduação como de graduação, pelo companheirismo e amizade durante minha passagem pelo laboratório.

Aos colegas do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, pela amizade e pelo constante apoio e amizade nas várias matérias. E como deixar de agradecer aos colegas de pós-graduação e também de moradia Glauber, Guilherme e Robson, amigos que, durante os vários momentos de mate, compartilharam de pensamentos e ideias sobre a pós-graduação e a pesquisa brasileira, além de outros tantos momentos, muito obrigado pelo convívio.

Aos demais amigos, tantos que não há como citar, mas que durante esse tempo compartilharam de momentos alegres e tristes, mas sempre disponíveis para tudo, e que de forma direta ou indireta contribuíram para minha formação.

A todos, MUITO OBRIGADO!

Aos meus pais, Alfeu Vieira Marques (*in memoriam*) e Rosa Ramos Marques

*“Se fui capaz de ver mais longe é porque estava em  
pé nos ombros de gigantes”*

Isaac Newton

**A eles, dedico este trabalho!**

## RESUMO

### RELAÇÃO ENTRE ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO, FOTOSSÍNTESE E USO DE NITROGÊNIO E FÓSFORO POR GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS C4 NATIVAS DA AMÉRICA DO SUL

AUTOR: Anderson Cesar Ramos Marques  
ORIENTADOR: Fernando Teixeira Nicoloso

Esta tese teve o objetivo de avaliar em várias espécies de gramíneas nativas das pastagens da América do Sul contrastantes nos atributos área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca foliar (TMS), se espécies de maior AFE têm maior assimilação de CO<sub>2</sub>, bem como, relação com o nitrogênio (N) foliar em condições de fertilidade natural e como adubação com N. Além disso, foi testada a possível correlação entre os atributos foliares e radiculares, e se as espécies com estratégias de crescimento contrastantes também são contrastantes na concentração de P na matéria seca, na taxa de crescimento relativo (TCR). Assim como, determinar se a maior TCR está relacionada com maior capacidade de influxo de P pelas plantas, e com transportadores de maior afinidade para o P. Em estudos realizados em casa de vegetação, a tese apresenta sete capítulos. O primeiro capítulo é uma revisão sobre fatores que levaram a formação das pastagens nativas na América do Sul, e sobre os mecanismos adaptativos das espécies ao clima e solo. O Segundo capítulo sobre a relação dos atributos foliares e concentração de N na assimilação de CO<sub>2</sub> e uso de água na fotossíntese foi realizado com dez espécies e cinco repetições, onde os tratamentos foram as espécies. O terceiro capítulo usou oito espécies em condições de fertilidade natural e adição de N, e foi quantificado o efeito da adubação com N sobre a fotossíntese e área foliar das espécies. O quarto capítulo, que tem o mesmo delineamento do segundo aborda a relação entre atributos de folhas e raízes e traz uma proposição de grupos de espécies com base nesses atributos. O quinto capítulo, que visou identificar o efeito da variação da disponibilidade de P sobre a consistência dos atributos de folhas e raízes, foi feito com oito espécies e quatro repetições. O sexto capítulo testou a relação entre a taxa de crescimento relativo e a capacidade de absorção de P por duas gramíneas com estratégias de crescimento contrastantes. Ao final, no sétimo capítulo, as considerações finais trazem uma abordagem sobre a correlação entre as variáveis e com a proposta um modelo conceitual com as possíveis interações. Os dados dessa tese indicam que as espécies de maior AFE e menor TMS tem maior capacidade de assimilação de CO<sub>2</sub> e produtividade do N foliar, bem como, são espécies com maior habilidade de responder a adubação com N na produção de área foliar, o que leva essas espécies a uma maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> com o uso da adubação. A alocação de matéria seca (MS) entre parte aérea e sistema radicular apresenta o mesmo padrão para as espécies testadas, ou seja, espécies de maior área foliar por unidade MS de folhas também produzem maior área superficial e comprimento de raízes por unidade MS de raiz. Além disso, o maior teor de MS das folhas foi positivamente correlacionado com a maior densidade de tecido radicular e maior diâmetro radicular. As espécies com maior TCR foram caracterizadas pelo maior influxo de P e por transportadores de maior afinidade, capazes de absorver em menores concentrações de P no solo.

**Palavras-chave:** Atributos de folha. Assimilação de CO<sub>2</sub>. Atributos de raiz. Eficiência de uso de P. Estratégias de aquisição de recursos.

## ABSTRACT

### RELATIONSHIP BETWEEN GROWTH STRATEGIES, PHOTOSYNTHESIS AND USE OF NITROGEN AND PHOSPHORUS FOR C<sub>4</sub> NATIVE FORAGE GRASSES OF SOUTHERN BRAZIL

AUTHOR: Anderson Cesar Ramos Marques

ADVISOR: Fernando Teixeira Nicoloso

The aim of this thesis is to evaluate different species of native grasses from southern Brazil grasslands of contrasting in its specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) traits, if species of higher SLA have greater assimilation of CO<sub>2</sub>, as well, its relation with leaf nitrogen (N) under natural fertility conditions and with N fertilization. In addition, a possible correlation between leaf and root attributes was tested. In order to determine if the species with contrasting growth strategies are also contrasting in the concentration of P in the dry matter, relative growth rate (RGR), and to determine if the highest RGR is related to a higher capacity of P influx by plants, and with higher affinity transporters for P. In greenhouse studies, the thesis presents seven chapters. The first chapter is a review about factors that led to the formation of natural grasslands in South America, and the adaptive mechanisms of species to climate and soil conditions. The second chapter is about the relationship of leaf attributes, N concentration, CO<sub>2</sub> assimilation and water use in photosynthesis was made with ten species and five replications, where the treatments were the species. The third chapter used eight species under conditions of natural fertility and N addition, was quantified the effect of fertilization with N on the photosynthesis and leaf area of the species. The fourth chapter, which has the same design as the second chapter, discusses the relationship between leaf and root attributes and brings a proposition of groups of species based on these attributes. The fifth chapter, which aimed to identify the effect of the variation of the availability of P on the consistency of the attributes of leaves and roots, was done with eight species and four replicates. The sixth chapter tested the relationship between the relative growth rate and the absorption capacity of P by two grasses with contrasting growth strategies. At the end, in the seventh chapter, the final considerations bring an approach about the correlation between the variables, with the proposed a conceptual model with the possible interactions. Our data indicates that the species of higher SLA and lower LDMC have a greater capacity of assimilation of CO<sub>2</sub> and productivity of leaf N, as well as, they are species with greater ability to respond for leaf area to N fertilization, which leads to a higher rate of assimilation of CO<sub>2</sub> with the use of fertilization. The pattern of dry matter (DM) allocation between shoot and root system presents the same pattern for the tested species, that is, species with larger leaf area per DM unit of leaves also produce larger surface area and root length per DM unit of root. In addition, the higher DM content of the leaves was positively correlated with the higher density of root tissue and greater root diameter. The species with higher RGR were characterized by the greater influx of P and by transporters of higher affinity, able to absorb P in lower concentration in the soil.

**Key words:** CO<sub>2</sub> assimilation. Efficiency of use of P. Leaf Attributes. Root Attributes. Strategies for acquiring resources.



## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1: Atividade de fosfatases ácidas no solo cultivado com quatro forrageiras C<sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil. .... 32
- Figura 2: Contribuição da fixação biológica de N (N-FBN ) e do N absorvido do solo (N-Solo) no N total acumulado por quatro forrageiras C<sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil. .... 33
- Figura 3: Taxa de crescimento relativo (A; TCR), teor de matéria seca foliar (B; TMS) e área foliar específica (C; AFE) de duas espécies forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento. .... 140
- Figura 4: Comprimento específico de raiz (A; CER), diâmetro radicular (B; DR), densidade de tecido radicular (C; DTR) e área radicular específica (D; ARE) de duas gramíneas C<sub>4</sub> nativas das pastagens do Sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0.05$ ).141
- Figura 5: Concentração de P foliar (A; CPF), concentração de P radicular (B; CPR) e influxo máximo de P (C; I<sub>max</sub>) para duas gramíneas C<sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento. .... 142
- Figura 6: Constante de Michaelis-Menten (A; K<sub>m</sub>) e concentração mínima de P em solução (B; C<sub>min</sub>) para duas gramíneas C<sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil em dois níveis de P em solução nutritiva (5 µM de P e 30 µM). .... 143
- Figura 7: Taxa de influxo de P em baixa (A; 5 µM de P L<sup>-1</sup>) e alta (B; 30 µM de P L<sup>-1</sup>) disponibilidade de P em solução nutritiva para duas gramíneas C<sub>4</sub> nativas das pastagens do Sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento. .... 143
- Figura 8: Análise de componentes principais (ACP) para as variáveis colonização micorrízica (%FMA), área foliar total (AF), atividade da fosfatase ácida no solo (AFA), área foliar específica (AFE), área radicular específica (ARE), comprimento específico de raiz (CER), concentração mínima (C<sub>min</sub>), concentração de N na raiz (CNR), concentração de N na folha (CNF), concentração de P na folha (CPF), concentração de P na raiz (CPR), diâmetro radicular (DR), densidade de tecido radicular (DTR), eficiência de carboxilação da RUBISCO (ECR), eficiência de produtividade do N foliar (EPNF), eficiência de uso de P na folha (EUPF), eficiência de uso de P na raiz (EUPR), influxo máximo (I<sub>max</sub>), constante de Michaelis-Menten (K<sub>m</sub>), N acumulado via FBN (N-FBN), N absorvido do solo (N-Solo), taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (TAC), taxa de crescimento relativo (TCR), teor de matéria seca (TMS), taxa de transpiração (TT) em função das estratégias de crescimento de captura e conservação de recursos para gramíneas C<sub>4</sub> das pastagens naturais do sul do Brasil. .... 154
- Figura 9: Modelo conceitual da dinâmica de vegetação para padrões fotossintéticos, atributos radiculares e foliares, e atividade biológica no solo em função das estratégias de crescimento para captura e conservação de recursos em relação ao nitrogênio e fósforo. .... 156

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Teores de matéria orgânica, argila e fósforo (P) em experimentos conduzidos em áreas de campo nativo no sul do Brasil. ....	24
Tabela 2. Principais estratégias de aquisição e uso de nutrientes do solo por plantas. ....	28
Tabela 3: Número de esporos e porcentagem de colonização micorrízica em quatro forrageiras C <sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil. ....	30
Tabela 4: Produção de forragem em função do uso de adubação e calcário. ....	37
Tabela 5: Grupos de tipos funcionais de plantas (TFPs) baseados no teor de matéria seca (TMS) e área foliar específica (AFE) de folhas de gramíneas predominantes em pastagens naturais do RS. ....	39
Tabela 6. Taxa de alongação foliar, filocrono, duração de vida das folhas das espécies utilizadas..	52
Tabela 7. Área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS) de dez gramíneas forrageiras C <sub>4</sub> das pastagens nativas da América do Sul com diferentes estratégias de crescimento .....	55
Tabela 8. Grupos de plantas baseados no teor de matéria seca (TMS) e área foliar específica (AFE) de folhas de dez gramíneas das pastagens naturais da América do Sul. ....	56
Tabela 9. Parâmetros fotossintéticos de grupos de gramíneas forrageiras C <sub>4</sub> nas pastagens nativas da América do Sul com diferentes estratégias de crescimento. ....	58
Tabela 10. Correlação entre parâmetros fotossintéticos e os atributos foliares área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS) para grupos de gramíneas das pastagens do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento. ....	59
Tabela 11: Área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS) em função das espécies e do tratamento com nitrogênio (N <sup>-</sup> e N <sup>+</sup> ) para forrageiras C <sub>4</sub> das pastagens nativas da América do Sul com diferentes estratégias de crescimento .....	75
Tabela 12: Concentração de N, taxa de assimilação, eficiência instantânea de carboxilação e CO <sub>2</sub> e Taxa de transpiração em função das espécies e do tratamento com nitrogênio (N <sup>-</sup> e N <sup>+</sup> ) para forrageiras C <sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento....	77
Tabela 13: Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub> , taxa de transpiração, área foliar total e variação da área foliar com a adição de N em função das espécies e do tratamento com nitrogênio (N <sup>-</sup> e N <sup>+</sup> ) para forrageiras C <sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento. ....	78
Tabela 14: Taxa de alongação foliar, filocrono, taxa de alongação foliar, duração de vida das folhas e estratégia de uso de recursos das espécies utilizadas.....	90
Tabela 15: Atributos funcionais radiculares estudadas em 10 gramíneas C <sub>4</sub> das pastagens naturais da América do Sul. ....	96

Tabela 16: Atributos funcionais foliares estudadas em 10 gramíneas C <sub>4</sub> das pastagens da América do Sul.....	97
Tabela 17: Atributos funcionais radiculares de grupos formados a partir de 10 gramíneas C <sub>4</sub> das pastagens naturais da América do Sul. ....	99
Tabela 18: Significância da interação entre a espécie e adubação com fósforo sobre os atributos foliares, radiculares e eficiência de uso de fósforo como resultantes da análise de variância. ....	115
Tabela 19: Concentração de P na folha (CPF) e comprimento específico de raiz (CER) em função das espécies e do tratamento com fósforo (P <sup>-</sup> e P <sup>+</sup> ) para forrageiras C <sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento. ....	117
Tabela 20: Concentração de P na raiz (CPR) e área radicular específica (ARE) em função das espécies e do tratamento de fósforo (P <sup>-</sup> e P <sup>+</sup> ) para forrageiras C <sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento .....	118
Tabela 21: Grupos de plantas formados a partir dos atributos área foliar específica (AFE), teor de matéria seca (TMS), concentração de P na folha (CPF), comprimento específico de raiz (CER), concentração de P na raiz (CPR), área radicular específica (ARE) e dos índices eficiência de uso de P na folha (EUP-F) e eficiência de uso de P na raiz (EUP-R) de oito gramíneas C <sub>4</sub> das pastagens naturais do sul do Brasil. ....	123
Tabela 22: Significância da interação entre espécies e níveis de fósforo em solução nutritiva sobre atributos foliares, radiculares e parâmetros cinéticos de absorção de P como resultado da análise de variância.....	139
Tabela 23: Variáveis fotossintéticas e nutricionais em relação a nitrogênio e fósforo para estratégias de crescimento contrastante em gramíneas. ....	153

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Abreviação	Nome	Unidade
ACP	Análise de componentes principais	
AF	Área foliar	m <sup>2</sup>
AFE	Área foliar específica	m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup>
AP	Antes do presente	
ARE	Área radicular específica	cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup>
CER	Comprimento específico de raiz	cm g <sup>-1</sup>
C <sub>min</sub>	Concentração mínima	μmol L <sup>-1</sup>
CPF	Concentração de P na folha	mg g <sup>-1</sup>
CPR	Concentração de P na Raiz	mg g <sup>-1</sup>
DR	Diâmetro de raiz	mm
DTR	Densidade de tecido radicular	g cm <sup>-3</sup>
DVF	Duração de vida das folhas	graus dia
ECR	Eficiência instantânea de carboxilação	μmol CO <sub>2</sub> kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>
EPNF	Eficiência de produtividade do N foliar	μmol CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> g N <sup>-1</sup> m <sup>2</sup>
EUP	Eficiência de uso de P	
EUP-F	Eficiência de uso de P na folha	
EUP-R	Eficiência de uso de P na raiz	
FMA	Fungos micorrízicos arbusculares	
FN	Fosfatos naturais	
g	Gramas	
ha	Hectare	
I <sub>max</sub>	Influxo máximo	μmol g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>
kg	Quilograma	
K <sub>m</sub>	Constante de Michaelis-Menten	μmol L <sup>-1</sup>
MF	Matéria fresca	g
MO	Matéria orgânica	
MS	Matéria seca	g
MS	Matéria seca	g
Pi	Fósforo inorgânico	
RUBISCO	Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase	
SFS	Superfosfato simples	
SFT	Superfosfato triplo	
TAC	Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub>	μmol CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>
TAF	Taxa de aparecimento foliar	cm grau <sup>-1</sup> dia
TCR	Taxa de crescimento relativo	g dia <sup>-1</sup>
TEF	Taxa de alongação foliar	cm grau <sup>-1</sup> dia
TFPs	Tipos funcionais de plantas	
TMS	Teor de matéria seca	g kg <sup>-1</sup>
TT	Taxa de transpiração	mmol H <sub>2</sub> O kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>18</b>
<b>2 CAPÍTULO 1 - REVISÃO BIBLIOGRÁFICA: FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS QUE LEVARAM À FORMAÇÃO DAS PASTAGENS NATURAIS NA AMÉRICA DO SUL E AS ATUAIS RELAÇÕES ENTRE CRESCIMENTO E USO DE FÓSFORO E NITROGÊNIO POR GRAMÍNEAS.....</b>	<b>20</b>
<b>2.1 CONDIÇÕES QUE LEVARAM À FORMAÇÃO DAS PASTAGENS NATURAIS ....</b>	<b>20</b>
2.1.1 Evolução do clima .....	20
2.1.2 Pastejo durante a evolução das pastagens .....	21
2.1.3 Fogo e atividade antrópica.....	22
2.1.4 Características atuais de alguns solos das pastagens naturais em relação à disponibilidade de fósforo e nitrogênio .....	22
<b>2.2 CARACTERÍSTICAS CONTRASTANTES DE CRESCIMENTO COMO ADAPTAÇÃO À BAIXA DISPONIBILIDADE DE NUTRIENTES.....</b>	<b>24</b>
2.2.1 Atributos e taxa de crescimento relativo .....	24
2.2.2 Características morfogênicas .....	25
2.2.3 Atributos radiculares .....	26
2.2.4 Crescimento e assimilação de CO <sub>2</sub> .....	27
<b>2.3 MECANISMOS ADAPTATIVOS DE PLANTAS À BAIXA DISPONIBILIDADE DE N E P 28</b>	
2.3.1 Taxa de absorção de nutrientes .....	29
2.3.2 Ocorrência de micorrizas arbusculares .....	30
2.3.3 Exsudação de fosfatases ácidas.....	31
2.3.4 Fixação biológica de nitrogênio.....	32
2.3.5 Uso, reabsorção e remobilização de N e P .....	33
<b>2.4 ADUBAÇÃO DE PASTAGENS NATIVAS.....</b>	<b>36</b>
<b>2.5 CONHECIMENTO SOBRE A ABORDAGEM FUNCIONAL DAS PASTAGENS NATURAIS NO SUL DO BRASIL .....</b>	<b>38</b>
<b>2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>41</b>
<b>3 HIPÓTESES .....</b>	<b>46</b>
<b>4 OBJETIVOS.....</b>	<b>47</b>
<b>4.1 OBJETIVO GERAL.....</b>	<b>47</b>
<b>4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....</b>	<b>47</b>
<b>5 ESTRATÉGIA DE ESTUDO .....</b>	<b>48</b>

<b>6</b>	<b>CAPÍTULO 2 - RELAÇÃO ENTRE FOTOSSÍNTESE E NITROGÊNIO FOLIAR DE GRUPOS DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS DAS PASTAGENS NATURAIS DA AMÉRICA DO SUL COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO.....</b>	<b>49</b>
<b>6.1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>50</b>
<b>6.2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>51</b>
6.2.1	Escolha das espécies e pré-cultivo .....	51
6.2.2	Substrato e condução experimental.....	52
6.2.3	Parâmetros fotossintéticos .....	53
6.2.4	Atributos foliares .....	53
6.2.5	N nas folhas e eficiência de produtividade do N foliar .....	54
6.2.6	Análise estatística .....	54
<b>6.3</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>55</b>
6.3.1	Atributos funcionais e agrupamento das espécies.....	55
6.3.2	Parâmetros fotossintéticos.....	56
6.3.3	Correlação dos atributos foliares e parâmetros fotossintéticos .....	59
6.3.4	Eficiência de produtividade do N foliar.....	59
<b>6.4</b>	<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>60</b>
6.4.1	Características foliares entre os grupos .....	60
6.4.2	Interação entre estratégias de crescimento, concentração de N e fotossíntese.....	61
<b>6.5</b>	<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>63</b>
<b>6.6</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>65</b>
<b>7</b>	<b>CAPÍTULO 3 - ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO E ADUBAÇÃO NITROGENADA NA ÁREA FOLIAR E FOTOSSÍNTESE DE GRAMÍNEAS C<sub>4</sub> DAS PASTAGENS NATURAIS DA AMÉRICA DO SUL.....</b>	<b>68</b>
<b>7.1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>69</b>
<b>7.2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>70</b>
7.2.1	Escolha das espécies e pré-cultivo .....	70
7.2.2	Tratamentos e condução do experimento .....	71
7.2.3	Análise de fotossíntese.....	72
7.2.4	Coleta das plantas .....	72
7.2.5	Atributos foliares .....	73
7.2.6	Concentração de N nas folhas.....	73
7.2.7	Análise estatística .....	73
<b>7.3</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>74</b>
7.3.1	Atributos foliares .....	74

7.3.2	Efeito da adição de N na fotossíntese e uso da água.....	75
<b>7.4</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>79</b>
7.4.1	Efeito do N nos atributos foliares .....	79
7.4.2	Interação entre estratégias de crescimento e adubação nitrogenada na produção de área foliar e assimilação de CO <sub>2</sub> .....	80
7.4.3	Fotossíntese, adubação nitrogenada e implicações ecossistêmicas.....	82
<b>7.5</b>	<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>83</b>
<b>7.6</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>84</b>
<b>8</b>	<b>CAPÍTULO 4 - RELAÇÃO ENTRE ATRIBUTOS DE FOLHAS E RAIZ COMO IMPLICAÇÕES DE DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO EM GRAMÍNEAS DAS PASTAGENS NATURAIS DA AMÉRICA DO SUL .....</b>	<b>87</b>
<b>8.1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>88</b>
<b>8.2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>90</b>
8.2.1	Escolha das espécies e pré-cultivo .....	90
8.2.2	Substrato e condução experimental.....	91
8.2.3	Coleta das plantas .....	91
8.2.4	Atributos foliares .....	92
8.2.5	Coleta das raízes e lavagem .....	92
8.2.6	Medição das raízes .....	92
8.2.7	Concentração de N nas raízes .....	93
8.2.8	Cálculo dos atributos radiculares.....	93
8.2.9	Análise estatística .....	94
<b>8.3</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>94</b>
8.3.1	Características do sistema radicular .....	94
8.3.2	Atributos foliares .....	97
8.3.3	Relação entre atributos radiculares e foliares .....	97
8.3.4	Características radiculares de grupos de espécies .....	98
<b>8.4</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>100</b>
8.4.1	Estratégias de crescimento e atributos radiculares .....	100
8.4.2	Relação entre atributos foliares e radiculares .....	101
<b>8.5</b>	<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>103</b>
<b>8.6</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>104</b>
<b>9</b>	<b>CAPÍTULO 5 - ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO E USO DO FÓSFORO NA PRODUÇÃO DE FOLHAS E RAÍZES EM GRAMÍNEAS C<sub>4</sub> DAS PASTAGENS NATURAIS DO SUL DO BRASIL.....</b>	<b>107</b>

<b>9.1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>108</b>
<b>9.2 MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>110</b>
9.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo .....	110
9.2.2 Tratamentos e condução do experimento .....	111
9.2.3 Coleta das plantas .....	112
9.2.4 Atributos foliares .....	112
9.2.5 Análise das raízes e determinação dos atributos radiculares .....	113
9.2.6 Concentração de P .....	113
9.2.7 Eficiência de uso do P .....	114
9.2.8 Análise estatística .....	114
<b>9.3 RESULTADOS .....</b>	<b>115</b>
9.3.1 Efeito da adubação com P nos atributos foliares e radiculares.....	115
9.3.2 Eficiência de uso de P .....	118
9.3.3 Análise exploratória multivariada .....	120
9.3.4 Atributos foliares, radiculares e uso de P para grupos de espécies .....	121
<b>9.4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>124</b>
9.4.1 Efeito da adubação com P nos atributos foliares e radiculares e sua relação com às estratégias de crescimento .....	124
9.4.2 Eficiência de uso do P nas folhas e raízes .....	125
<b>9.5 CONCLUSÕES.....</b>	<b>127</b>
<b>9.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>128</b>
<b>10 CAPÍTULO 6 - RELAÇÃO ENTRE TAXA DE CRESCIMENTO RELATIVO E ATRIBUTOS DE FOLHAS E RAÍZES NA CINÉTICA DE ABSORÇÃO DE FÓSFORO EM GRAMÍNEAS.....</b>	<b>131</b>
<b>10.1INTRODUÇÃO.....</b>	<b>132</b>
<b>10.2MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>134</b>
10.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo .....	134
10.2.2 Tratamentos e condução do experimento .....	135
10.2.3 Determinação dos parâmetros cinéticos .....	136
10.2.4 Determinação da taxa de crescimento relativo e atributos foliares .....	136
10.2.5 Biometria das raízes e determinação dos atributos radiculares .....	137
10.2.6 Concentração de P no tecido .....	138
10.2.7 Análise estatística .....	138
<b>10.3RESULTADOS .....</b>	<b>138</b>



10.3.1	Taxa de crescimento relativo e atributos foliares .....	139
10.3.2	Atributos radiculares .....	140
10.3.3	Cinética de absorção de P e concentração de P no tecido .....	141
<b>10.4</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>143</b>
10.4.1	Relação entre TCR e atributos foliares e radiculares .....	144
10.4.2	Absorção e acúmulo de P em relação a TCR.....	145
<b>10.5</b>	<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>147</b>
<b>10.6</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>148</b>
<b>11</b>	<b>CAPÍTULO 7 - CONSIDERAÇÕES FINAIS: CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE GRAMÍNEAS C<sub>4</sub> NAS PASTAGENS DA AMÉRICA DO SUL COM ÊNFASE NA NUTRIÇÃO EM N E P.....</b>	<b>151</b>
<b>11.1</b>	<b>RELAÇÃO DE ATRIBUTOS FOLIARES, RADICULARES E CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS SOBRE TAXA DE CRESCIMENTO DAS GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS.....</b>	<b>151</b>
<b>11.2</b>	<b>INTERAÇÃO ENTRE VARIÁVEIS ECOFISIOLÓGICAS E ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO NA DINÂMICA DE USO DE N E P NAS PASTAGENS DA AMÉRICA DO SUL: UMA PROPOSIÇÃO DE MODELO CONCEITUAL .....</b>	<b>153</b>
<b>11.3</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>159</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

A partir da chegada dos jesuítas na região sul do Brasil o uso das pastagens naturais pela exploração pecuária ocorreu de forma mais intensa, atividade que persiste até o presente, entre inúmeros motivos, por esta ser a vocação dessas áreas. Atualmente, as pressões devido a maior expectativa de lucratividade das áreas rurais no Brasil têm levado à conversão dos ambientes naturais em áreas de cultivo de culturas agrícolas anuais ou silviculturais. Para as pastagens naturais do Estado do Rio Grande do Sul, aproximadamente 58% de suas áreas foram convertidas para outros fins nos últimos 10 anos.

A principal justificativa utilizada para a conversão das pastagens naturais é o baixo índice produtivo alcançado com a pecuária da forma como tradicionalmente é praticada. Durante o desenvolvimento dessa tese veremos que um dos principais fatores que levam à degradação das pastagens, do ponto de vista do crescimento de plantas, é a baixa fertilidade natural do solo, principalmente, pela baixa disponibilidade de nitrogênio (N) e fósforo (P), o que é agravada pelo pH ácido. Uma das formas de contornar esse problema pode ser pelo uso de adubação com N e P, uma vez que são os macronutrientes que mais limitam a produção de matéria seca em pastagens.

Durante os últimos anos as áreas de pastagens nativas têm recebido uma atenção especial, devido, principalmente, à sua aptidão para produção pecuária e também pela oportunidade de aliar produção e conservação do ecossistema. No Rio Grande do Sul, estima-se a presença de 450 espécies de poaceas, 450 de asteraceas, 200 de fabaceas e 150 de ciperáceas, onde as gramíneas representam de 65 a 85% da massa de forragem nas pastagens naturais do sul do Brasil.

Assim, para as pastagens naturais do RS, alguns pesquisadores têm sugerido uma abordagem funcional das espécies de gramíneas levando em consideração o teor de matéria seca das folhas (TMS) e a área foliar específica das folhas (AFE), como forma de tradução da diversidade de plantas em grupos, que por características morfofisiológicas comuns, tendem a responder ao ambiente de maneira similar. Nessa proposição, espécies de gramíneas foram separadas em grupos de estratégias de captura ou de conservação de recursos. O grupo de espécies de captura de recursos é composto majoritariamente por espécies prostradas, estoloníferas ou rizomatosas, de maior abundância em ambientes com maior fertilidade do solo e/ou disponibilidade hídrica. Essas espécies alocam menos tecidos em suas estruturas fotossintéticas, com folhas menos espessas, têm maior AFE e menor TMS. O grupo de espécies de conservação de recursos pode ser caracterizado pelas

espécies que formam touceiras densas, com acúmulo de material senescente. Em sua maioria, são espécies adaptadas a ambientes marginais, menos férteis, mais pedregosos, com limitações edáficas e climáticas. A esse grupo é atribuída uma menor reciclagem interna de nutrientes. Essas espécies investem os nutrientes e os fotoassimilados em estruturas foliares mais complexas, mais densas e de maior duração de vida, apresentando um maior TMS. Como consequência, apresentam uma menor eficiência fotossintética e apresentam menor AFE.

As afirmações acima foram feitas por analogia a outros trabalhos de comparação entre espécies contrastantes entre atributos foliares, onde a partir dessas diferenças, características fisiológicas foram testadas. A grande maioria desses estudos foi realizada em espécies C<sub>3</sub> do continente europeu. Dessa forma, estudos que avaliem a relação entre atributos foliares e radiculares, capacidade fotossintética, uso de N na fotossíntese e eficiência de absorção e uso de P são importantes para reforçar a diferenciação de grupos de gramíneas forrageiras nativas das pastagens naturais do sul do Brasil quanto ao crescimento e produção de forragem. A caracterização da diferença existente entre as espécies pode se tornar uma ferramenta na tomada de decisão do manejo das pastagens nativas, representando um uso racional das pastagens nativas na América do Sul.

Por meio de vários estudos em casa de vegetação e com uso de adubação de N e P, a presente tese tentará contribuir para o avanço do conhecimento sobre a fisiologia das gramíneas nativas da América do Sul. E ao final do presente estudo, tentaremos, pelo conhecimento obtido até o momento, propor um modelo conceitual de crescimento para essas gramíneas com estratégias de crescimento contrastantes, bem como, a relação com a disponibilidade de N e P, além de mecanismos utilizados pelas gramíneas dessas pastagens frente às limitações de recursos do meio.

## **2 CAPÍTULO 1 - REVISÃO BIBLIOGRÁFICA: FATORES BIÓTICOS E ABIÓTI- COS QUE LEVARAM À FORMAÇÃO DAS PASTAGENS NATURAIS NA AMÉ- RICA DO SUL E AS ATUAIS RELAÇÕES ENTRE CRESCIMENTO E USO DE FÓSFORO E NITROGÊNIO POR GRAMÍNEAS**

### **2.1 CONDIÇÕES QUE LEVARAM À FORMAÇÃO DAS PASTAGENS NATURAIS**

Compreender os processos que estruturam as comunidades naturais é uma das atividades mais antigas na pesquisa ecológica. Entre os processos propostos para explicar a presença de espécies dentro de uma comunidade estão suas habilidades para tolerar variações em condições abióticas e bióticas. Esses processos são descritos como filtros que selecionam, de um grupo de espécies regionais aquelas mais resistentes à interação biótica (BEHLING et al., 2009).

Os estudos da história evolutiva dos campos na América do Sul, incluindo sua origem, desenvolvimento, distribuição, composição e biodiversidade, assim como o papel do fogo e do impacto humano em sua formação são recentes (BEHLING, 2002; BEHLING; PILLAR, 2007). Variações na composição das áreas de pastagens na América do Sul ocorreram em ordem espacial e temporal, e estão relacionados a eventos importantes que contribuem para a formação dos atuais campos existentes (BEHLING et al., 2009).

#### **2.1.1 Evolução do clima**

Estudos têm comprovado que existiam extensas áreas de vegetação campestre sobre o Planalto no Sul do Brasil durante as épocas glaciais e do Holoceno Inferior e Médio ( $\pm 10.000 - 4.000$  anos antes do presente (AP)). A dominância de uma vegetação de campos é atribuída às condições glaciais frias e secas e às condições climáticas quentes e secas do Holoceno superior. Uma estação anual seca, em média de três meses, era característica para o período do Holoceno Inferior e Médio (BEHLING, 2002).

A expansão da Floresta com Araucária sobre áreas de vegetação campestre teve início em torno de 3.210 anos AP, começando a partir da migração de matas de galeria ao longo de rios, o que indica o advento de condições climáticas mais úmidas sem uma estação marcadamente seca.

Esse processo parece ter se acelerado mais tarde, por volta de 1400 anos AP no Paraná (Serra dos Campos Gerais) e de 930 anos AP em Santa Catarina (BEHLING et al., 2009).

Estudos na Serra Geral, próximo a Cambará do Sul (RS), indicam extensas áreas de campo, juntamente com a rara ocorrência de táxons da Floresta com Araucária, sugerindo um clima seco. Alterações na composição florística das comunidades campestres refletem uma mudança para um clima quente e seco. A precipitação anual deve ter sido inferior a 1.400 mm e o clima sazonal com uma estação seca, chegando a quase três meses. As condições climáticas aparentemente não favoreceram a expansão da Floresta com Araucária durante o Holoceno Inferior e Médio nessa área (BEHLING et al., 2009).

Outros trabalhos no oeste do Rio Grande do Sul indicam que a região esteve naturalmente coberta por campos durante todo o período Glacial e Holoceno ( $\pm 18.000 - 4.000$  AP), sob condições frias e relativamente secas e condições quentes e secas, respectivamente. Uma mudança no clima para condições mais úmidas é indicada a partir da expansão inicial das matas de galeria, após 5.170 anos AP. O auge da expansão dessas matas, após 1.550 anos AP, reflete o período mais úmido registrado, mas a região se manteve predominantemente campestre (BEHLING; PILLAR; BAUERMANN, 2005).

Dessa forma, pode-se imaginar que essas condições climáticas em épocas geológicas passadas, com baixa temperatura e baixa pluviosidade, moldaram a estrutura vegetacional para a estrutura de campos. A formação inicial de áreas de campos está relacionada com a maior capacidade que as espécies campestres têm para suportar tais condições em relação às espécies arbóreas, com destaque, principalmente, para as gramíneas.

### **2.1.2 Pastejo durante a evolução das pastagens**

Evidências indicam que a evolução das espécies vegetais das pastagens naturais no sul do Brasil, além das variações climáticas, está associada a um regime de distúrbios naturais como herbivoria e que, juntamente com a presença do fogo, foram fatores que permitiram a permanência dos campos (BEHLING; PILLAR, 2007), determinando uma forte influência nas espécies. Existem evidências fósseis de grandes mamíferos pastadores de espécies semelhantes ao cavalo (*Equidae*) e à lhama (*Camelidae*), bem como de outros herbívoros de grande porte, que existiram nessa

região até cerca de 8,5 mil anos atrás (SCHERER; FERIGOLO; RIBEIRO, 2007; SCHERER; ROSA, 2003).

Porém, desde a colisão das Américas do Sul e Norte no Plioceno Superior, aproximadamente três milhões de anos atrás, a vegetação deve ter sofrido os efeitos conjuntos da fauna já existente na região juntamente com presença de grandes ungulados originários da América do Norte, com hábitos de pastejo bastante próximos dos herbívoros domésticos posteriormente introduzido pelos jesuítas. Portanto, o pastejo por grandes herbívoros não está longe na história evolutiva da flora dos campos atuais (BEHLING et al., 2009)

No entanto, a ausência de grandes pastadores em um intervalo de oito mil anos entre sua extinção e a introdução do gado pelos jesuítas teria influenciado no aumento das queimadas nos campos (BEHLING et al., 2009).

### **2.1.3 Fogo e atividade antrópica**

O papel do fogo, causado naturalmente por raios ou pelo homem como ferramenta para caçadas, apresentou efeitos significativos na formação e manutenção das pastagens (BEHLING et al., 2009). O fogo era absolutamente raro durante épocas glaciais e teve pouco efeito sobre os campos nesse período. No entanto, um aumento na frequência de fogo foi encontrado a partir do início do Holoceno e começou a surgir com mais frequência a aproximadamente 7.400 anos AP (BEHLING; PILLAR; BAUERMANN, 2005). Esse fato deve-se, provavelmente, ao início da ocupação através de ameríndios, os quais poderiam ter feito uso do fogo para auxiliar nas caçadas.

Outro fator que pode estar relacionado com o aumento na frequência de fogo, seriam as condições climáticas sazonais. Próximo a 4.000 AP as precipitações e a temperatura já apresentavam elevações em relação ao Holoceno inferior e médio, conduzindo à acumulação de matéria seca. Provavelmente, a presença de gramíneas com grande capacidade de acúmulo de matéria seca durante nesse período tenha conduzido ao acúmulo de grandes quantidades de biomassa inflamável na estação de crescimento das mesmas.

### **2.1.4 Características atuais de alguns solos das pastagens naturais em relação à disponibilidade de fósforo e nitrogênio**

Considerando o processo de formação dos solos, onde se situam as pastagens na América do Sul, com o avanço do intemperismo sobre o material de origem do solo ocorre a degradação dos minerais e a disponibilidade de nutrientes ao sistema é reduzida, pois os sítios de adsorção destes aumentam. Assim, nos solos localizados em regiões tropicais e subtropicais, os minerais do solo são drenos para os nutrientes em solução, devido à formação de complexos de alta especificidade e alta energia de ligação, diminuindo a disponibilidade dos nutrientes minerais na solução do solo.

Esses solos são constituídos predominantemente por minerais do tipo 1:1, oxihidróxidos de ferro e alumínio e 2:1 com hidroxialumínio nas entrecamadas, uma vez que se encontram em estado avançado de intemperismo (ESSINGTON, 2004). Com isso, os principais grupos funcionais envolvidos na adsorção de nutrientes são os  $\text{OH}^-$  e  $\text{OH}_2^+$  ligados a um ou dois metais da estrutura dos minerais e a ligação envolve compartilhamento de elétrons e alto grau energético. Isso leva à baixa disponibilidade de elementos como o fósforo (P) às gramíneas forrageiras, especialmente, em solos com elevada acidez (RHEINHEIMER et al., 2008).

Se considerarmos o P, as apatitas são os minerais fosfatados primários mais comuns e a fonte de fósforo do solo em sistemas naturais (RHEINHEIMER; GATIBONI; KAMINSKI, 2008). O rompimento desses minerais primários ocorre mediante intemperismo, que depende dos fatores e processos de formação do solo. Os nutrientes são então liberados para a solução do solo e podem ser adsorvidos aos coloides ou absorvidos pelas plantas.

Considerando os dois macronutrientes minerais que mais limitam a produção de matéria seca nas pastagens naturais, P e nitrogênio (N), o crescimento das espécies é limitado pela disponibilidade destes nutrientes, e mantido pela mineralização do P e N orgânico (OLIVEIRA *et al.*, 2011). Considerando teores de argila médios no solo para alguns experimentos nas pastagens do sul do Brasil de 14,7 % (Tabela 1), esses solos se enquadram na classe 4 (SBCS, 2016). A média dos teores de P para os mesmos experimentos (Tabela 1), fica próximo a  $5,5 \text{ mg dm}^{-3}$ . Considerando o teor de P de 5,5 para a classe de argila 4 podemos enquadrá-los como solos com teores muito baixos de P.

A disponibilidade de N nessas pastagens sem a adição de N via fertilizante está ligada, principalmente, a mineralização da matéria orgânica (MO) do solo, que promove, juntamente com a biomassa microbiana, a estocagem de N. Na Tabela 1 são apresentados valores de teor de MO para alguns estudos conduzidos em áreas de pastagens nativas no sul do Brasil. Em média esses solos possuem teores de MO na ordem de  $2,45 \text{ g kg}^{-1}$ , o que classifica esses solos com valores

baixos de MO (SBCS, 2016). Nessas áreas de campo nativo a biomassa microbiana tem a função de tamponar o N no solo, controlando a disponibilidade deste nutriente, por meio dos processos de mineralização e imobilização. Entretanto, a baixa disponibilidade de N que ocorre naturalmente nestas pastagens (Tabela 1) limita a produção de forragem.

Tabela 1. Teores de matéria orgânica, argila e fósforo (P) em experimentos conduzidos em áreas de campo nativo no sul do Brasil.

Autor	Matéria orgânica (g kg <sup>-1</sup> )	Argila (%)	Teor de P (mg dm <sup>-3</sup> )
(BANDINELLI et al., 2003)	2,30	-	3,20
(BESKOW; SIEWERDT; JÚNIOR, 2000)	2,98	14,00	12,00
(BRAMBILLA et al., 2012)	2,60	17,20	5,00
(CUNHA et al., 2001)	2,98	14,00	12,40
(GATIBONI et al., 2000)	1,80	17,00	2,50
(GATIBONI et al., 2008)	1,80	17,00	2,50
(MACHADO et al., 2013)	2,10	-	8,60
(OLIVEIRA et al., 2014)	2,80	18,33	3,23
(SALLIS; SIEWERDT, 2000)	2,57	10,25	2,70
(SIEWERDT; NUNES; SILVEIRA JÚNIOR, 2001)	2,57	10,25	2,70
Media	2,45	14,75	5,48
	< 2,5 – Baixo	< 20	Muito baixo 0 – 7
	2,6 – 5,0 - Médio	21 – 40	Baixo 7 – 14
(SBCS, 2016)	> 5,0 – Alto	41 – 60	Médio 14 – 21
		> 60	Alto 21 – 42
			Muito alto > 42

## 2.2 CARACTERÍSTICAS CONTRASTANTES DE CRESCIMENTO COMO ADAPTAÇÃO À BAIXA DISPONIBILIDADE DE NUTRIENTES

### 2.2.1 Atributos e taxa de crescimento relativo

Atributos funcionais são características ou variáveis morfológicas/fisiológicas dos organismos que podem ser relativos a uma característica da planta, e estão diretamente relacionados a uma propriedade funcional de uma espécie dentro do ambiente. Um exemplo de atributo ou característica comumente utilizada como atributo funcional é a área foliar específica (AFE), calculada pela razão da área da folha (AF) pela matéria seca (MS) da mesma. A área foliar específica é um atributo que pode ajudar tanto a inferir sobre investimento da planta em tecido fotossintético, como a inferir a respeito do uso da água no crescimento (GARNIER, 1995; WRIGHT et al., 2004).



Além da AFE, o teor de matéria seca da folha (TMS), que expressa a quantidade de MS pela quantidade de matéria fresca (MF), são considerados bons preditores de distúrbios em pastagens (DIAZ et al., 1997). Considerando que AFE e TMS são atributos determinados em função da MS ou MF e que, tanto MS quanto MF, são variáveis relacionadas com o acúmulo de MS total da planta, AFE e TMS são bons indicadores da taxa de crescimento relativo (TCR) de uma espécie (WALTERS; KRUGER; REICH, 1993).

A variação da TCR parece ser o principal mecanismo utilizado pelas plantas para contornar a variação na disponibilidade de nutrientes (CHAPIN, 1980). A relação entre a TCR e produção de folhas com os atributos foliares está associada com a quantidade necessária de MS alocada por cada unidade de MF produzida. Plantas com característica de menor TMS conseguem produzir uma unidade MF com menor investimento de carbono (C) (WRIGHT et al., 2004), necessitando assim, de menor tempo para a formação das folhas. Assim, plantas com baixo TMS e alta AFE apresentam uma capacidade de produção de maior área foliar em um determinado período em comparação às espécies de alto TMS e baixa AFE, resultando em maior TCR.

### **2.2.2 Características morfogênicas**

O estudo de características morfogênicas, como a taxa de aparecimento foliar (TAF), taxa de alongação foliar (TEF) e duração de vida das folhas (DVF) em pastagens, têm servido como preditores do crescimento das pastagens nativas (MACHADO et al., 2013; SANTOS et al., 2014). O conhecimento dessas variáveis auxilia no entendimento dos processos fisiológicos das gramíneas, bem como no ajuste de ferramentas de manejo para as pastagens nativas. A DVF, tempo decorrido entre o surgimento de uma folha e o início de sua senescência, é uma característica morfogênica de grande importância e que pode ser usada no manejo de pastagens. Plantas com baixa DVF apresentam folhas menos longevas e são relacionadas com uma alta renovação de tecidos foliares, onde os nutrientes são mobilizados a partir das folhas velhas para formação das folhas novas (MACHADO et al., 2013).

A partir das características de TAF, filocrono (FILO; tempo entre o aparecimento de duas folhas consecutivas, expresso em graus dias), TEF e DVF, as gramíneas forrageiras nativas são diferenciadas para a capacidade de produção de folhas (MACHADO et al., 2013; SANTOS et al., 2014), o que está relacionado diretamente com o fluxo de tecidos nessas pastagens (CONFORTIN et al., 2016). Em geral, espécies com maior FILO, DVF e menor TAF são caracterizadas como

espécies de crescimento lento, com estratégia de crescimento para conservação de recursos. Características de crescimento foliar opostas, caracterizam espécies com alta taxa de crescimento, com alta ciclagem interna de nutrientes, com alta produção de área superficial por unidade de matéria seca. Assim, essas espécies são caracterizadas pela estratégia de crescimento para captura de recursos.

A maior DVF pode acarretar algumas desvantagens, como redução da taxa fotossintética com o aumento da idade da folha. Assim, a fotossíntese das folhas mais velhas pode atender ao requerimento de energia da planta com pouca ou nenhuma produção contínua. De modo que a planta em alguns períodos passa a sobreviver utilizando as reservas de nutrientes para sustentar a produção de folhas novas (RYSER, 1996). Plantas com lenta renovação de folhas têm menor necessidade de nutrientes, o que é vantajoso em habitats pobres em nutrientes disponíveis, sendo que estas apresentam ineficiência na retranslocação de nutrientes das folhas senescentes (LYNCH, 2005).

### **2.2.3 Atributos radiculares**

Os atributos funcionais radiculares, de forma geral, recebem menos atenção pela pesquisa, mesmo sabendo que as raízes sejam responsáveis pela absorção de nutrientes e água (DIAZ et al., 1997). No entanto, trabalhos recentes destacam que, além dos atributos foliares, os atributos funcionais radiculares nos dizem mais sobre a capacidade competitiva das plantas (FORT et al., 2015). O comprimento específico da raiz (CER), que é o comprimento da raiz produzido por unidade de MS de raiz, parece ser o atributo funcional mais relacionado à capacidade de aquisição de recursos da planta (MOMMER; WEEMSTRA, 2012). As plantas com alto CER também possuem elevadas taxas de crescimento e absorção de nutrientes (GRASSEIN et al., 2015), e podem competir mais por recursos do solo do que plantas com baixo CER (FORT et al., 2015).

Além do CER, alta porcentagem de raízes finas e altas concentrações de N na raiz indicam espécies com alta taxa de crescimento relativo, o que sugere uma capacidade substancial de absorção e assimilação de nutrientes. Essas características são atribuídas a espécies com estratégia de crescimento para captura de recursos, espécies que vivem em um habitat rico em nutrientes e água, o que proporciona condições necessárias para sustentar o rápido crescimento de folhas e raízes. Além disso, neste tipo de habitat, as plantas precisam ser concorrentes eficientes para a aquisição de recursos. Em contraste, a alta

densidade de tecido radicular (DTR) e o grande diâmetro são características de plantas que apresentam uma longa vida útil da raiz e baixa taxa de crescimento.

As características radiculares devem ser integradas no espectro da economia de uso de recursos. Mais especificamente, a produção de raízes e o tempo de vida das raízes são os principais fatores na ciclagem de nutrientes e no uso da água. Assim, a compreensão de como esses processos ecossistêmicos que envolvem ciclagem de nutrientes em folhas e o fluxo de energia são moldados nas pastagens do sul do Brasil, será melhorada pela compreensão do papel das espécies e suas raízes.

#### **2.2.4 Crescimento e assimilação de CO<sub>2</sub>**

A AFE é um importante determinante da variação interespecífica na taxa de crescimento relativo e interconecta-se com um conjunto de outras características vegetais. Espécies de alta AFE têm geralmente maiores teores de água por unidade de massa seca, e menos carbono (C) e N por unidade de matéria fresca foliar. No entanto, são aptas em acumular mais matéria seca foliar, assim, a variação no uso do N na fotossíntese está ligada a um conjunto de características que determinam o potencial de crescimento de uma espécie (POORTER; EVANS, 1998).

O C acumulado nos tecidos em crescimento é primeiro depositado na forma de açúcares, e, posteriormente, deve fornecer carbono para a respiração celular. Assim, altas taxas de crescimento requerem altas taxas de ganho líquido de C. A assimilação de C por planta depende da taxa de assimilação de C por unidade de folha e da quantidade total de folhas (RYSER, 1996). Em estudos recentes que consideram espécies contrastantes em AFE e TMS, a expressão da taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> por unidade de MS foliar tem sido mais aceita por representar a maior capacidade de produção de MS total pelas espécies (BOLTON; BROWN, 1980; GARNIER, 1995; POORTER; EVANS, 1998).

A MS de folha, por sua vez, além da assimilação total de C, depende da proporção do C alocado em folhas. No entanto esse padrão depende da AFE de cada espécie. Maior AFE aumenta o potencial de captura de luz e CO<sub>2</sub> por uma espécie, e assim, aumenta a assimilação de C, e, conseqüentemente, maior capacidade de produção de AF.

Ainda, considerando as variações nos fatores que contribuem para as diferenças interespecíficas da eficiência de utilização do N fotossintético, espécies de alta AFE alocam uma maior fração de N em tilacóides e RUBISCO, o que aumenta a eficiência de uso de N na assimilação de

CO<sub>2</sub>, com uma maior atividade específica de RUBISCO por unidade de matéria seca. Outros fatores que contribuem para a maior capacidade de assimilação de CO<sub>2</sub> é a maior fração de N fotossintética no transporte de elétrons (POORTER; EVANS, 1998).

### 2.3 MECANISMOS ADAPTATIVOS DE PLANTAS À BAIXA DISPONIBILIDADE DE N E P

O crescimento das espécies em pastagens naturais normalmente é limitado pela disponibilidade de nutrientes, no entanto, é mantido pela mineralização dos nutrientes presentes nos restos orgânicos (OLIVEIRA et al., 2011). Ainda, pode-se destacar que as plantas nativas ao longo da evolução desenvolveram mecanismos que lhes permitiram maior capacidade de captura e utilização de nutrientes, tornando-as mais adaptadas às condições de solo para garantir a sobrevivência nos diferentes ambientes (AERTS; CHAPIN, 1999; CHAPIN, 1980). De maneira geral, os mecanismos utilizados por plantas diferem quanto à capacidade de captura dos nutrientes e o uso destes depois de capturados (LAJTHA, 1994; LAJTHA; HARRISON, 1995).

Muitos mecanismos para maximizar a absorção de nutrientes no solo são respostas gerais ao déficit de nutrientes na parte aérea e podem ser encontrados para vários nutrientes. As alterações da morfologia da planta estão relacionadas à plasticidade fenotípica e são mais encontradas em culturas agrícolas e/ou em espécies de ocorrência em ambientes mais férteis, onde se pode citar várias alterações na morfologia e fisiologia da planta para ambientes de baixa fertilidade (Tabela 2), destes, alguns são discutidos nos tópicos abaixo.

Tabela 2. Principais estratégias de aquisição e uso de nutrientes do solo por plantas.

Estratégias de captura / aquisição	Aumento da relação raiz/parte aérea
	Aumento da área de superfície radicular
	Aumento da interação micorrízica
	Aumento da taxa de absorção radicular
	Aumento da exsudação de compostos para solubilização de P
Estratégias de uso	Diminuição da taxa de crescimento
	Aumento do crescimento por unidade de P
	Aumento da mobilização
	Aumento da vida útil das folhas

Fonte: (LAJTHA; HARRISON, 1995).

### 2.3.1 Taxa de absorção de nutrientes

Vários mecanismos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos já foram apontados para explicar diferenças genótípicas quanto à eficiência para a absorção e uso de nutrientes, principalmente para P e N. A absorção de um nutriente pelas raízes é o resultado da interação das características morfológicas e fisiológicas das raízes, da rizosfera imediatamente adjacente às raízes e de características químicas do solo que determinam o fluxo de nutrientes para a interface solo-raiz (DAKORA; PHILLIPS, 2002). Quando o acesso da raiz ao nutriente é um fator limitante, as características morfológicas podem ser consideradas críticas. Entretanto, quando existe a movimentação do nutriente até a superfície radicular, as características fisiológicas de absorção são de grande importância (GRASSEIN et al., 2015).

Considerando a capacidade de absorção de um nutriente, a velocidade de absorção de um íon através da membrana está associada a dois fatores: o influxo máximo ( $I_{max}$ ) que está relacionado com a velocidade máxima de absorção, e indica quando todos os transportadores estão saturados, e o  $K_m$  (Constante de Michaelis-Mentem), equivalendo a concentração de íons em que ocorre metade do  $I_{max}$  e seu valor tem relação com o grau de afinidade entre o íon e os transportadores. Menor  $K_m$  indica maior afinidade dos transportadores. Mais recentemente se tem utilizado a variável que indica a concentração mínima em que a planta para de absorver um determinado íon ( $C_{min}$ ), e tem relação com a capacidade de extrair um determinado elemento da solução mesmo que esteja em baixa concentração (WHITE, 2012).

O  $I_{máx}$  é o produto do número de transportadores do nutriente por unidade de área de membrana pela velocidade com que esses transportadores funcionam nessa membrana. Do ponto de vista da nutrição de plantas, uma espécie que tenha alto  $I_{max}$  e baixos  $K_m$  e  $C_{mín}$  deve absorver mais nutriente do que outra espécie que tenha baixo  $I_{max}$  e altos  $K_m$  e  $C_{mín}$ , quando ambos são submetidos a uma solução com baixa concentração de nutriente. A partir dessas características e de alguns estudos com absorção de nutrientes por gramíneas forrageiras, as gramíneas mais aptas em absorver nutrientes são espécies com maior  $I_{max}$  e caracterizadas por maior TCR, o que está diretamente relacionado com maior demanda de nutrientes (GRASSEIN et al., 2015). A maior demanda por nutrientes por essas espécies as leva também a terem menores valores de  $K_m$ , e isso indica que são espécies aptas em obter nutrientes em menores níveis de disponibilidade, apresentando assim menores  $C_{min}$  (EPSTEIN; BLOOM, 2006).

### 2.3.2 Ocorrência de micorrizas arbusculares

Nas pastagens naturais da América do Sul, parte do crescimento das plantas pode ser limitado pela disponibilidade de nutrientes por parte do solo, como discutido anteriormente. Uma das alternativas adaptativas das plantas à baixa fertilidade do solo é a capacidade de realizar associação com microrganismos que auxiliam na absorção destes nutrientes, por exemplo os fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) (BRUNDRETT, 1991). Os FMAs realizam uma associação caracterizada como mutualística benéfica, onde os FMAs provêm às plantas nutrientes, como o P, e água e a planta disponibiliza carboidratos ao fungo. O aumento na absorção de nutrientes, propiciada pelos FMAs, se deve principalmente ao aumento da superfície de absorção e do volume de solo explorado pelas hifas (GRANT et al., 2005). Estudos sugerem que para gramíneas C<sub>4</sub> de ambientes naturais, os FMAs sejam um importante mecanismo para a obtenção de nutrientes em solos de baixa fertilidade (BRUNDRETT, 1991; LUGO et al., 2012; MARQUES et al., 2017a; WILSON; HARTNETT, 1997).

Em pastagens naturais da América do Sul, estudos têm indicado que os FMAs apresentam associação com as gramíneas forrageiras (Tabela 3), e, possivelmente, são importantes na absorção de P e água para essas espécies. Entretanto, não se pode estabelecer um padrão de associação para espécies com TCR contrastantes (Tabela 3). Mas com certeza é um mecanismo benéfico e permite uma associação satisfatória, resultando na manutenção de esporos no solo, o que permite que a associação se mantenha. Essas relações são frequentemente citadas na Pampa Argentina, sendo benéficas às plantas micorrizadas, em diferentes topografias, tipos de solos, e concentrações salinas, pela maior absorção de nutrientes, principalmente P e água (GARCÍA; MENDOZA, 2008).

Tabela 3: Número de esporos e porcentagem de colonização micorrízica em quatro forrageiras C<sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil.

Espécies	Número de esporos (esporo 50 mL solo <sup>-1</sup> )	Colonização micorrízica (%)
<i>Axonopus affinis</i>	643,3	27
<i>Paspalum notatum</i>	450,7	17
<i>Andropogon lateralis</i>	1.133,3	12
<i>Aristida laevis</i>	902,8	24

Fonte: (MARQUES et al., 2017a)

### 2.3.3 Exsudação de fosfatases ácidas

As fosfomonoesterases, que genericamente recebem a denominação de fosfatases, são as enzimas mais estudadas, por atuarem na mobilização de P inorgânico utilizando como substrato ortofosfatos de monoésteres (DUFF; SARATH; PLAXTON, 1994). A produção de fosfatases ácidas é atribuída à atividade metabólica de raízes e fungos (DAKORA; PHILLIPS, 2002), e a concentração de nutrientes na solução do solo regula a atividade das enzimas extracelulares de origem vegetal. Assim, a baixa concentração de P nas raízes, como resultado de deficiência desse nutriente na solução do solo, induz a síntese de fosfatases intra e extracelulares, seguido por um aumento na liberação de fosfatases extracelulares dentro dos exsudatos radiculares (DAKORA; PHILLIPS, 2002).

Considerando que a liberação de fosfatases ácidas no solo por plantas é devido à deficiência de P na planta, a alta TCR de uma espécie em condições de baixa disponibilidade de P no solo tende a responder com maior atividade de fosfatases na rizosfera. Conforme figura abaixo (Figura 1) que apresenta a atividade de fosfatase ácida no solo cultivado com as espécies *Axonopus affinis*, *Paspalum notatum*, *Andropogon lateralis* e *Aristida laevis*, a espécie *A. affinis*, caracterizada pela maior capacidade de produção de MS e característica de crescimento para a captura de recursos (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009), apresenta maior atividade de fosfatases no solo, por outro lado *A. laevis*, uma espécie com estratégia de crescimento para conservação de recursos com baixa produção de MS, apresenta valores menores de atividade de fosfatases, o que, possivelmente, está relacionado com uma menor TCR, e por sua vez, menor demanda de P.

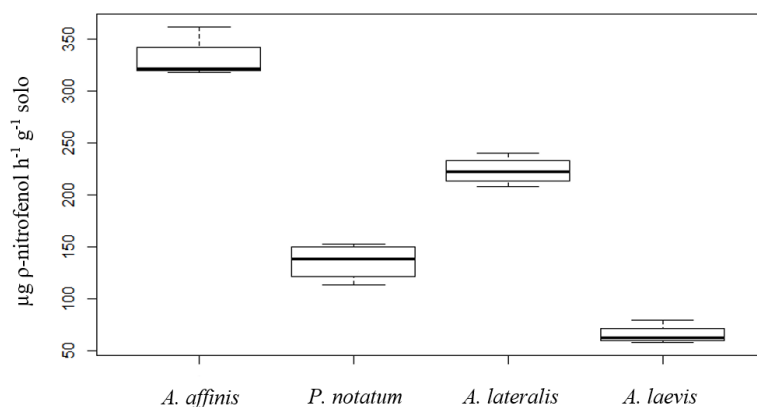


Figura 1: Atividade de fosfatases ácidas no solo cultivado com quatro forrageiras C<sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil.

Fonte: (MARQUES et al., 2017a)

Desta forma, os processos biológicos têm um papel importante no fluxo de nutrientes em pastagens naturais, regulando a disponibilidade do P e de outros nutrientes ao crescimento vegetal. Em sistemas naturais, como pastagens nativas, o fornecimento de P às plantas mostra-se dependente da ciclagem do P orgânico, principalmente em solos de regiões tropicais e subtropicais (OLIVEIRA et al., 2011).

#### 2.3.4 Fixação biológica de nitrogênio

Nos ecossistemas de pastagens naturais, a fixação biológica de nitrogênio (FBN) associada às gramíneas constitui uma etapa importante no ciclo do nitrogênio (N) e está relacionada à produtividade natural do ecossistema. A FBN em gramíneas forrageiras nativas é realizada por uma pequena parcela de microrganismos procariotos através da enzima nitrogenase, responsável por transformar o N<sub>2</sub> na forma inorgânica NH<sub>3</sub>, tornando o N disponível às plantas. Os organismos com esse aparato enzimático são denominados diazotróficos (BRASIL et al., 2005) e os principais gêneros de bactérias associados às pastagens do sul do Brasil são os gêneros *Azotobacter*, *Azospirillum* e *Herbaspirillum* (MARQUES et al., 2017b).

Nesse sentido, trabalhos de pesquisas realizadas nas décadas de 60 a 80 evidenciaram a contribuição considerável da FBN para a nutrição nitrogenada de algumas gramíneas forrageiras.



Através da técnica de diluição isotópica de  $^{15}\text{N}$  (BODDEY; CHALK; VICTORIA, 1983) foi identificado que a gramínea *Paspalum notatum* ecótipo Batatais obteve 10 % de seu N ( $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) via FBN, podendo essa espécie por meio da FBN fixar até  $90 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ .

Em estudo realizado com gramíneas nativas da América do Sul (MARQUES et al., 2017b), os resultados mostraram que o potencial de fixação de N difere entre as espécies com diferentes estratégias de crescimento, sugerindo que o nível de dependência da FBN em uma pastagem depende do tipo de espécies que compõem essas pastagens, uma vez que as espécies com maiores taxas de crescimento são menos dependentes da FBN. Entre as quatro espécies de gramíneas estudadas (Figura 2), *A. laevis*, que é uma espécie de estratégia de crescimento lento, apresentou maior contribuição da FBN no N total acumulado (39%). Portanto, esta espécie, embora tenha baixo valor nutricional para pastagem, possui uma função importante para o ecossistema, permitindo a entrada de N em formas orgânicas no sistema de pastagens nativas. *P. notatum*, mostrou grande capacidade de absorver N disponível do solo, com baixa contribuição da FBN, tem uma contribuição de 76% do N vindo do solo. Considerando a grande absorção de N do solo por algumas espécies, a manutenção de expressivos teores de matéria orgânica no solo representa o principal aporte de N para as espécies alta taxa TCR.

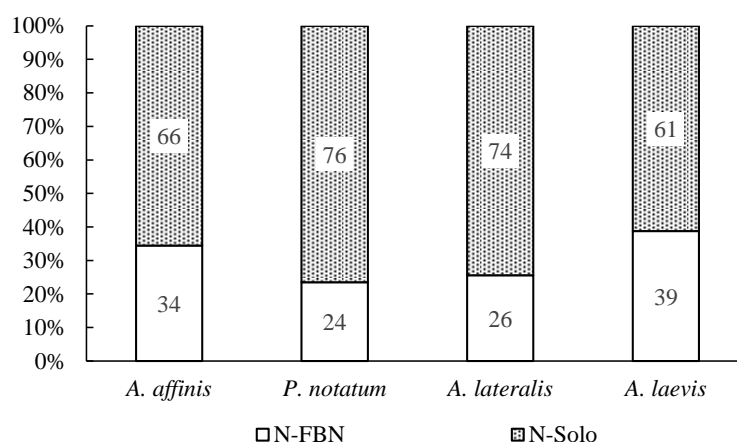


Figura 2: Contribuição da fixação biológica de N (N-FBN) e do N absorvido do solo (N-Solo) no N total acumulado por quatro forrageiras  $\text{C}_4$  nativas das pastagens do sul do Brasil.

Fonte: (MARQUES et al., 2017b)

### 2.3.5 Uso, reabsorção e remobilização de N e P

A eficiência de uso de um nutriente compreende a eficiência de aquisição ou capacidade superior de adquiri-lo do meio ambiente e a capacidade de usá-lo de forma eficiente, ou seja, a capacidade superior de converter nutriente em biomassa ou produção (VENEKLAAS et al., 2012). Dessa forma, a explicação da distribuição de espécies de plantas sobre os gradientes ambientais, está relacionada com o acúmulo de C e economia de uso dos nutrientes minerais. Este assunto tem sido investigado com respeito à variação na eficiência de uso dos recursos entre espécies e a dependência da eficiência de uso de recursos sobre circunstâncias ambientais.

A eficiência de uso de nutrientes pode estar relacionada com vários processos que possuem diferentes potenciais para contribuir na produtividade como: (a) consumo de luxo e armazenamento vacuolar de 25 a 70 do total de N e P da planta; (b) desenvolvimento de materiais fibrosos e cuticulares e (c) acumulação de açúcares e polissacarídeos de reserva (GEORGE; HORST; NEUMANN, 2011). Alta eficiência de uso de nutrientes é considerada vantajosa em condições de baixa fertilidade do solo, por que implica em alta produção de biomassa por unidade de nutriente absorvido.

Considerando a eficiência de uso de nutrientes pelas plantas, algumas características da ciclagem de nutrientes minerais são importantes, como a retranslocação, que é a movimentação no floema das folhas mais velhas para as partes em crescimento da parte aérea e da parte aérea para as raízes, e a reciclagem, chamada de translocação de nutrientes de volta para a parte aérea pelo xilema. A eficiência de uso de P, ao contrário do N, é aparentemente maximizada devido à alta capacidade de remobilização. Aparentemente, a remobilização do P pode ser maior do que a de N. Isto sugere que as frações de P são mais rapidamente desfeitas ou retranslocadas que as frações de N.

A senescência culmina com a morte foliar, no entanto, esse estágio só é atingido após os processos de senescência terem sido acompanhados da remobilização dos nutrientes para outras partes da planta. A remobilização de N tem relação com a eficiência de uso deste nutriente. As proteínas das folhas e, em particular, as proteínas fotossintéticas de plastídios são extensivamente degradadas durante a senescência, proporcionando uma fonte de N que as plantas podem usar para complementar a nutrição dos órgãos em crescimento (MASCLAUX-DAUBRESSE et al., 2010). Os cloroplastos, os quais possuem mais de 70% da proteína das folhas são a principal fonte de nutrientes utilizada durante senescência. A RUBISCO representa 50% do teor de proteína solúvel total nas folhas das plantas C<sub>3</sub> e em torno de 30% em plantas C<sub>4</sub>.

Em conjunto com outras proteínas relacionadas com a fotossíntese, a RUBISCO é a maior fonte de nitrogênio para a remobilização (LIU et al., 2008). Juntamente com a RUBISCO, o complexo coletor de luz que faz parte das membranas dos tilacóides é formado de proteínas e pigmentos, principalmente clorofila, que são também remobilizados. Os passos iniciais da degradação da clorofila e de proteínas dos cloroplastos ocorrem inicialmente dentro do plastídio. Independentemente do destino dos constituintes dos tilacóides, as enzimas do estroma são degradadas mais cedo durante a senescência, levando ao declínio da capacidade fotossintética (SOUZA; FERNANDES, 2006). No processo de remobilização de N, durante a senescência, quando as proteínas foliares são degradadas, o N liberado na forma de  $\text{NH}_4^+$  é reassimilado e convertido principalmente nas amidas glutamina e asparagina, que são translocadas para os órgãos em crescimento e desenvolvimento (LIU et al., 2008).

O P é um elemento relativamente móvel em plantas, e move-se facilmente entre os órgãos (VAN DE WIEL; VAN DER LINDEN; SCHOLTEN, 2016), isso é importante em condições de plantas deficientes em P, onde o fornecimento de P pelas raízes pode ser suplementado pela mobilização de P de folhas velhas para as folhas jovens e raízes em crescimento. Esse processo envolve a depleção das reservas de P inorgânico ( $\text{P}_i$ ) e a quebra de P orgânico de folhas velhas por fosfatases (DUFF; SARATH; PLAXTON, 1994). A hidrólise de ácidos nucleicos e de fosfolipídios contribui com 40–47% e 26–38 %, respectivamente, do total de P reabsorvido de folhas senescentes de espécies decíduas (AERTS; CHAPIN, 1999). Em plantas deficientes em  $\text{P}_i$ , o fornecimento restrito de P para a parte aérea, a partir das raízes via xilema, é suplementado pelo aumento na mobilização de P armazenado nas folhas velhas e retranslocado para as folhas jovens e para as raízes em crescimento (VAN DE WIEL; VAN DER LINDEN; SCHOLTEN, 2016).

No xilema, o P é transportado quase que exclusivamente como  $\text{P}_i$ , enquanto que quantidades significativas de P orgânico são encontrados no floema. A remobilização de P não é apenas uma questão de senescência, ela ocorre mesmo em tecidos jovens não amadurecidos, apoiando a ideia de que uma fração específica de P é ciclado na planta. Como plantas tendem a remobilizar pelo menos 50% de P das folhas senescentes e frequentemente o P é redistribuído quantitativamente, a remobilização é uma fonte importante para o crescimento, particularmente, em fases posteriores do desenvolvimento e em situações em que a disponibilidade de P no solo é baixa (AERTS; CHAPIN, 1999).

## 2.4 ADUBAÇÃO DE PASTAGENS NATIVAS

Considerando que a produção de forragem pela maioria das áreas de campo nativo na América do Sul é baixa, nas formas de manejos tradicionais em comparação a pastagens cultivadas, que normalmente são adubadas, existe a possibilidade de aumentar a produtividade daquelas áreas com o uso da adubação com P e N, tornando-as mais produtivas e evitando a sua substituição por culturas anuais, florestas ou pastagens cultivadas (TIECHER et al., 2014).

Nesse sentido, a aplicação de fertilizantes fosfatados e nitrogenados sobre as pastagens tem-se evidenciado rentável economicamente e com impactos ambientais desprezíveis (GATIBONI et al., 2000; SANTOS et al., 2008). Assim, as gramíneas nativas, componentes das pastagens naturais, podem tornar-se menos dependentes da mineralização das frações orgânicas de P e N para a produção de forragem. Entretanto, a adubação de áreas de pastagens nativas torna-se complexa, devido às variações das necessidades nutritivas das espécies campestres que formam a vasta biodiversidade das pastagens.

O efeito da adubação com N tem sido objeto de muitos estudos, já que é o fator mais limitante na produção de matéria seca e do teor em proteína das forrageiras consumidas pelos animais nas pastagens naturais (SIEWERDT; NUNES; SILVEIRA JÚNIOR, 2001). Resultados comprovam que as gramíneas forrageiras respondem linearmente, na produção de matéria seca, até doses de 350 kg ha<sup>-1</sup> de N (SIEWERDT; NUNES; SILVEIRA JÚNIOR, 2001). Todavia, cada aumento é menos eficiente e a produção obtida com altas doses de N pode ter uma relação custo/benefício elevada. O uso de fertilizantes nitrogenados determina um aumento no teor de proteína bruta na forragem à medida que se elevam as doses de N aplicado. Porém, os máximos rendimentos em proteína bruta alcançam-se com doses maiores que aquelas necessárias para produzir altos rendimentos de matéria seca.

É importante ressaltar que a resposta à adubação nitrogenada depende da composição florística da área e de fatores como umidade do solo, fertilidade natural e manejo do pastejo. E por isso, a resposta produtiva à aplicação de N pode ser variável. Outro estudo aponta que a aplicação de 200 kg ha<sup>-1</sup> de N em pastagem natural aumenta a produção de peso vivo, a margem bruta e a eficiência de conversão do N em produto animal. O investimento em fertilização da pastagem natural é biológica e economicamente viável, independentemente da dose de N até 200 kg ha<sup>-1</sup>.

Se considerarmos a aplicação de fertilizantes fosfatados em pastagens naturais, alguns trabalhos sugerem a aplicação de fosfatos naturais (FN), ao invés de fertilizantes fosfatados solúveis, que normalmente possuem elevado custo (TIECHER et al., 2014). Por isso, os FN podem ser uma alternativa economicamente mais viável para os pecuaristas. No entanto, a disponibilização de P pela aplicação de FN é sensível às elevações nos teores de Ca, aos aumentos no pH e à queda do teor de umidade do solo, além da pequena área de contato solo/fertilizante quando é aplicado sobre as pastagens, desfavorecendo-o na comparação aos fosfatos solúveis.

A aplicação de fontes mais solúveis de P, como superfosfato triplo (SFT) ou super fosfato simples (SFS), mesmo com o decréscimo natural com o passar do tempo, apresentam disponibilidade superior às condições de aplicação de fosfato natural. As pastagens naturais são mais efetivas em utilizar o P disponibilizado pela aplicação de fosfato solúvel. A aplicação de fosfato solúvel promove aumento da disponibilidade de P no solo em pastagens naturais, inclusive mantendo níveis mais elevados em curto, médio e longo prazos, comparativamente ao fosfato natural. A aplicação de fertilizantes fosfatados, principalmente os solúveis em água em pastagens naturais, aumenta a importância das frações inorgânicas lábeis de P na disponibilização do nutriente para as plantas, tornando-as menos dependentes da mineralização das frações orgânicas (OLIVEIRA et al., 2014).

Para pastagens naturais, a oferta de forragem do período de inverno com o uso da adubação e calagem e introdução de espécies de estação fria apresenta resposta à calagem e à adubação fosfatada, com aumento da produção de forragem em relação à condição natural, mostrando assim que esta ferramenta de manejo pode ser utilizado para o aumento da disponibilidade de forragem no inverno (GATIBONI et al., 2000) (Tabela 4).

Tabela 4: Produção de forragem em função do uso de adubação e calcário.

Autor	Calcário (Ton)	Tratamento	Produção de forragem (kg ha <sup>-1</sup> )
(GATIBONI et al., 2000)	3.2	Sem P	4.114,0
		Sem P + espécies	5.569,0
		SFT + calcário	8.7980
(GATIBONI et al., 2008)	3.2	Sem P	3.100,0
		Sem P + espécies	3.478,0
		SFT + calcário	6.811,0

O melhoramento da pastagem natural pela adubação, calagem e introdução de espécies exóticas aumenta a produtividade da pastagem e a qualidade bromatológica da forragem produzida. Além disso, os fosfatos solúveis promovem maior acúmulo de fósforo na forragem relativamente aos fosfatos naturais (GATIBONI et al., 2008).

Todavia, existe efeito da adubação que se refere às mudanças na diversidade botânica. Enquanto a adubação nitrogenada resulta na diminuição da percentagem de leguminosas, a aplicação de superfosfatos e cloreto de potássio favorece às leguminosas (OLIVEIRA et al., 2015; SALLIS; SIEWERDT, 2000). No entanto, em alguns casos a estabilidade na riqueza de espécies e a diversidade florística com aplicações P pode ser atribuída à substituição de espécies, e esse processo pode mudar a composição botânica sem alterar a diversidade florística. Essa alteração pode ser atribuída ao aumento da disponibilidade de P e da concorrência do azevém anual em áreas de campo com introdução dessa espécie, ou com a aplicação de SFT promovendo o aparecimento de espécies que são ausentes em condições de aplicação de SFS e condições naturais de fertilidade.

## 2.5 CONHECIMENTO SOBRE A ABORDAGEM FUNCIONAL DAS PASTAGENS NATURAIS NO SUL DO BRASIL

Os tipos funcionais de plantas (TFPs) podem ser definidos como conjuntos de plantas que exibem respostas semelhantes às condições ambientais e que têm efeitos semelhantes sobre os processos dominantes do ecossistema. O conceito de TFPs recebeu nova atenção como uma possível estrutura para prever a resposta do ecossistema às mudanças induzidas pelo homem em escala global (DIAZ et al., 1997). Além disso, o uso da abordagem funcional transforma a enorme complexidade das espécies e populações individuais em um número relativamente pequeno de padrões recorrentes e gerais com maior capacidade de interpretação das respostas sob distúrbios.

Os estudos mais recentes para o agrupamento em tipos funcionais utilizam protocolos que envolvem a medição de atributos em várias espécies e, a partir da construção de bases de dados padronizadas, se faz a exploração das relações entre característica/atributos buscando padrões consistentes de associação (DIAZ et al., 1997).

Para as pastagens nativas do sul do Brasil, o pastejo é o fator mais importante que afeta a vegetação herbácea. No entanto, as respostas de comunidades vegetais ao pastejo são de difícil predição, devido, principalmente, ao número de espécies nessas pastagens naturais (CRUZ et al.,

2010). Assim, o estudo de espécies baseado em uma tipologia funcional surge como ferramenta auxiliar no reconhecimento e manejo de ambientes de alta diversidade. A classificação proposta para as pastagens naturais do sul do Brasil em TFPs consiste no agrupamento de espécies segundo respostas comuns ao ambiente ou processos do ecossistema (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009), e consistem de conjuntos de gramíneas com características semelhantes quanto ao TMS e AFE das lâminas foliares (Tabela 5).

Tabela 5: Grupos de tipos funcionais de plantas (TFPs) baseados no teor de matéria seca (TMS) e área foliar específica (AFE) de folhas de gramíneas predominantes em pastagens naturais do RS.

Grupo	Estratégia de crescimento	TMS (g kg <sup>-1</sup> )	AFE (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	Espécies
A	Captura de recursos	<300	>20	<i>Axonopus affinis</i> , <i>A. argentinus</i> , <i>Dichantelium sabulorum</i> , <i>Paspalum notatum</i> , <i>P. paucifolium</i> , <i>P. pumilum</i> .
B		300 a 400	14 a 16	<i>Andropogon lateralis</i> , <i>A. selloanus</i> , <i>A. ternatus</i> , <i>Coelorchis selloana</i> , <i>Paspalum notatum</i> , <i>P. plicatulum</i> , <i>Schizachyrium microstachyum</i> e <i>S. spicatum</i> .
C	Conservação de recursos	400 a 500	8 a 12	<i>Andropogon lateralis</i> , <i>Erianthus spp</i> , <i>Piptochaetium montevidense</i> , <i>Paspalum plicatulum</i> , <i>Piptochaetium stipoides</i> , <i>Sporobolus indicus</i> , <i>Stipa spp</i> .
D		>500	<8	<i>Aristida laevis</i> , <i>A. phylifolia</i> , <i>A. venustula</i> , <i>Erianthus spp</i> , <i>Piptochaetium montevidense</i> , <i>Sorghastrum spp</i> .

Fonte: (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009)

As gramíneas foram utilizadas para formação desses grupos pois representam 65 a 85% da massa de forragem nas pastagens naturais do sul do Brasil. No trabalho de QUADROS; TRINDADE; BORBA (2009) foi sugerido o agrupamento de 28 espécies de gramíneas em quatro TFPs (A, B, C e D), os quais podem ser separados em grupos de estratégias de captura ou de conservação de recursos. No primeiro extremo estão os chamados TFPs de estratégias de captura de recursos (A e B), que são compostos majoritariamente por espécies prostradas, estoloníferas ou rizomatosas, adaptadas a pastejos mais intensos e frequentes, de maior abundância em ambientes com maior fertilidade do solo e/ou disponibilidade hídrica. Essas plantas utilizam os recursos intensa e rapidamente, com grande reciclagem interna de nutrientes e de componentes estruturais. Alocam menos tecidos em suas estruturas fotossintéticas, que têm uma duração de vida menor, com folhas menos espessas e mais tenras, portanto com maior AFE e menor TMS

No outro extremo encontram-se os TFP C e D que podem ser caracterizadas como de conservação de recursos, são compostos por espécies que formam touceiras densas, com acúmulo de

material senescente. Em sua maioria, são espécies adaptadas a ambientes marginais, menos férteis, mais pedregosos, com limitações edáficas e climáticas. A esses TFP é atribuída uma menor reciclagem interna de nutrientes. Essas espécies investem os nutrientes e os fotoassimilados em estruturas foliares mais complexas, mais densas e de maior duração de vida, apresentando maior TMS.

Salienta-se que toda essa caracterização atribuída à essas espécies e/ou grupos foram feitas pelos autores por analogia a outros trabalhos de comparação com espécies, que na sua grande maioria, são espécies C<sub>3</sub> do continente europeu. Assim, fica evidenciado a necessidade da realização de estudos fisiológicos confirmando ou não a consistência dos tipos funcionais baseados nos atributos foliares para as gramíneas ocorrentes nas pastagens naturais do sul do Brasil. Alguns estudos referentes às características de crescimento foliar (MACHADO et al., 2013; SANTOS et al., 2014) e de interação com microrganismo do solo (MARQUES et al., 2017a, 2017b) já são conhecidos para os TFPs. Portanto, o presente estudo pretende avançar no aspecto da fisiologia vegetal para os diferentes grupos, o que está exposto nos capítulos a seguir.



## 2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AERTS, R.; CHAPIN, F. S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research**, v. 30, n. C, p. 1–67, 1999.
- BANDINELLI, D. G. et al. Variáveis morfogênicas de *Andropogon lateralis* Nees submetido a níveis de nitrogênio nas quatro estações do ano. **Ciência Rural**, v. 33, n. 1, p. 71–76, 2003.
- BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19–27, 2002.
- BEHLING, H. et al. Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: PILLAR, V. D. P. et al. (Eds.). **Campos Sulinos - conservação e uso da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2009. p. 13–41.
- BEHLING, H.; PILLAR, V. D.; BAUERMANN, S. G. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 133, n. 3–4, p. 235–248, 2005.
- BEHLING, H.; PILLAR, V. DE P. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern *Araucaria* forest and grassland ecosystems. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 362, n. 1478, p. 243–251, 2007.
- BESKOW, M. S.; SIEWERDT, L.; JÚNIOR, P. S. Adubação nitrogenada de inverno em campo natural de Planossolo no litoral - sul do Rio Grande do Sul: efeitos na produção primaveril de forragem. **Revista Brasileira de Agrociência**, v. 6, p. 232–238, 2000.
- BODDEY, M.; CHALK, M.; VICTORIA, L. The use of the N isotope dilution technique to estimate the contribution of associated biological nitrogen fixation to the nitrogen nutrition of *Paspalum notatum*. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 29, n. 1977, p. 1036–1045, 1983.
- BOLTON, J. K.; BROWN, R. H. Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways: Response of *Panicum maximum*, *Panicum milioides*, and tall fescue (*Festuca arundinacea*) to nitrogen nutrition. **Plant Physiology**, v. 66, n. 1, p. 97–100, 1 jul. 1980.
- BRAMBILLA, D. M. et al. Impact of nitrogen fertilization on the forage characteristics and beef calf performance on native pasture overseeded with ryegrass. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 41, n. 3, p. 528–536, 2012.
- BRASIL, S. et al. Ocorrência e diversidade de bactérias diazotróficas associadas a gramíneas forrageiras do pantanal sul matogrossense. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 29, n. 2, p. 179–190, 2005.
- BRUNDRETT, M. Mycorrhizas in Natural Ecosystems. In: **Advances in Ecological Research**.

[s.l: s.n.]. v. 21p. 171–313.

CHAPIN, S. F. I. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. c, p. 233–260, 1980.

CONFORTIN, A. C. C. et al. Leaf tissue fluxes of Pampa biome native grasses submitted to two grazing intervals. **Grass and Forage Science**, p. 1–9, 2016.

CRUZ, P. et al. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. **Rangeland Ecology & Management**, v. 63, n. 3, p. 350–358, 2010.

CUNHA, M. K. et al. Doses de nitrogênio e enxofre na produção e qualidade da forragem de campo natural de Planossolo no Rio Grande do Sul. v. 30, n. 3, p. 651–658, 2001.

DAKORA, F. D.; PHILLIPS, D. A. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. **Plant and Soil**, v. 245, n. 1, p. 35–47, 2002.

DIAZ, S. et al. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal of Vegetation Science**, v. 8, n. 4, p. 463–474, 1997.

DUFF, S. M. G.; SARATH, G.; PLAXTON, W. C. The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism. **Physiologia Plantarum**, v. 90, n. 4, p. 791–800, abr. 1994.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Nutrição mineral das plantas: princípios e perspectivas**. 2. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2006.

ESSINGTON, M. E. **Soil and water chemistry: An integrative approach**. 1. ed. Florida: CRC Press, 2004. v. 1

FORT, F. et al. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 110, p. 62–72, 2015.

GARCÍA, I. V.; MENDOZA, R. E. Relationships among soil properties, plant nutrition and arbuscular mycorrhizal fungi-plant symbioses in a temperate grassland along hydrologic, saline and sodic gradients. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 63, n. 3, p. 359–371, 2008.

GARNIER, E. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. **Annals of Botany**, v. 76, n. 6, p. 667–672, dez. 1995.

GATIBONI, L. C. et al. Influência da adubação fosfatada e da introdução de espécies forrageiras de inverno na oferta de forragem de pastagem natural. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 8, p. 1663–1668, ago. 2000.

GATIBONI, L. C. et al. Efeito da adubação fosfatada e da calagem sobre a qualidade bromatológica da forragem de pastagem natural com introdução de espécies forrageiras de inverno. **Revista Brasileira de Agrociência**, v. 14, n. 3, p. 125–134, 2008.

GEORGE, E.; HORST, W. J.; NEUMANN, E. Adaptation of Plants to Adverse Chemical Soil Conditions. In: **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants: Third Edition**. [s.l: s.n.]. p. 409–472.

GRANT, C. et al. Soil and fertilizer phosphorus: Effects on plant P supply and mycorrhizal development. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 85, n. 1, p. 3–14, 2005.

GRASSEIN, F. et al. Relationships between functional traits and inorganic nitrogen acquisition among eight contrasting european grass species. **Annals of Botany**, v. 115, n. 1, p. 107–115, 2015.

LAJTHA, K. Nutrient uptake in eastern deciduous tree seedlings. **Plant and Soil**, v. 160, n. 2, p. 193–199, mar. 1994.

LAJTHA, K.; HARRISON, A. F. Strategies of phosphorus acquisition and conservation by plant species and communities. **Phosphorus in the global environmental: transfers, cycles and management**, p. 139–147, 1995.

LIU, J. et al. Protein degradation and nitrogen remobilization during leaf senescence. **Journal of Plant Biology**, v. 51, n. 1, p. 11–19, 2008.

LUGO, M. A. et al. Colonization of native Andean grasses by arbuscular mycorrhizal fungi in Puna: A matter of altitude, host photosynthetic pathway and host life cycles. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 81, n. 2, p. 455–466, 2012.

LYNCH, J. P. Root Architecture and Nutrient Acquisition. In: **Nutrient Acquisition by Plants**. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. v. 181p. 147–183.

MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 42, n. 1, p. 22–29, 2013.

MARQUES, A. C. R. et al. The effects of phosphorous fertilization on the mycorrhizal colonization of native forage grasses in the pampa biome. **Revista Brasileira de Tecnologia Agropecuária**, v. 1, n. 1, p. 58–64, 2017a.

MARQUES, A. C. R. et al. Biological nitrogen fixation in C4 grasses of different growth strategies of South America natural grasslands. **Applied Soil Ecology**, v. 113, p. 54–62, 2017b.

MASCLAUX-DAUBRESSE, C. et al. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: Challenges for sustainable and productive agriculture. **Annals of Botany**, v. 105, n. 7, p. 1141–1157, 2010.

MOMMER, L.; WEEMSTRA, M. The role of roots in the resource economics spectrum. **New Phytologist**, v. 195, n. 4, p. 725–727, 2012.

OLIVEIRA, L. B. et al. Formas de fósforo no solo sob pastagens naturais submetidas à adição de fosfatos. **Revista Brasileira de Ciencia do Solo**, v. 38, n. 3, p. 1–553, 2014.

OLIVEIRA, L. B. et al. Long-term effects of phosphorus on dynamics of an overseeded natural grassland in Brazil. **Rangeland Ecology and Management**, v. 68, n. 6, p. 445–452, 2015.

OLIVEIRA, L. B. DE et al. Fósforo microbiano em solos sob pastagem natural submetida à queima e pastejo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 35, n. 5, p. 1509–1515, 2011.

POORTER, H.; EVANS, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v. 116, n. 1–2, p. 26–37, 10 ago. 1998.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. D. P. P. S. C. M. Z. M. DE S. C. A. V. Á. (Ed.). **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. p. 208–215.

RHEINHEIMER, D. DOS S. et al. Amplitude no fósforo microbiano em um argissolo em pastagem nativa submetida a roçada e introdução de espécies forrageiras com fertilização fosfatada em diferentes épocas. **Acta Scientiarum - Agronomy**, v. 30, n. 4, p. 561–567, 2008.

RHEINHEIMER, D. DOS S.; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J. Fatores que afetam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio direto. **Ciência Rural**, v. 38, n. 2, p. 576–586, 2008.

RYSER, P. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: A comparison of five ecologically contrasting grasses. **Source: Functional Ecology British Ecological Society Functional Ecology**, v. 10, n. 10, p. 717–723, 1996.

SALLIS, M. DA G.; SIEWERDT, L. Combinação entre N, P, K e calcário na produtividade de matéria seca e proteína bruta da forragem de campo natural de Planossolo. **Revista Brasileira de Agrociência**, v. 6, n. 2, p. 157–160, 2000.

SANTOS, D. T. et al. Eficiência bioeconômica da adubação de pastagem natural no sul do Brasil. **Ciência Rural**, v. 38, n. 2, p. 437–444, abr. 2008.

SANTOS, A. B. DOS et al. Morfogênese de gramíneas nativas do Rio Grande do Sul (Brasil) submetidas a pastoreio rotativo durante primavera e verão. **Ciência Rural**, v. 44, n. 1, p. 97–103, 2014.

**SBCS. Manual de Calagem e Adubação Para os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. Porto Alegre: Evangraf LTDA, 2016.

SCHERER, C. S.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. N. A. M. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the pleistocene of southern Brazil. v. 10, n. 1, p. 35–52, 2007.

SCHERER, C. S.; ROSA, Á. A. S. Um equídeo fóssil do pleistoceno de Alegrete, RS, Brasil. **Pesquisas em Geociências**, v. 30, n. 2, p. 33–38, 2003.

SIEWERDT, L.; NUNES, A. P.; SILVEIRA JÚNIOR, P. Efeito da adubação nitrogenada na

produção e qualidade da matéria seca de um campo natural de Planossolo no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Agrociência**, v. 31, n. 3, p. 157–162, 2001.

SOUZA, S. R.; FERNANDES, M. S. Nitrogênio. In: **Nutrição Mineral de Plantas**. Manlio Sil ed. [s.l.] Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 432.

TIECHER, T. et al. Phosphorus application and liming effects on forage production, floristic composition and soil chemical properties in the Campos biome, southern Brazil. **Grass and Forage Science**, v. 69, n. 4, p. 567–579, 2014.

VAN DE WIEL, C. C. M.; VAN DER LINDEN, C. G.; SCHOLTEN, O. E. Improving phosphorus use efficiency in agriculture: opportunities for breeding. **Euphytica**, v. 207, n. 1, p. 1–22, 2016.

VENEKLAAS, E. J. et al. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. **New Phytologist**, v. 195, n. 2, p. 306–320, jul. 2012.

WALTERS, M. B.; KRUGER, E. L.; REICH, P. B. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. **Oecologia**, v. 96, n. 2, p. 219–231, 1993.

WHITE, P. J. **Ion Uptake Mechanisms of Individual Cells and Roots : Short-distance Transport**. 3. ed. Adelaide: Elsevier Ltda, 2012.

WILSON, G.; HARTNETT, D. Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tall grass prairie microcosms. **American journal of botany**, v. 84, n. 4, p. 478, 1997.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.

### 3 HIPÓTESES

Das espécies que habitam as pastagens naturais da América do Sul, sob as condições de clima e de solo que moldaram a atual estrutura dessas pastagens, as gramíneas apresentaram os melhores mecanismos adaptativos para o crescimento e persistência. Dentre os mecanismos de maior importância, a lenta taxa de crescimento relativo é o principal mecanismo de tolerância às restrições no fornecimento de nutrientes e água. Dessa forma, nas pastagens da América do Sul existem espécies com diferentes estratégias de crescimento, as quais têm diferentes taxas de crescimento e apresentam diferentes características fisiológicas de uso de N e P, o que leva a diferentes capacidades de produção de matéria seca de forragem, com isso, as hipóteses são:

1. As espécies com atributos foliares de captura de recursos têm maior eficiência de produtividade do N foliar, o que resulta em maior capacidade de assimilação de CO<sub>2</sub> e, consequentemente, produção de tecidos.
2. Espécies caracterizadas como de captura de recursos, com maior AFE, possuem maior capacidade de expandir sua área foliar em resposta à adubação com N, se comparadas com espécies de conservação de recursos, o que resulta em maior assimilação de CO<sub>2</sub>.
3. Espécies com maior AFE também possuem maior área radicular e comprimento específico de raiz. Por outro lado, as espécies de maior densidade de tecido radicular e teor de matéria seca de raiz também possuem maior teor de matéria seca das folhas, ou seja, os padrões de uso de matéria seca são iguais entre raízes e folhas.
4. Espécies de captura de recursos, com maior área radicular e comprimento específico de raiz, possuem maior concentração de P em folhas e raízes, bem como maior eficiência de uso de P
5. A maior área e comprimento específico de raiz, pelas espécies de captura de recursos, são adaptações para uma maior taxa de absorção de P devido a maior taxa de crescimento relativo.

## **4 OBJETIVOS**

### **4.1 OBJETIVO GERAL**

Caracterizar os atributos radiculares em relação aos atributos foliares de gramíneas nativas das pastagens do sul do Brasil, bem como caracterizar a fotossíntese e o uso do N na fotossíntese, e absorção e uso de P pelas gramíneas com estratégias contrastantes de crescimento.

### **4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. Identificar se existem diferenças na assimilação de CO<sub>2</sub>, uso da água e eficiência de produtividade do N foliar entre espécies contrastantes para atributos foliares.
2. Quantificar o efeito da adubação com N na assimilação de CO<sub>2</sub>, uso da água na fotossíntese e na área foliar em gramíneas com estratégias contrastantes de crescimento.
3. Caracterizar se existe relação entre os atributos foliares e radiculares e propor uma classificação funcional das espécies nativas levando em consideração esses atributos.
4. Determinar se as espécies com estratégias de crescimento contrastantes entre captura e conservação de recursos também são contrastantes na concentração de P na matéria seca e identificar se as espécies com atributos foliares de captura de recursos são as espécies que tem maior eficiência de uso de P para a produção de matéria seca.
5. Identificar se a característica de captura de recursos está relacionada com maior concentração de P nas folhas e raízes, assim como na maior taxa de crescimento relativo, e determinar se isso está relacionado com maior capacidade de influxo de P pelas plantas e com transportadores de maior afinidade para o P.

## 5 ESTRATÉGIA DE ESTUDO

A estratégia de estudo da presente tese de doutorado baseou-se na obtenção de dados a partir de experimentos com as espécies nativas cultivadas em ambiente de casa de vegetação. Foram coletadas variáveis como a concentração de nutrientes nas plantas, análise de assimilação de CO<sub>2</sub> e atributos de folhas e raízes. Nesse sentido, os resultados foram agrupados em cinco capítulos além do capítulo de revisão bibliográfica:

- O primeiro versa sobre relação dos atributos foliares e concentração de N na assimilação de CO<sub>2</sub> e uso de água na fotossíntese.
- O segundo trata da quantificação do efeito da adubação com N sobre a fotossíntese e área foliar das espécies em relação às estratégias de crescimento.
- O terceiro aborda a relação entre atributos de folhas e raízes e traz uma proposição de grupos de espécies com base nesses atributos.
- O quarto tenta identificar o efeito da variação da disponibilidade de P sobre a consistência dos atributos de folhas e raízes, bem como identificar uma possível relação entre estratégias de crescimento com eficiência de uso de P.
- O quinto visa testar se existe relação entre a taxa de crescimento relativo e a capacidade de absorção de P por duas gramíneas com estratégias de crescimento contrastantes.

Ao final, criamos um capítulo (sétimo capítulo) de considerações finais, nesse capítulo testando a correlação entre todas as variáveis estudadas em condições de baixa fertilidade. A partir disso, foi feita a proposição de um modelo conceitual de interação entre plantas com estratégias contrastantes de crescimento, em relação ao ambiente e com um foco nas características fisiológicas e em relação ao N e P. A partir dos dados obtidos, esperamos reforçar a classificação funcional dessas espécies através de informações sobre uma ampla gama de variáveis, tanto de atributos radiculares e foliares, bem como das características fisiológicas e da nutrição dessas espécies.



## 6 CAPÍTULO 2 - RELAÇÃO ENTRE FOTOSÍNTESE E NITROGÊNIO FOLIAR DE GRUPOS DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS DAS PASTAGENS NATURAIS DA AMÉRICA DO SUL COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO

Resumo: A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e a capacidade de uso de N na fotossíntese e, consequentemente, a produção de matéria seca têm relação com a forma com que uma espécie aloca N nas folhas em função da sua estratégia de crescimento. Espécies com estratégia de crescimento para captura de recursos estão relacionadas com alta área foliar específica (AFE) e menor teor de matéria seca foliar (TMS), podendo ser espécies com maior eficiência de produtividade do N foliar. Assim, o objetivo foi estudar em dez gramíneas forrageiras C<sub>4</sub> da América do Sul a existência de diferenças na assimilação de CO<sub>2</sub>, uso da água e eficiência de produtividade do N foliar entre os grupos formados por espécies contrastantes em AFE e TMS. As espécies *Axonopus affinis*, *Paspalum pumilum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum urvillei*, *Paspalum plicatulum*, *Paspalum ionanthus*, *Andropogon lateralis*, *Schizachyrium microstachyum*, *Sporobolus indicus* e *Erianthus angustifolium* foram cultivadas em vasos com 5 kg de solo em casa de vegetação com cinco repetições. Nessas espécies os atributos AFE e TMS foram usados para diferenciar as espécies entre grupos similares para os atributos. Nossos dados indicam que grupos com maior AFE e menor TMS caracterizam espécies com maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e com maior eficiência de carboxilação da RUBISCO, assim como, são espécies com maior eficiência de produção de matéria seca por unidade de N foliar. Grupos de espécies com menor AFE e maior TMS são espécies de menor concentração de N por unidade de matéria seca de folhas. Embora a redução da AFE e aumento do TMS proporcione uma menor taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, são espécies com uma menor taxa de transpiração.

Palavras chave: Condutância estomática. Eficiência de uso da água. Fotossíntese. Tipos funcionais de plantas. Transpiração.

## 6.1 INTRODUÇÃO

A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e a consequente produção de matéria seca, tem correlação positiva com a concentração de nitrogênio (N) foliar (POORTER; EVANS, 1998). Isto é devido, principalmente, a grande quantidade de N foliar presente nos cloroplastos, sendo a maior parte dele investido na captura de luz e assimilação de CO<sub>2</sub>. No entanto, apesar desta forte ligação entre a fotossíntese e o N, a razão entre a taxa de assimilação e a quantidade de N na folha é variada, isso é devido a variação quantidade de N que é alocado nas estruturas fotossintéticas variar entre diferentes espécies (GARNIER, 1995). Portanto, a eficiência de produtividade do N foliar (EPNF) não é constante.

A produtividade do N foliar está relacionada com a máxima quantidade de CO<sub>2</sub> que uma quantidade de N (g) por unidade de área (m<sup>2</sup>) é capaz de assimilar para produzir uma unidade matéria seca foliar (g) (EPNF;  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}/\text{g N}^{-1} \text{ m}^2$ ), e pode ter relação com a área foliar específica (AFE, área foliar/matéria seca foliar). Dessa forma, as espécies com alta AFE possivelmente têm EPNF relativamente elevada (GARNIER, 1995; POORTER; EVANS, 1998; WRIGHT et al., 2004). A AFE é um importante determinante da variação interespecífica na taxa de crescimento e está conectada com um conjunto de outros atributos foliares (WALTERS; KRUGER; REICH, 1993). Espécies vegetais de baixa AFE geralmente apresentam menores teores de água por unidade de massa seca, com maiores teores de matéria seca (TMS), acumulam grande quantidade de compostos com baixa concentração de N, ou ainda, N ligado a compostos estruturais com baixa atividade fotossintética, e esse talvez seja o principal fator para a baixa EPNF.

A capacidade de uma vegetação para assimilar CO<sub>2</sub> pode ser determinada pela composição da sua comunidade e suas características foliares e depende da duração do pico de crescimento, padrões climáticos, alterações antropogênicas e características de crescimento das espécies que compõem a comunidade (GOUGH et al., 2008). O padrão de assimilação de CO<sub>2</sub> para espécies de gramíneas que ocupam as pastagens naturais da América do Sul ainda é pouco conhecido. O entendimento desse padrão é essencial para a compreensão da dinâmica de crescimento dessas pastagens naturais e o impacto de ferramentas de manejo sobre processos importantes como o sequestro de carbono (CONANT, 2010).

As pastagens da América do Sul são um conjunto de ecossistemas muito antigo, dessa forma, apresentam flora com uma grande biodiversidade. Essas pastagens naturais estendem-se desde a

metade sul do Brasil, até o nordeste argentino e todo o Uruguai, e devido ao clima seco e frio de eras geológicas passadas (BEHLING, 2002), tem a característica de campos abertos, composta por uma grande quantidade de espécies de gramíneas C<sub>4</sub>. Parte dessas espécies já são caracterizadas pelas diferenças nos atributos foliares AFE e TMS (CRUZ et al., 2010; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009), e isso conduz a uma variação na taxa de crescimento foliar (MACHADO et al., 2013; SANTOS et al., 2014).

Considerando a correlação entre eficiência de produtividade do N foliar e atributos foliares, e a importância dessa interação para alcançar o crescimento adequado, as gramíneas das pastagens naturais da América do Sul podem apresentar uma contrastante capacidade de uso de N para a produção de matéria seca. Compreender a interação desses fatores no crescimento das espécies dessas gramíneas poderá auxiliar na tomada de decisão para o uso de ferramentas de manejo como a adubação, pois pode indicar quais grupos de espécies têm maior eficiência de uso do N para a produção de matéria seca.

Considerando a existência de um grande número de espécies nas pastagens da América do Sul, a formação de grupos de espécies seria uma forma de estudar diferenças entre espécies contrastantes em atributos foliares. Possivelmente, um grupo de espécies com alta AFE e baixa TMS é um grupo com maior EPNF, por outro lado, um grupo de espécies com maior TMS tem baixa taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e menor perda de água pela transpiração devido ao maior acúmulo de N em compostos estruturais com baixa atividade metabólica. Dessa forma, nesse estudo foi analisado em dez gramíneas forrageiras dos principais gêneros dessas pastagens nativas com características contrastantes de crescimento se grupos de espécies formados pelas diferenças nos atributos foliares AFE e TMS também são diferentes na assimilação de CO<sub>2</sub>, uso da água e EPNF.

## 6.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 6.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo

O trabalho foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), em Santa Maria (29°43' S, 53°42' W), Rio Grande do Sul, Brasil. Foram utilizadas dez espécies de gramíneas de uma pastagem natural. Todas as espécies

apresentam rota metabólica C<sub>4</sub>. A escolha das espécies foi baseada na representatividade dos gêneros e também nas distinções de parâmetros de crescimento foliar já testados em trabalhos anteriores (Tabela 6).

Tabela 6. Taxa de alongação foliar, filocrono, duração de vida das folhas das espécies utilizadas.

Espécie	Taxa de aparecimento foliar <sup>1</sup>	Filocrono <sup>1</sup>	Duração da Elongação foliar*	Duração de vida das folhas*
	folha graus-dia <sup>-1</sup>	-----	graus-dia -----	-----
<i>Axonopus affinis</i>	0,0075	135	259	506
<i>Paspalum pumilum</i>	-	-	-	-
<i>Paspalum notatum</i>	0,0057	200	379	705
<i>Paspalum urvillei</i>	0,0051	200	-	-
<i>Paspalum plicatulum</i>	0,0059	172	309	518
<i>Paspalum ionanthus</i>	-	-	-	-
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	-	-	-	-
<i>Andropogon lateralis</i>	0,0056	185	284	563
<i>Sporobolus indicus</i>	-	-	-	-
<i>Saccharum angustifolius</i>	0,0031	331	638	1039

Fonte: <sup>1</sup> Valores médios calculados partir de EGGERS; CADENAZZI; BOLDRINI (2004); MACHADO et al. (2013); QUADROS et al. (2005); QUADROS; BANDINELLI (2005); TRINDADE; ROCHA (2001); \*MACHADO et al. (2013).

As plantas foram coletadas numa área da pastagem natural em 15 de julho de 2015. A área não possui nenhum histórico de adubação e correção da acidez do solo, apenas pastejo animal. Após a coleta no campo, os perfilhos foram separados, lavados e plantados em bandejas plásticas (capacidade de 15 litros inclinadas sobre a mesa em ângulo de 20° para evitar acúmulo de solução) contendo areia como substrato e cultivadas em casa de vegetação com sombreamento de 50%. Nesse processo, as raízes foram cortadas até um número de três com o auxílio de bisturi, permanecendo também com três folhas completamente expandidas. Esse processo de preparação de mudas foi repetido uma vez por mês em casa de vegetação, permitindo maior uniformidade entre os indivíduos. As bandejas com areia eram irrigadas três vezes ao dia (cada bandeja irrigada por 15 min com dez litros de solução nutritiva ) com uma solução nutritiva completa contendo (em mg L<sup>-1</sup>) 149,80 de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; 24,80 de H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>; 39,27 de SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>; 41,31 de Mg<sup>2+</sup>; 288,72 de Ca<sup>2+</sup>; 234,60 de K<sup>+</sup>; 0,03 de Mo; 0,26 de B; 0,06 de Cu; 0,50 de Mn; 0,22 de Zn; e 4 de Fe.

## 6.2.2 Substrato e condução experimental

No dia 20 de outubro as mudas foram retiradas do pré-cultivo em areia pura, padronizadas com três raízes e três folhas completamente expandidas e plantadas em vasos com substrato. As espécies foram cultivadas em vasos de policloreto de vinila (PVC) de 20 × 30 cm de diâmetro e altura respectivamente. Os vasos foram preenchidos com o substrato composto por 3 kg de um Argissolo Vermelho distrófico seco e 3 kg de areia seca (areia média, entre 0,4 - 2,0 mm). O solo foi coletado na camada de 0-20 cm, na mesma pastagem natural de onde foram coletadas as mudas, seco ao ar e peneirado em malha de 4 mm. A areia também foi tamisada em malha de 4 mm.

Após o cultivo, o substrato apresentou as seguintes características físico-químicas: 21% de argila; classe 3 de textura; 15 g kg<sup>-1</sup> de matéria orgânica; pH (água 1:1) de 5,1; 5,5% de saturação de Al; 46,0% de Saturação de bases; 6,2 cmolc dm<sup>-3</sup> de CTC efetiva; 3,8 cmolc dm<sup>-3</sup> de Ca; 1,2 cmolc dm<sup>-3</sup> de Mg, 5,8 mg kg<sup>-1</sup> de P (Mehlich-1) e 75 mg kg<sup>-1</sup> de K (Mehlich-1).

Para o cultivo, o substrato foi irrigado diariamente com água destilada e uma vez por semana com a solução de Hoagland (HOAGLAND; ARNON, 1950) com metade da força. Os vasos foram distribuídos em uma bancada em um delineamento inteiramente casualizado com cinco repetições em uma casa de vegetação.

### **6.2.3 Parâmetros fotossintéticos**

Os parâmetros fotossintéticos foram quantificados no dia 20 de novembro de 2015. Foram obtidos por meio de um analisador de gás por radiação infra-vermelha [Infra redgasanalyser (IRGA), Modelo Li-COR® 6400 XT]. Para as medições, foi selecionada a última folha totalmente expandida (presença de lígula) de três perfilhos por vaso. Na determinação das trocas gasosas foram avaliadas: taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, taxa de transpiração, eficiência de uso da água e a eficiência de carboxilação da RUBISCO. As medidas foram realizadas durante o período das 08h:00 min às 11h:00 min, sob condições de radiação de 108.1 PAR (W m<sup>-2</sup>).

A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e eficiência de carboxilação da RUBISCO foram expressas em μmol de CO<sub>2</sub> por unidade de matéria seca de folha, a taxa de transpiração foi expressa em mmol de água por unidade de massa de folhas e a eficiência de uso da água em mol CO<sub>2</sub> por mol de água.

### **6.2.4 Atributos foliares**

No dia da coleta, as plantas foram retiradas do substrato e armazenadas em geladeira no escuro durante 12 h a 4 °C, em potes de plástico contendo água destilada para permitir a saturação de água nas folhas (CORNELISSEN et al., 2003). Os atributos foliares foram determinados em folhas completamente expandidas para cada repetição em cinco perfilhos vegetativos. Cada folha foi cortada na altura da lígula, a matéria fresca foi determinada com o auxílio de uma balança de precisão, e a área das folhas saturadas foi determinada em um scanner EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional (TPU), com definição de 200 dpi. As folhas foram em seguida secadas durante 72 h a 60 °C e pesadas. A área foliar específica (AFE) foi calculada pela Equação 1. O teor de matéria seca das folhas (TMS) foi calculado pela Equação 2.

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Matéria seca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 1}$$

$$TMS = \frac{\text{Matéria seca da folha (g)}}{\text{Matéria fresca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 2}$$

### 6.2.5 N nas folhas e eficiência de produtividade do N foliar

A MS de lâmina foliar folha foi moída em moinho tipo Wiley em malha de 1 mm. Para a análise foi utilizada uma digestão sulfúrica (TEDESCO et al., 1995), com a digestão de 0,2 g de tecido com 0,7 g de mistura de digestão (100 g de Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> + 10 g de CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O) em ácido sulfúrico (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) com peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) em bloco a 350 °C. A concentração de N foi determinada usando destilador tipo Kjeldahl.

A concentração de N foliar foi expressa e mg de N por unidade de MS de lâmina foliar (g). A eficiência de produtividade do N foliar foi calculada pela relação entre a taxa de assimilação CO<sub>2</sub> (μmol CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>) e o teor específico de N (g N m<sup>-2</sup>).

### 6.2.6 Análise estatística

Os atributos foliares foram submetidos a ANOVA, quando os efeitos dos tratamentos foram significativos a 5 % de probabilidade pelo Teste F, as diferenças entre as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott, seguindo o modelo matemático inteiramente casualizado, com cinco repetições, como segue:

$$Y_{ij} = \mu + E_j + e_{ij}$$

Onde  $Y_{ij}$  é o valor observado, referente a variável  $Y$ ;  $\mu$  = média geral experimental;  $E$  = efeito da variação entre as espécies ( $j = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10$ );  $e_{ij}$  = erro experimental.

As espécies foram submetidas a análise de agrupamento utilizando os atributos foliares AFE e TMS com o software MULTIV (PILLAR, 2001), utilizando o Índice de Gower como medida de semelhança. Foi utilizada análise de nitidez para determinar o número de grupos a ser utilizados ( $p \leq 0,15$ ).

A comparação entre os grupos para os atributos foliares e parâmetros fotossintéticos foi realizada por meio de uma comparação de médias utilizando um Teste de Aleatorização, utilizando a Distância Euclidiana como medida de similaridade, onde os grupos foram considerados o fator de agrupamento e as diferenças foram consideradas significativas somente quando  $p \leq 0,05$ . Correlações entre os atributos foliares e os parâmetros fotossintéticos foram testados por análise de regressão linear.

## 6.3 RESULTADOS

### 6.3.1 Atributos funcionais e agrupamento das espécies

A área foliar específica (AFE) variou de 45 até 14  $m^2 kg^{-1}$ , maior para *A. affinis* e menor para *S. angustifolius* (Tabela 2). A variação do teor de matéria seca (TMS) foi de 338 até 160  $g kg^{-1}$ , menor para *A. affinis* e maior para *S. angustifolius*. Para *A. affinis*, a AFE foi 3,2 vezes maior em comparação à espécie *S. angustifolius*.

Tabela 7. Área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS) de dez gramíneas forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens nativas da América do Sul com diferentes estratégias de crescimento

Espécies	AFE ( $m^2 kg^{-1}$ )	TMS ( $g kg^{-1}$ )
<i>Axonopus affinis</i>	44 a <sup>1</sup>	160 g
<i>Paspalum pumilum</i>	21 e	188 f
<i>Paspalum notatum</i>	28 b	217 d
<i>Paspalum urvillei</i>	26 c	207 e
<i>Paspalum plicatulum</i>	22 d	196 e
<i>Paspalum ionanthus</i>	19 e	221 d
<i>Andropogon lateralis</i>	19 e	291 c
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	24 c	313 b
<i>Sporobulus indicus</i>	22 d	318 b
<i>Saccharum angustifolium</i>	13 f	338 a
CV (%)	6.4	5.9

<sup>1</sup>Medias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p > 0,05$ ).

O TMS apresentou um padrão crescente, sendo menor para *A. affinis* < *P. pumilum* < *P. urvillei*/*P. plicatulum* < *P. notatum*/*P. ionanthum* < *A. lateralis* < *S. microstachyum*/*S. indicus* < *S. angustifolium* (Tabela 7).

A comparação entre os grupos formados demonstrou que existem similaridades entre as espécies em cada grupo, e que os grupos são diferentes entre si considerando a AFE e o TMS (Tabela 8). Com os dados dos atributos foliares (Tabela 7), foi possível separar as gramíneas em cinco grupos distintos de plantas ( $p \leq 0,15$ ) (Tabela 8). O primeiro grupo, Grupo A, é composto exclusivamente pela espécie *A. affinis*, espécie de maior AFE e menor TMS, já o grupo B, é formado pelas espécies *P. notatum* e *P. urvillei*. O grupo C possui o maior número de espécies, é composto por cinco espécies, em sua grande maioria do gênero *Paspalum* (*A. lateralis*, *P. ionanthum*, *P. plicatulum*, *P. pumilum* e *P. urvillei*). O grupo D é composto por *A. lateralis*, *S. microstachyum* e *S. indicus*, espécies com menor AFE e maior TMS em comparação as espécies dos grupos anteriores. O último grupo formado, grupo E, possui exclusivamente a espécie *S. angustifolium*, a espécie com a menor AFE e maior TMS entre as espécies desse estudo (Tabela 7).

Tabela 8. Grupos de plantas baseados no teor de matéria seca (TMS) e área foliar específica (AFE) de folhas de dez gramíneas das pastagens naturais da América do Sul.

Grupo	Espécies	Nº de U.E.	AFE (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	TMS (g kg <sup>-1</sup> )
A	<i>Axonopus affinis</i>	5	45 a <sup>1</sup>	160 e
B	<i>Paspalum notatum</i>	5	28 b	214 d
	<i>Paspalum urvillei</i>	4		
C	<i>Andropogon lateralis</i>	1	21 cd	206 cd
	<i>Paspalum ionanthum</i>	5		
	<i>Paspalum plicatulum</i>	5		
	<i>Paspalum pumilum</i>	5		
	<i>Paspalum urvillei</i>	1		
D	<i>Andropogon lateralis</i>	4	22 d	311 b
	<i>Schizachyrium microstachyum</i>	5		
	<i>Sporobolus indicus</i>	5		
E	<i>Saccharum angustifolius</i>	5	14 e	338 a

<sup>1</sup>Medias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de aleatorização ( $p > 0,05$ )  
U.E. = unidade experimental

### 6.3.2 Parâmetros fotossintéticos

A Tabela 9 apresenta a comparação dos parâmetros fotossintéticos entre os grupos estudados. A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (TAC) para cada unidade de matéria seca (MS) foliar foi maior para os grupos de maior AFE e menor TMS ( $p \leq 0,01$ ). A TAC do grupo A foi 75% maior que que



a do grupo E, que é formado pela espécie de menor AFE e maior TMS. A eficiência de carboxilação da RUBISCO (ECR) entre os grupos estudados demonstra que o grupo de menor AFE e maior TMS, grupo E composto por *S. angustifolius*, tem uma menor capacidade de assimilar CO<sub>2</sub> por unidade de matéria seca de folha. A capacidade de assimilação de CO<sub>2</sub> da espécie do grupo E é 83, 66, 38 e 55% menor que os grupos A, B, C e D, respectivamente.

A concentração do N foliar (CNF) aumenta com o aumento da AFE, e é inversamente proporcional ao TMS (Tabela 9). O grupo A tem a maior concentração de N nas folhas em comparação aos outros grupos, sendo 20, 25, 30 e 58% maior que os grupos B, C, D e E, respectivamente.

A taxa de transpiração (TT) para cada unidade de MS de folha é maior para as espécies de maior AFE e menor TMS. A espécie do grupo E apresenta uma TT 39, 21 e 27% menor que os grupos A, B e D, respectivamente. No entanto, embora o grupo E tenha a menor TT, os grupos B e C, compostos em sua grande maioria pelo gênero *Paspalum*, possuem a maior eficiência de uso da água (relação entre a concentração de CO<sub>2</sub> absorvido pela concentração de água perdida para a atmosfera) em comparação aos demais grupos.

Tabela 9. Parâmetros fotossintéticos de grupos de gramíneas forrageiras C<sub>4</sub> nas pastagens nativas da América do Sul com diferentes estratégias de crescimento.

Parâmetros	Grupos				
	A	B	C	D	E
Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub> (μmol CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	0,7 a <sup>1</sup>	0,6 ab	0,5 b	0,6 ab	0,4 c
Eficiência de carboxilação da RUBISCO (μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	3,3 a	3,0 ab	2,5 b	2,8 ab	1,8 c
Concentração de N foliar (mg g <sup>-1</sup> )	30,0 a	25,0 b	24,0 bc	23,0 bc	19,0 c
Taxa de transpiração (mmol H <sub>2</sub> O g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	0,18 a	0,14 b	0,10 cd	0,15 b	0,11 d
Eficiência de uso da água (mol CO <sub>2</sub> mol H <sub>2</sub> O <sup>-1</sup> )	4,1 b	4,8 a	5,2 a	4,4 b	4,1 b

<sup>1</sup>Medias seguiu pela mesma letra na linha não diferem estatisticamente entre si pelo teste de aleatorização (p > 0,05).

### 6.3.3 Correlação dos atributos foliares e parâmetros fotossintéticos

A Tabela 10 apresenta a correlação entre os parâmetros fotossintéticos e os atributos AFE e TMS. A AFE apresentou baixos valores de correlação linear com a TT e a eficiência de uso da água ( $p > 0,05$ ). Entre todas as variáveis estudadas, o TMS apresentou altos valores de correlação linear com a CNF ( $p \leq 0,05$ ). A TAC para cada unidade de MS de folha para os grupos estudados é de  $0,388 \mu\text{mol}$  de  $\text{CO}_2$  para cada  $\text{m}^2$  de aumento na AFE ( $p \leq 0,05$ ). A ECR foi positivamente correlacionada com o aumento da AFE ( $p \leq 0,05$ ), com a capacidade de carboxilação de  $1,67 \mu\text{mol}$  de  $\text{CO}_2$  para cada  $\text{m}^2$  de aumento na AFE.

Tabela 10. Correlação entre parâmetros fotossintéticos e os atributos foliares área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS) para grupos de gramíneas das pastagens do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento.

Variável (y)	Equação	$r^2$	probabilidade
		AFE (x)	
Taxa de assimilação de $\text{CO}_2$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ )	$0,0093x + 0,379$	0,80	0,03
Eficiência de carboxilação da Rubisco ( $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ )	$0,0435x + 1,6293$	0,78	0,04
Concentração de N foliar ( $\text{mg g}^{-1}$ )	$0,0346x + 1,5865$	0,93	0,007
Eficiência de produtividade do N foliar ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ N}$ )	$0,0249x + 0,0208$	0,95	0,004
Taxa de transpiração ( $\text{mmol H}_2\text{O g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ )	$0,0023x + 0,0791$	0,72	0,06
Eficiência de uso da água ( $\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ )	$-0,0098x + 4,814$	0,05	0,69
		TMS (x)	
Taxa de assimilação de $\text{CO}_2$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ )	$-0,001x + 0,8773$	0,42	0,23
Eficiência de carboxilação da Rubisco ( $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$ )	$-0,0057x + 4,1584$	0,56	0,14
Concentração de N foliar ( $\text{mg g}^{-1}$ )	$-0,0051x + 3,7331$	0,84	0,02
Eficiência de produtividade do N foliar ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ N}$ )	$-0,0028x + 1,532$	0,50	0,17
Taxa de transpiração ( $\text{mmol H}_2\text{O g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ )	$-0,0002x + 0,1814$	0,17	0,48
Eficiência de uso da água ( $\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ )	$-0,002x + 5,454$	0,09	0,61

A CNF é maior com o aumento da AFE ( $p \leq 0,01$ ), apresentando aumento de  $1,62 \text{ mg g}^{-1}$  com o aumento de uma unidade de AFE. O aumento do TMS entre os grupos de espécies está correlacionado com uma redução na concentração de N nas folhas ( $p \leq 0,05$ ). O aumento de uma unidade de TMS reduz em  $3,7 \text{ mg N g}^{-1}$  de MS de folha.

### 6.3.4 Eficiência de produtividade do N foliar

Eficiência de produtividade do N foliar (EPNF) (Figura 3) demonstrou que a espécie do grupo A tem uma maior capacidade de assimilar  $\text{CO}_2$  na produção de MS para cada g de N foliar ( $p \leq 0,05$ ), em comparação aos demais grupos de espécies. Por outro lado, o grupo E, caracterizado por menor AFE e maior TMS apresentou a menor eficiência de produtividade do N foliar, sendo 72% menor que o grupo A. O grupo C, com o maior número de espécies, apresentou eficiência de produtividade do N foliar menor que os grupos A, B e D.

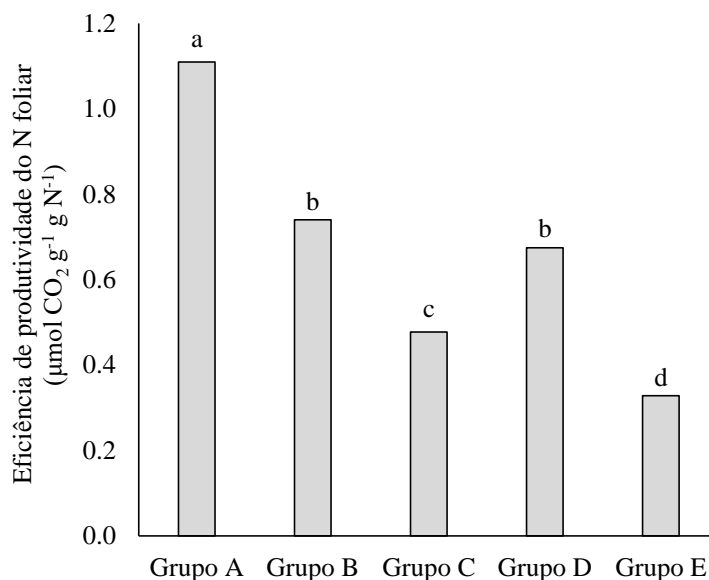


Figura 3: Comparação entre grupos de gramíneas das pastagens do sul do Brasil para a eficiência de produtividade do N foliar.

Medias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de aleatorização ( $p > 0,05$ ).

## 6.4 DISCUSSÃO

### 6.4.1 Características foliares entre os grupos

A análise de agrupamento diferenciou as espécies em grupos contrastantes para os atributos foliares AFE e TMS, reduzindo AFE e aumentando TMS do grupo A para o grupo E. Isso é devido à correlação negativa entre essas características (LIU et al., 2008). Os grupos A e B, formados por gramíneas com valores baixos a intermediários de TMS e AFE relativamente alta, podem ser caracterizados como espécies de maior capacidade de captura de recursos e conversão destes em matéria seca. Os grupos D e E são formados por espécies com maior densidade de tecido, com

maior TMS e menor AFE, com traços foliares característicos de estratégia de conservação de recursos, vantajosos em condições de limitação de recursos como água e nutrientes, que no entanto, refletem menor capacidade produção de MS (LIU et al., 2008).

As diferenças entre os atributos foliares que diferenciam os grupos (Tabela 8) estão relacionadas à adaptabilidade a ambientes com diferentes características para a disponibilidade de recursos como água e nutrientes (CRUZ et al., 2010; WRIGHT et al., 2004). Espécies de maior AFE e menor TMS são mais abundantes em ambientes com maior fertilidade do solo e/ou disponibilidade hídrica (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009). Essas características permitem às espécies utilizarem os nutrientes de forma intensa e rápida, com grande reciclagem interna de nutrientes e componentes estruturais. Essas espécies alocam menos compostos estruturais por unidade de área foliar, que tem uma duração de vida da folha menor, com característica de folhas mais finas e com menor TMS (GARNIER; CORDONNIER; GUILLERM, 1997).

A redução da AFE e aumento do TMS do grupo A para o grupo E indica alterações nas características estruturais de alocação de MS nas folhas dessas espécies. Entre as espécies estudadas, as espécies de baixa AFE e alto TMS (grupos D e E, por exemplo) são aquelas que formam touceiras densas. Em sua maioria, são espécies adaptadas a ambientes marginais, menos férteis, com limitações edáficas e climáticas (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009). Aparentemente está adaptação desenvolveu nestas plantas uma característica de conservação dos recursos captados, portanto a reciclagem interna desses é menor. Essas espécies investem os nutrientes e os foto-assimilados em estruturas foliares mais complexas, com folhas mais espessas e de maior duração de vida, apresentando um maior TMS (GARNIER; CORDONNIER; GUILLERM, 1997; LIU et al., 2008).

#### **6.4.2 Interação entre estratégias de crescimento, concentração de N e fotossíntese**

O grupo E, caracterizado pela menor AFE e maior TMS, apresentou as menores taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> (TAC) e eficiência de carboxilação da RUBISCO (ECR). Essa resposta pode ser atribuída a características foliares relacionadas a alocação e distribuição de N e com relação direta com os atributos AFE e TMS (GARNIER; CORDONNIER; GUILLERM, 1997). Espécies com maior TMS têm uma maior densidade foliar devido a maior proporção de esclerênquima e

tecidos vasculares no volume foliar, ou seja, uma grande quantidade de compostos com baixo conteúdo de N, enquanto AFE tem sido correlacionada positivamente com concentração de N foliar (GARNIER; CORDONNIER; GUILLERM, 1997).

Além disso, espécies de maior TMS tendem a ter uma diferença relativa de partição do N entre cloroplasto e outros componentes celulares (GARNIER, 1995), dessa forma, a partição de N pode estar abaixo da quantidade ideal de N para os cloroplastos. Neste caso, em espécies de maior AFE e menor TMS, o maior investimento de N ocorre nas frações responsáveis pela captura de energia luminosa e assimilação de CO<sub>2</sub> (POORTER; EVANS, 1998), enquanto que espécies de menor AFE e maior TMS têm uma grande quantidade de N alocado em compostos celulares estruturais com menor atividade fotossintética (POORTER; EVANS, 1998).

A utilização do N foliar em compostos estruturais de captura de luz permite uma maior capacidade de conversão de energia luminosa em energia química na fase fotoquímica da fotossíntese, o que está ligado a uma maior capacidade de assimilação de CO<sub>2</sub> e conversão de CO<sub>2</sub> em carboidratos que podem ser utilizados na formação de tecidos. Isso é interessante, principalmente, por que espécies de maior AFE e menor TMS são espécies de maior taxa de crescimento relativo, que demandam uma maior quantidade de C para o crescimento (GARNIER, 1995; GARNIER; CORDONNIER; GUILLERM, 1997; POORTER; EVANS, 1998).

Outro fator que pode contribuir para a maior TAC pelo grupo A, composto exclusivamente por *A. affinis*, é a maior concentração de N nas folhas, que tem uma relação direta com a maior produção de matéria seca de parte área, o que caracteriza plantas com estratégias de crescimento para a captura de recursos (GARNIER, 1995). O maior acúmulo de N nas folhas pode estar ligado a maior atividade de RUBISCO pelo grupo A, em espécies C<sub>3</sub> por exemplo, metade do N foliar pode ser investido em RUBISCO, assim, espécies com características de maior acúmulo de N podem ter maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>. Aliada a maior concentração de N foliar, as espécies de captura de recursos, pela maior AFE, conseguem produzir maior área foliar por unidade de MS de folhas, o que representa maior capacidade de captura de luz para a fotossíntese.

Tradicionalmente, as taxas de fotossíntese são expressas com base na área, entretanto, a variação interespecífica na taxa de crescimento mostrou estar mais fortemente relacionada com a fotossíntese por unidade de massa foliar, levando-se assim em conta a variação da AFE (GARNIER; CORDONNIER; GUILLERM, 1997; POORTER; EVANS, 1998; WALTERS; KRUGER; REICH, 1993).

Embora o grupo A tenha apresentado uma alta TAC, também apresentou alta taxa de transpiração expressado por unidade MS foliar. Possivelmente, esse seja um dos fatores que levam a *A. affinis*, espécie do grupo A, a habitar ambientes mais úmidos. Assim como, a menor taxa de transpiração para cada unidade de MS foliar permita ao grupo E uma maior adaptabilidade em ambientes de menor disponibilidade hídrica (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009).

As espécies de plantas adaptadas a solos arenosos geralmente têm menor AFE e maior TMS, apresentando folhas mais espessas e menor perda de água (LIU et al., 2008), isso se torna importante porque se considera que 96% da água absorvida pela planta seja perdida na transpiração foliar. A menor taxa de transpiração por unidade de MS de folha ajudaria a explicar por que essas espécies podem ser consideradas mais adaptadas aos solos arenosos dessas regiões, servindo de barreiras ao transporte do substrato arenoso pelo vento, quando comparadas às espécies formadoras do extrato inferior (TRINDADE; QUADROS; PILLAR, 2008).

Os grupos B e C são os que apresentam a melhor eficiência de uso da água. Isso indica que são espécies com a capacidade de assimilar significativas quantidades de CO<sub>2</sub> com uma menor perda de água. Os grupos B e C são formados exclusivamente por espécies do gênero *Paspalum*, as quais apresentam alta plasticidade fenotípica. Isso indica uma boa adaptabilidade para a produção de matéria seca associado ao uso eficiente de água. Também justifica a ampla distribuição desse gênero pelas pastagens de vários países da América do Sul (PALLARÉS; BERRETTA; MARASCHIN, 2005).

Considerando que o TMS apresentou alta correlação ( $p \leq 0,05$ ) apenas com CNF, aparentemente não é um atributo adequado para separar as espécies em grupos para tais características, no entanto o uso da AFE, que tem correlação com as características fotossintéticas, juntamente com o TMS foram atributos satisfatórios na separação dos grupos. O uso da AFE e TMS como preditores do posicionamento de espécies ao longo do gradiente de uso de recursos têm se mostrado eficientes (FONSECA et al., 2000; OYARZABAL et al., 2008; QUERO et al., 2011; WRIGHT et al., 2004), considerando que a AFE tem grande correlação com características fotossintéticas (REICH; ELLSWORTH; WALTERS, 1998) e TMS com a alocação de matéria seca (OYARZABAL et al., 2008).

## 6.5 CONCLUSÕES

O agrupamento das espécies baseado nos atributos foliares AFE e TMS foi capaz de separar em grupos distintos espécies com características fotossintéticas similares. Entre as gramíneas C<sub>4</sub> estudadas, maior AFE e menor TMS caracterizam espécies com maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e com maior eficiência de carboxilação da RUBISCO, assim como são espécies com maior eficiência de produção de matéria seca por unidade de N foliar. Grupos de espécies com menor AFE e maior TMS são espécies de menor concentração de N por unidade de matéria seca de folhas. Embora a redução da AFE e aumento do TMS proporcione uma menor taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> do grupo A para o grupo E, a menor AFE e maior TMS indicam a adaptação à ambientes de menor disponibilidade hídrica, pois são espécies com uma menor taxa de transpiração.



## 6.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19–27, 2002.

CONANT, R. T. **Challenges and opportunities for carbon sequestration in grassland systems. A technical report on grassland management and climate change mitigation.** Roma: FAO, 2010. v. 9

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335, 2003.

CRUZ, P. et al. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. **Rangeland Ecology & Management**, v. 63, n. 3, p. 350–358, 2010.

EGGERS, L.; CADENAZZI, M.; BOLDRINI, I. I. Phyllochron of *Paspalum notatum* FL. and *Coelorhachis selloana* (HACK.) camus in natural pasture. **Scientia Agricola**, v. 61, n. 4, p. 353–357, 2004.

FONSECA, C. R. et al. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 6, p. 964–977, 2000.

GARNIER, E. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. **Annals of Botany**, v. 76, n. 6, p. 667–672, dez. 1995.

GARNIER, E.; CORDONNIER, P.; GUILLERM, J. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old- fields. **Oecologia**, v. 111, p. 490–498, 1997.

GOUGH, C. M. et al. Controls on annual forest carbon storage: Lessons from the past and predictions for the future. **BioScience**, v. 58, n. 7, p. 609–622, 2008.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, v. 347, n. 347, p. 1–32, 1950.

LIU, J. et al. Leaf traits and their interrelationship of 23 plant species in southeast of Keerqin Sandy Lands, China. **Frontiers of Biology in China**, v. 3, n. 3, p. 332–337, 2008.

MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 42, n. 1, p. 22–29, 2013.

OYARZABAL, M. et al. Trait differences between grass species along a climatic gradient in South and North America. **Journal of Vegetation Science**, v. 19, n. 2, p. 183-U1, 2008.

PALLARÉS, O. R.; BERRETTA, E. J.; MARASCHIN, G. E. The South American Campos ecosystem. In: SUTTIE, J. M.; REYNOLDS, S. G.; BATELLO, C. (Eds.). . **Grasslands of the world**. FAO ed. Rome: FAO, 2005. p. 171–219.

PILLAR, V. D. **Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling User's Guide** Porto Alegre Universidade Federal do Rio Grande do Sul, , 2001. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/arquivos/Software/Multiv/MultivManual.pdf>>

POORTER, H.; EVANS, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v. 116, n. 1–2, p. 26–37, 10 ago. 1998.

QUADROS, F. L. F. DE et al. Morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud sob níveis de adubação de fósforo e potássio. **Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 181–186, fev. 2005.

QUADROS, F. L. F. DE; BANDINELLI, D. G. Efeitos da adubação nitrogenada e de sistemas de manejo sobre a morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud. em ambiente de várzea. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 1, p. 44–53, fev. 2005.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. D. P. P. S. C. M. Z. M. DE S. C. A. V. Á. (Ed.). . **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. p. 208–215.

QUERO, J. L. et al. Water-use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. **Oecologia**, v. 166, n. 1, p. 45–57, 2011.

REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S.; WALTERS, M. B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis – nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. **Functional Ecology**, v. 12, p. 948–958, 1998.

SANTOS, A. B. DOS et al. Morfogênese de gramíneas nativas do Rio Grande do Sul (Brasil) submetidas a pastoreio rotativo durante primavera e verão. **Ciência Rural**, v. 44, n. 1, p. 97–103, 2014.

TEDESCO, M. J. et al. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul., 1995.

TRINDADE, J. P. P.; QUADROS, F. L. F.; PILLAR, V. D. Grassland vegetation of sandy patches of Rio Grande do Sul under grazing and exclosure. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 6, p. 771–779, 2008.

TRINDADE, J. P. P.; ROCHA, M. G. DA. Rebrotamento de capim caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito do fogo. **Ciência Rural**, v. 32, p. 1057–1061, 2001.

WALTERS, M. B.; KRUGER, E. L.; REICH, P. B. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. **Oecologia**, v. 96, n. 2, p. 219–231, 1993.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.

## 7 CAPÍTULO 3 - ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO E ADUBAÇÃO NITROGENADA NA ÁREA FOLIAR E FOTOSSÍNTESE DE GRAMÍNEAS C<sub>4</sub> DAS PASTAGENS NATURAIS DA AMÉRICA DO SUL

**Resumo:** Diferentes estratégias de crescimento estão relacionadas com variações nos atributos foliares funcionais área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca das folhas (TMS), e são resultado de diferenças na alocação de matéria seca e nitrogênio (N) por unidade de área ou matéria fresca produzida, portanto, relacionados com uma variedade de processos fisiológicos, incluindo a assimilação de CO<sub>2</sub> e uso da água. Identificar o potencial de resposta a adubação nitrogenada e a relação com a assimilação de CO<sub>2</sub> para gramíneas com diferentes estratégias de crescimento pode auxiliar na tomada de decisão para o uso de ferramentas de manejo como a adubação, e o impacto disso no sequestro de CO<sub>2</sub>. A caracterização dos efeitos da adubação nitrogenada nos atributos foliares AFE e TMS, assimilação de CO<sub>2</sub> e na área foliar foram quantificados em oito gramíneas C<sub>4</sub> (*Axonopus affinis*, *Paspalum pumilum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum urvillei*, *Paspalum plicatulum*, *Andropogon lateralis*, *Saccharum angustifolium* e *Aristida laevis*) contrastantes para AFE e TMS. Em casa de vegetação as espécies foram cultivadas em vasos com 5 kg de solo em um delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições com duas condições de disponibilidade de N: 200 mg N kg<sup>-1</sup> solo (N<sup>+</sup>) e um controle sem adição de N (N<sup>-</sup>). Por meio de análise de agrupamento utilizando os tributos AFE e TMS em condições de N<sup>-</sup> e N<sup>+</sup>, *A. affinis*, *P. pumilum*, *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum* foram agrupadas como espécies de estratégia de crescimento de captura de recursos (alta AFE e baixo TMS foliar), *A. lateralis*, *S. angustifolium* e *A. laevis* foram agrupadas como espécies de estratégia de crescimento para conservação de recursos (baixa AFE e alto TMS foliar). A adição de N não teve efeito significativo sobre os atributos AFE e TMS. A AFE de *A. affinis* foi 442% maior comparada à *A. laevis*, indicando maior produção de área foliar por unidade de MS foliar que *A. laevis*. As espécies *A. affinis* e *P. pumilum* apresentaram o menor TMS, tendo em média folhas com 53% menos TMS que *A. laevis*. A alta concentração de N nas folhas correlacionou-se com a maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> por kg de matéria seca foliar. As espécies de captura de recursos tiveram maior aumento percentual na área foliar, além disso, a assimilação de CO<sub>2</sub> por planta com adição de N foi maior para esse grupo de espécies.

**Palavras-chave:** Área foliar específica. Assimilação de CO<sub>2</sub>. Atributos foliares. Nitrogênio foliar. Rubisco.

## 7.1 INTRODUÇÃO

As respostas agronômicas e fisiológicas das plantas à disponibilidade de nitrogênio (N) têm grande importância para a produção de forragem nas pastagens naturais da América do Sul (SANTOS et al., 2008). O N é o nutriente mineral exigido em maiores quantidades, assim, de uma forma geral adubação com N têm as maiores respostas de rendimento em pastagens do que os outros nutrientes (LEE et al., 2010). É importante para a pecuária uma melhor compreensão da capacidade de utilização de N por gramíneas forrageiras, pois isso está diretamente relacionado a capacidade de produção de matéria seca. A estreita relação entre o N foliar e a assimilação de CO<sub>2</sub> na produção de matéria seca é resultado da grande proporção das proteínas da folha estarem na forma de RUBISCO (LIU et al., 2008).

Até metade do N das proteínas solúveis da folha pode ser investido em RUBISCO, e a proporção parece aumentar com níveis elevados de N, principalmente para espécies C<sub>4</sub> (LIU et al., 2008). Assim, a fotossíntese aparentemente parece estar correlacionada positivamente com a concentração de N, atividade da RUBISCO e, presumivelmente, com a quantidade de matéria seca produzida (GARNIER, 1995; POORTER; EVANS, 1998).

Alta taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> com uma menor perda de água está relacionada com alta capacidade de crescimento e acúmulo de biomassa por uma espécie. Além disso, em geral espécies com característica de maior taxa de crescimento tem maior resposta na assimilação de CO<sub>2</sub> com a adição de N (SAGE; PEARCY, 1987). Vários atributos fisiológicos e morfológicos das plantas estão relacionados à taxa fotossintética, e, conseqüentemente, ao crescimento e à capacidade de utilização do N foliar. A área foliar específica (AFE, área foliar por unidade de matéria seca foliar) tende a estar positivamente relacionada ao crescimento e uso do N foliar na fotossíntese (BARUCH; GOLDSTEIN, 1999). Uma espécie com maior AFE tem maior capacidade de assimilar CO<sub>2</sub>, pois possui maior área foliar em relação a uma quantidade de carbono (C) investida em tecidos foliares. Assim, espécies com essas características de construção de tecidos são hábeis em capturar energia luminosa para a fotossíntese.

Espécies de menor AFE, têm maior quantidade de matéria seca por unidade de área foliar, resultando em maior teor de matéria seca da folha (TMS, é a relação entre a matéria seca da folha e a matéria fresca de folha). Essa característica leva a uma menor produção de área superficial por

unidade de matéria seca, com uma menor taxa de crescimento relativo. Essa característica habilita essas plantas, devido à menor taxa de crescimento e menor demanda de nutrientes, a persistirem em ambientes estressantes, por exemplo, em baixa disponibilidade de luz, nutrientes e água. Essa característica de construção de tecidos foliares possivelmente caracteriza essas espécies por uma menor capacidade de produção de área foliar em resposta a disponibilidade de nutrientes.

Espécies caracterizadas como de captura de recursos, por apresentarem maior AFE e menor TMS, possuem maior capacidade de expandir sua área foliar em resposta à adubação nitrogenada, quando comparadas com espécies de menor AFE e maior TMS. Além disso, a característica de captura de recursos permite maior concentração de N em estruturas de importância na fotossíntese, assim espécies de captura de recursos têm maior assimilação de CO<sub>2</sub> por unidade de matéria seca foliar com adubação de N. Dessa forma, os objetivos do presente trabalho são (i) caracterizar o efeito da adubação com N nos atributos foliares; e (ii) quantificar o efeito da adubação nitrogenada na assimilação de CO<sub>2</sub>, uso da água na fotossíntese e na área foliar em gramíneas com estratégias contrastantes de crescimento das pastagens naturais do sul do Brasil.

## 7.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 7.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo

O trabalho foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) (29°43' S, 53°42' W), Rio Grande do Sul, Brasil. Foram utilizadas oito espécies de gramíneas forrageiras nativas das pastagens do sul do Brasil, *Axonopus affinis*, *Paspalum pumilum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum urvillei*, *Paspalum plicatulum*, *Andropogon lateralis*, *Saccharum angustifolium* e *Aristida laevis*. Todas com rota metabólica C<sub>4</sub>.

A escolha das espécies foi baseada na representatividade dos gêneros nessas áreas de pastagens naturais (BANDINELLI et al., 2005; TIECHER et al., 2014; TRINDADE; QUADROS; PILLAR, 2008) e também nas distinções dos parâmetros de crescimento foliar taxa de aparecimento foliar, filocrono, duração da alongação foliar e duração de vida das folhas já testados em trabalhos anteriores (EGGERS; CADENAZZI; BOLDRINI, 2004; MACHADO et al., 2013; QUADROS et al., 2005; QUADROS; BANDINELLI, 2005; TRINDADE; ROCHA, 2001). *A. affinis* e *P. pumilum* são gramíneas que crescem por estolões e são mais comumente encontradas em

áreas de planície com alta umidade do solo. *P. notatum* é a espécie que mais ocorre nas pastagens naturais do sul do Brasil e sua forma de crescimento é baseada em rizomas. *P. urvillei*, *P. plicatum* e *A. lateralis* são espécies com o hábito mais ereto, mas alteram sua estrutura de crescimento com alta pressão de pastejo, se tornando mais prostrados. *S. angustifolium* e *A. laevis* são espécies exclusivamente com hábito ereto e formação de touceiras.

Antes do experimento as mudas passaram por um processo de padronização dos perfilhos. As mudas foram coletadas numa área da pastagem natural em 15 de julho de 2015. A área não possui nenhum histórico de adubação e correção da acidez do solo, apenas pastejo animal. Após a coleta no campo, os perfilhos foram separados, lavados e plantados em bandejas plásticas (capacidade de 15 litros inclinadas sobre a mesa em ângulo de 20° para evitar acúmulo de solução) contendo areia como substrato e cultivadas em casa de vegetação com sombreamento de 50%. Nesse processo, as raízes foram cortadas até um número de três com o auxílio de bisturi, permanecendo também com três folhas completamente expandidas. Esse processo de preparação de mudas foi repetido uma vez por mês em casa de vegetação, permitindo maior uniformidade entre os indivíduos. As bandejas com areia eram irrigadas três vezes ao dia (cada bandeja irrigada por 15 min com dez litros de solução nutritiva) com uma solução nutritiva completa contendo (em mg L<sup>-1</sup>) 149,80 de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; 24,80 de H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>; 39,27 de SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>; 41,31 de Mg<sup>2+</sup>; 288,72 de Ca<sup>2+</sup>; 234,60 de K<sup>+</sup>; 0,03 de Mo; 0,26 de B; 0,06 de Cu; 0,50 de Mn; 0,22 de Zn; e 4 de Fe.

### 7.2.2 Tratamentos e condução do experimento

No dia 10 de setembro as mudas foram retiradas do pré-cultivo em areia pura, padronizadas com três raízes e três folhas completamente expandidas e plantadas em vasos com solo. As espécies foram cultivadas em vasos com 5 kg de um Argissolo Vermelho distrófico. O solo foi coletado na camada de 0-20 cm, na mesma pastagem natural de onde foram coletadas as mudas, seco ao ar e peneirado em malha de 4 mm.

As principais características físicas e químicas do solo são: 18% de Argila; 25 g kg<sup>-1</sup> de matéria orgânica; pH (água 1:1) de 4,6; 30,6% de Al; 26,5% de saturação de bases; 6,2 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de CTC efetiva; 2,8 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Ca, 1,4 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Mg, 3 mg kg<sup>-1</sup> de P (Mehlich-1) e 76 mg kg<sup>-1</sup> de K (Mehlich-1). Durante o cultivo, o solo foi irrigado diariamente com água destilada para

manter a capacidade de campo a 70%. Os vasos foram distribuídos em uma bancada em um delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições em uma casa de vegetação.

Os tratamentos foram dois níveis de disponibilidade de N, 200 mg N kg<sup>-1</sup> de solo (N<sup>+</sup>), com a aplicação de 100 mg N em 6 de outubro e o restante em 6 de novembro, e uma condição de baixa disponibilidade de N (N<sup>-</sup>), condição natural sem a aplicação de N. Os níveis de fósforo (P) foram elevados para condições de alta disponibilidade para o solo usado (CQFS-RS/SC, 2016) com a adição de 60 mg P kg<sup>-1</sup> solo por meio de uma curva de calibração de P testada anteriormente. A forma de aplicação de N foi NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> e KNO<sub>3</sub> na quantidade de 30% de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> e 70% de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. O P foi aplicado na forma de KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, os níveis de potássio foram equilibrados com KCl.

### 7.2.3 Análise de fotossíntese

Os parâmetros fotossintéticos foram quantificados no dia 23 de novembro, sendo obtidos por meio de um analisador de gás por radiação infra-vermelho [Infra red gas analyser (IRGA), Modelo Li-COR® 6400 XT]. As medições foram feitas em dois afixos por repetição, nesses foi selecionada a última folha totalmente expandida (presença de lígula). Na determinação das trocas gasosas foram avaliadas a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, taxa de transpiração e a eficiência de carboxilação da RUBISCO. As medidas foram realizadas durante o período das 08h:00 min às 11h:00 min, sob condições de radiação de 108,1 PAR (W m<sup>-2</sup>).

A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> foi expressa em μmol de CO<sub>2</sub> por unidade de matéria seca de folha (μmol CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>) e taxa de transpiração foi expressa em mmol de água por unidade de massa de folhas (mmol H<sub>2</sub>O kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>). Eficiência de carboxilação da RUBISCO em μmol de CO<sub>2</sub> por unidade de matéria seca de folha (μmol CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>). A taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e taxa de transpiração também foram expressas por vaso (μmol CO<sub>2</sub> vaso<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>; mmol H<sub>2</sub>O vaso<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>). A área foliar (AF, cm<sup>2</sup>) foi estimada por meio da relação entre AFE e massa seca (MS) total de folhas (Equação 3).

$$AF = (AFE * 10) * MS \text{ folha} \quad \text{Equação 3}$$

### 7.2.4 Coleta das plantas



A coleta de todas as plantas foi realizada no dia 24 de novembro. Para isso, o solo de cada vaso foi retirado e as plantas foram acondicionadas em copos plásticos contendo água e armazenadas em geladeira no escuro durante 24 h a 4 °C, para permitir a saturação de água nas folhas e determinar os atributos foliares (CORNELISSEN et al., 2003).

### 7.2.5 Atributos foliares

Cinco folhas completamente expandidas de cada repetição foram cortadas na altura da lígula e pesadas para determinação da matéria fresca das folhas saturadas em balança de precisão. Após, foram escaneadas em um scanner EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional (TPU), com definição de 200 dpi para a determinação da AF com o software WinRHIZO. As folhas foram em seguida secadas durante 72 h a 60 °C e pesadas. Área foliar específica (AFE) foi calculada por meio da razão entre a área foliar e massa seca foliar (Equação 4). O teor de matéria seca (TMS) foi calculado por meio da razão entre a massa seca da folha e a massa de folha saturada (Equação 5). O restante das folhas foi reservado para posterior análise de N.

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Matéria seca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 4}$$

$$MS = \frac{\text{Matéria seca da folha (g)}}{\text{Matéria fresca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 5}$$

### 7.2.6 Concentração de N nas folhas

A matéria seca (MS) de folhas foi moída em moinho tipo Wiley em malha de 1 mm para análise de N. Para a análise foi utilizada uma digestão sulfúrica (TEDESCO et al., 1995) com a digestão de 0,2 g de tecido com 0,7 g de mistura de digestão (100 g de Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> + 10 g de CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O) em ácido sulfúrico (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) e peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) em bloco a 350 °C. A concentração de N foi determinada usando destilador tipo Kjeldahl.

### 7.2.7 Análise estatística

As variáveis foram submetidas a ANOVA, quando os efeitos dos tratamentos foram significativos a 5 % de probabilidade pelo Teste F, as diferenças entre as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott. As variáveis foram analisadas seguindo o modelo bifatorial, Espécie × Tratamento, como segue:

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + D_j + (AD)_{ij} + e_{ijk}$$

Onde,  $Y_{ijk}$  é o valor observado, referente a variável Y;  $\mu$  = média geral experimental;  $A_i$  = o efeito do fator A, espécie ( $i = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8$ );  $D_j$  o efeito do fator D, adubação com N ( $j = 1, 2$ );  $(AD)_{ij}$ : é o efeito da interação do nível  $i$  do fator A com o nível  $j$  do fator D;  $e_{ijk}$  = erro experimental. Quando não ocorreu interação entre os fatores a comparação de medias foi feita para a média dos fatores.

Foram ajustadas correlações lineares entre a concentração de N foliar e taxa de assimilação líquida de  $CO_2$  em  $N^-$  e em  $N^+$ . As espécies foram submetidas a análise de agrupamento pelos atributos foliares em condições de  $N^-$  e  $N^+$  para distinção entre grupos de captura e conservação de recursos com o software MULTIV (PILLAR, 2001), utilizando a Distância Euclidiana como medida de semelhança.

O efeito da adição de N sobre a área foliar ( $\Delta AF$ ) e a taxa de assimilação  $CO_2$  ( $\Delta CO_2$ ) foi determinado pelas equações  $\Delta AF = AF \text{ em } N^+ - AF \text{ em } N^-$ , e  $\Delta CO_2 = CO_2 \text{ em } N^+ - CO_2 \text{ em } N^-$ . Os valores de  $\Delta AF$  e  $\Delta CO_2$  são relativos a toda área foliar por vaso, e foram comparados entre os grupos de espécies de captura de recursos ( $n = 20$ ) e conservação de recursos ( $n = 12$ ) utilizando um teste de Aleatorização, com a Distância Euclidiana como medida de similaridade, onde as estratégias de crescimento foram consideradas o fator de agrupamento. As diferenças entre grupos foram consideradas significativas somente quando  $p \leq 0,05$ , utilizando o software MULTIV (PILLAR, 2001).

## 7.3 RESULTADOS

### 7.3.1 Atributos foliares

Considerando o efeito da adição de N sobre os atributos foliares área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca das folhas (TMS), não ocorreu efeito significativo sobre essas características

foliares ( $p > 0,05$ ) (Tabela 11). Entretanto, entre as espécies existiu diferença para ambos os atributos foliares. *A. affinis* foi a espécie que apresentou a maior AFE. Por outro lado, *S. angustifolium* e *A. laevis* foram as espécies que apresentaram os menores valores de AFE. A AFE de *A. affinis* foi 442% do que comparada a de *A. laevis*, indicando maior produção de área foliar (AF) por unidade de MS foliar que *A. laevis*.

Por outro lado, a espécie *A. laevis* apresentou o maior TMS entre todas as espécies estudadas (Tabela 11). *A. affinis* e *P. pumilum* foram as espécies com menor TMS, em média essas espécies apresentaram folhas com 53% menos TMS que *A. laevis*. Considerando o resultado da análise de agrupamento pelos atributos foliares em condições de baixa disponibilidade de N ( $N^-$ ) e adição de N ( $N^+$ ), *A. affinis*, *P. pumilum*, *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum* foram enquadrados como espécies de estratégia de crescimento de captura de recursos. Por outro lado, *A. lateralis*, *S. angustifolium* e *A. laevis* foram enquadrados como espécies de conservação de recursos (Tabela 11).

Tabela 11: Área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS) em função das espécies e do tratamento com nitrogênio ( $N^-$  e  $N^+$ ) para forrageiras  $C_4$  das pastagens nativas da América do Sul com diferentes estratégias de crescimento

Espécies	AFE ( $m^2 kg^{-1}$ )	TMS ( $g kg^{-1}$ )	Estratégia de crescimento
<i>Axonopus affinis</i>	35,8a	184,1e	Captura de recursos
<i>Paspalum pumilum</i>	19,5c	205,9e	Captura de recursos
<i>Paspalum notatum</i>	22,8b	252,5c	Captura de recursos
<i>Paspalum urvillei</i>	16,9d	227,4d	Captura de recursos
<i>Paspalum plicatulum</i>	19,1c	226,7d	Captura de recursos
<i>Andropogon lateralis</i>	15,7d	298,7b	Conservação de recursos
<i>Saccharum angustifolium</i>	11,1e	289,3b	Conservação de recursos
<i>Aristida laevis</i>	6,6f	418,5a	Conservação de recursos
Tratamento			
$N^-$	18,5	266,2	
$N^+$	18,4	259,6	
Nível de significância (P=)			
Espécies (E)	**	**	
Tratamento (T)	ns	ns	
Interação E×T	ns	ns	
CV (%)	7	12	

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade; ns não significativo ( $p > 0,05$ ); \*significativo ao nível de 1% de probabilidade ( $p \leq 0,01$ ); significativo ao nível de 5% de probabilidade ( $p \leq 0,05$ ). CV = Coeficiente de variação.

### 7.3.2 Efeito da adição de N na fotossíntese e uso da água

As espécies estudadas apresentaram correlação linear significativa entre a concentração de N foliar e taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (TAC) tanto na condição de adição de N ( $p \leq 0,05$ ) quanto na condição natural ( $p \leq 0,10$ ) (Figura 4). Com a adição de N a TAC foi de 0,17  $\mu\text{mol CO}_2$  para cada aumento de 1 mg na concentração de N foliar.

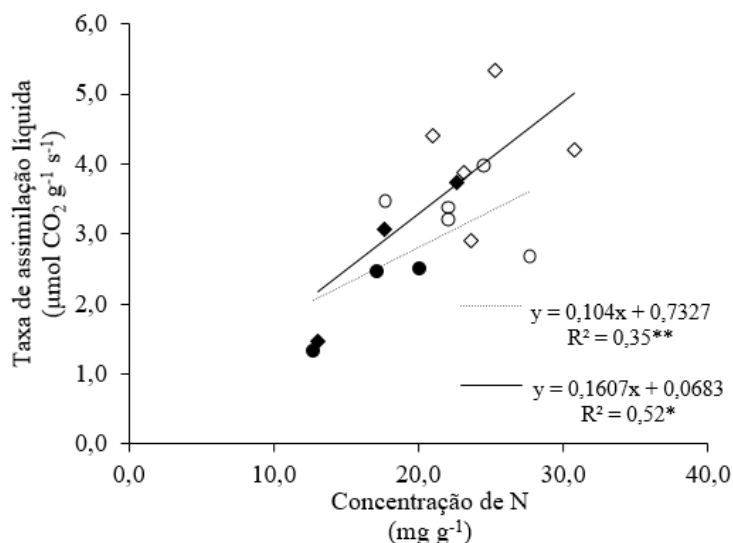


Figura 4. Correlação da concentração de N foliar e taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> em condição de baixa disponibilidade de N (círculos na linha tracejada) e em alta disponibilidade de N (losangos na linha contínua).

Símbolos pretos identificam espécies de conservação de recursos, símbolos brancos identificam espécies de captura de recursos (\*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,10$ ).

Em relação a interação dos fatores, não existiu interação significativa entre espécies e adubação ( $p > 0,05$ ) para as variáveis concentração de N, taxa de assimilação CO<sub>2</sub> (TAC), eficiência de carboxilação da RUBISCO (ECR), taxa de transpiração (TT), TAC e TT por vaso, e AF (Tabelas 12 e 13). Dessa forma, essas variáveis são apresentadas em função das medias dos fatores. Entre as espécies, a concentração de N foliar foi maior para *A. affinis* em comparação à outras espécies. Embora *A. affinis* tenha apresentado a maior concentração de N, a espécie *P. notatum* foi a espécie que apresentou a maior TAC e ECR. *A. affinis*, espécie de maior AFE, e *P. notatum* com maior TAC são as espécies com as maiores TT entre as espécies estudadas (Tabela 12). Além disso, a maior disponibilidade de N no solo foi responsável pela maior TAC por essas duas espécies (Tabela 12).

Tabela 12: Concentração de N, taxa de assimilação, eficiência instantânea de carboxilação e CO<sub>2</sub> e Taxa de transpiração em função das espécies e do tratamento com nitrogênio (N<sup>-</sup> e N<sup>+</sup>) para forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento.

Espécies	Concentração de N (mg g <sup>-1</sup> )	Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub> (μmol CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	Eficiência instantânea de carboxilação (μmol CO <sub>2</sub> kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	Taxa de transpiração (mmol H <sub>2</sub> O kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )
<i>Axonopus affinis</i>	28,4a	0,34b	1,3c	133,5a
<i>Paspalum pumilum</i>	23,6b	0,37b	1,5b	82,77b
<i>Paspalum notatum</i>	23,4b	0,43a	2,1a	107,7a
<i>Paspalum urvillei</i>	23,1b	0,32b	1,4c	67,2c
<i>Paspalum plicatulum</i>	21,0d	0,35b	1,6b	76,3c
<i>Andropogon lateralis</i>	21,7c	0,31b	1,2c	58,1c
<i>Saccharum angustifolium</i>	17,3d	0,26c	1,1c	66,1c
<i>Aristida laevis</i>	15,7e	0,15d	0,5d	39,9d
Tratamento				
N <sup>-</sup>	20,5b	0,27b	1,1b	71,1b
N <sup>+</sup>	22,1a	0,36a	1,5a	86,8a
Nível de significância (P=)				
Espécies (E)	**	**	**	**
Tratamento (T)	**	**	**	*
Interação E×T	ns	ns	ns	ns
CV(%)	11	17	25	7

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade; ns não significativo ( $p \geq 0.05$ ); \*significativo ao nível de 1% de probabilidade ( $p < 0.01$ ); significativo ao nível de 5% de probabilidade ( $p < 0.05$ ). CV = Coeficiente de variação.

Quando consideramos a TAC por vaso, observamos que as espécies do gênero *Paspalum*, em especial *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum* são as espécies com a maior TAC, assim como, são as espécies com maior AF (Tabela 13), principalmente para N<sup>+</sup>, onde os valores para essas variáveis são maiores. As espécies caracterizadas como de conservação de recursos, *A. lateralis*, *S. angustifolium* e *A. laevis*, apresentaram os menores valores de TT expressados por vaso, assim como são as espécies com baixa variação na AF, variando de 1% até no máximo 9% de AF com a adição de N (Tabela 13). *A. affinis* foi a espécie com a maior variação da AF, variou 53% com a adição de N. Isso representa 674 cm<sup>2</sup> a mais em N<sup>+</sup>.

Tabela 13: Taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, taxa de transpiração, área foliar total e variação da área foliar com a adição de N em função das espécies e do tratamento com nitrogênio (N<sup>-</sup> e N<sup>+</sup>) para forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento.

Espécies	Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub> (μmol CO <sub>2</sub> vaso <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	Taxa de transpiração (mmol H <sub>2</sub> O vaso <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	Área foliar total (cm <sup>2</sup> )	Variação da área foliar com a adição de N (%)
<i>Axonopus affinis</i>	1.6c	5.3c	1412.1b	53
<i>Paspalum pumilum</i>	2.6b	5.5c	1483.4b	27
<i>Paspalum notatum</i>	4.6a	11.6a	2192.6a	12
<i>Paspalum urvillei</i>	3.9a	8.5b	2208.9a	11
<i>Paspalum plicatulum</i>	4.6a	9.5b	2071.5a	11
<i>Andropogon lateralis</i>	0.7d	1.6d	342.7c	9
<i>Saccharum angustifolium</i>	0.3e	0.7d	118.6d	8
<i>Aristida laevis</i>	0.1f	0.4e	64.2e	1
Tratamento				
N-	2.0b	4.9b	1213.4b	
N+	2.9a	6.1a	1445.6a	
Nível de significância (P=)				
Espécies (E)	**	**	**	
Tratamento (T)	**	*	**	
Interação E×T	ns	ns	ns	
CV(%)	11	19	2	

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade; ns não significativo ( $p \geq 0.05$ ); \*significativo ao nível de 1% de probabilidade ( $p < 0.01$ ); significativo ao nível de 5% de probabilidade ( $p < 0.05$ ). CV = Coeficiente de variação.

As espécies caracterizadas como de captura de recursos, espécies com alta AFE e baixo TMS foliar, apresentaram maior resposta à adição de N sobre a área foliar ( $\Delta AF$ ) e assimilação de CO<sub>2</sub> por vaso ( $\Delta CO_2$ ) (Figura 5). As espécies de captura de recursos apresentaram uma variação de 346 cm<sup>2</sup> com a adição de N, 20% a mais de AF. As espécies com características de conservação de recursos variaram apenas 12 cm<sup>2</sup>, 8% a mais de AF com a adição de N. Considerando a maior variação de AF com a adição de N pelas espécies de captura de recurso é esperado que essas espécies tenham uma maior variação na TAC com a adição de N. O  $\Delta CO_2$  para as espécies de captura de recursos representou uma variação de 1,3 μmol CO<sub>2</sub> vaso<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> a mais em comparação a condição natural de disponibilidade de N, já as espécies de conservação de recurso aumentaram apenas 0,1 μmol CO<sub>2</sub> vaso<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> com a adição de N (Figura 5).

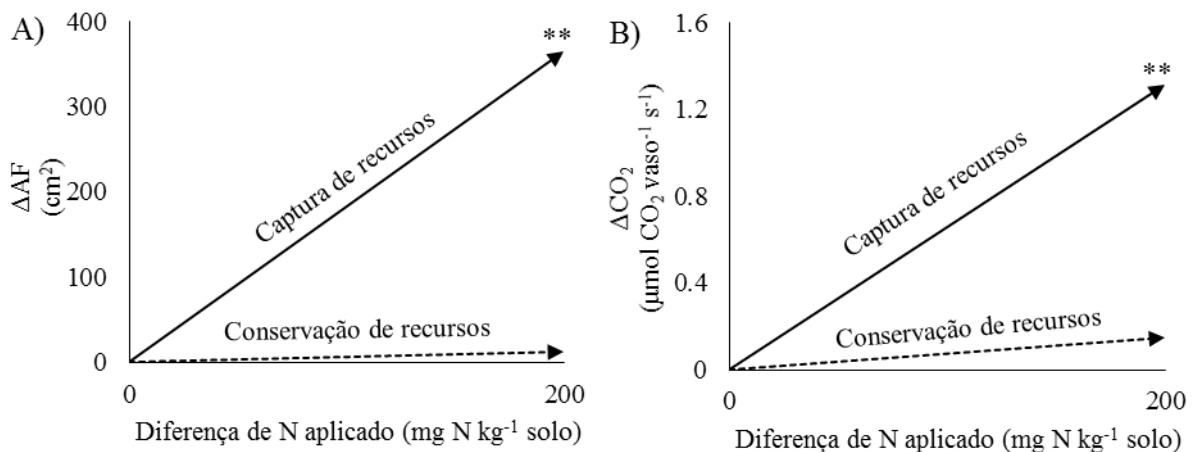


Figura 5. Variação da área foliar ( $\Delta AF$ ) e da taxa de assimilação de  $CO_2$  ( $\Delta CO_2$ ) em função da adição de N para grupos de gramíneas forrageiras  $C_4$  das pastagens nativas do sul do Brasil com estratégias de captura e conservação de recursos.

\*\* médias diferentes pelo teste de aleatorização ( $p < 0.05$ ).

## 7.4 DISCUSSÃO

### 7.4.1 Efeito do N nos atributos foliares

A adição de N não apresentou efeito sobre os atributos foliares dessas espécies, embora dados da literatura apontam que exista efeito da adição de N sobre essas características foliares, no entanto, marcante principalmente para espécies  $C_3$  (BOLTON; BROWN, 1980). O efeito da aplicação de N sobre atributos foliares está relacionado à algumas alterações na estrutura interna da folha. Folhas que apresentam alterações na sua morfologia apresentam maior espaço entre vasos condutores, com maior espaço aéreo interno entre células e maior diâmetro das células mesofílicas, assim as folhas ficam com maior largura (BOLTON; BROWN, 1980).

Em uma preposição de manejo dessas pastagens, baseado em grupos de gramíneas formados pelos atributos foliares AFE e TMS (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009) as espécies *A. affinis*, *P. notatum* e *P. plicatulum* também se comportaram como espécies de estratégia de crescimento para captura de recursos. Adicionalmente, nossos dados indicam que *P. pumilum* e *P. urvillei*, não enquadradas na proposição de QUADROS; TRINDADE; BORBA (2009), também apresentam estratégia de crescimento para captura de recursos. A separação das espécies *A. lateralis*, *S. angustifolium* e *A. laevis* como espécies pertencentes a um grupo com estratégia de crescimento

para conservação de recursos também foi consistente com a preposições anterior (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009).

É importante destacar que a ausência de variação dos atributos foliares para essas espécies com a aplicação de N é uma resposta importante do ponto de vista do manejo dessas pastagens naturais. A ausência de variação indica que esses atributos são consistentes e podem predizer o comportamento desses grupos de espécies sob manejo de adubação nitrogenada. Ou seja, mesmo que exista aplicação de N em uma área de pastagem natural manejada sob uma tipologia funcional baseada em atributos foliares, as características de produção foliar por unidade de matéria seca produzida serão mantidas.

#### **7.4.2 Interação entre estratégias de crescimento e adubação nitrogenada na produção de área foliar e assimilação de CO<sub>2</sub>**

A relação linear entre a taxa assimilação de CO<sub>2</sub> (TAC) e concentração de N foliar na condição de adição de N (Figura 4), bem como o aumento da TAC com a adição de N (Tabelas 12 e 13), indica que a disponibilidade de N nessas áreas de pastagens normalmente limita a fotossíntese dessas gramíneas forrageiras. Isso fica evidente devido a maior concentração de N em N<sup>+</sup>, ou seja, embora não sejam espécies melhoradas para maior absorção de N e para alta produção de matéria seca, a maior disponibilidade de N no solo aumenta a concentração de N foliar e a capacidade de assimilar CO<sub>2</sub>, conseqüentemente, essas espécies produzem mais AF (Tabela 13).

As espécies com a característica de maior AFE e menor TMS são espécies com maior potencial de produção de AF em resposta à disponibilidade de N. Isso está relacionado a capacidade de alocar menor quantidade de MS por unidade de AF. Desse modo, essas espécies produzem uma maior AF por unidade de MS foliar. Isso permite maior capacidade de captura e assimilação de CO<sub>2</sub> por planta, o que, conseqüentemente, aumenta a capacidade de produzir novas folhas. Uma menor taxa de crescimento, em geral, está relacionada à uma menor demanda de nutrientes pela planta. Entretanto, essa característica de menor taxa de crescimento conduz a uma menor capacidade de resposta de crescimento em resposta a adubação, tanto em AF quanto em assimilação de CO<sub>2</sub>



Além do maior investimento de N na maquinaria fotossintética, aumento do N foliar está relacionado ao aumento dos níveis de proteína e, provavelmente, à RUBISCO, que pode representar de 30 a 50% da proteína solúvel na folha, e a proporção representada por RUBISCO aparentemente aumenta com o aumento da proteína foliar (FRAK et al., 2001). Assim, o aumento de taxa de assimilação em altos níveis de N na folha provavelmente deve-se ao aumento da concentração de RUBISCO, bem como nas outras enzimas associadas ao processo de assimilação de CO<sub>2</sub>, captura de energia e transferência de elétrons (FRAK et al., 2001)

As maiores taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> pelas espécies com estratégia de crescimento de captura de recursos, como gêneros *Axonopus* e *Paspalum*, possivelmente estão relacionadas a maior capacidade de concentração de N na matéria seca foliar. A característica de grupos de espécies contrastantes para as estratégias de crescimento indica que espécies de captura de recursos alocam maior quantidade de N em estruturas de captura de luz e enzimas do processo de fotossíntese (GARNIER, 1995; POORTER; EVANS, 1998; WRIGHT et al., 2004), devido a isso, essas espécies tem uma maior capacidade de assimilação de CO<sub>2</sub>.

Alguns estudos indicam que a menor capacidade fotossintética por unidade de MS foliar, ou seja, menor eficiência de produtividade do N foliar para espécies com característica de conservação de recursos, está associada a uma distribuição desequilibrada de N entre os componentes da maquinaria fotossintética. Estima-se que grande parte do N se concentre em frações estruturais sem importância para a fotossíntese. Outro fator é a espessura foliar, folhas muito espessas dificultam a captura de energia luminosa por parte do N presente em clorofilas (BOLTON; BROWN, 1980; GARNIER, 1995; POORTER; EVANS, 1998; REICH; ELLSWORTH; WALTERS, 1998).

O aumento de TAC foi associado à elevadas concentrações de N e ao aumento da taxa da transpiração (TT), principalmente para as espécies com maior capacidade fotossintética como *A. affinis* e espécies do gênero *Paspalum*. As espécies com características de captura de recursos embora apresentem maior TAC e acúmulo de N em comparação as espécies de conservação de recursos, são as espécies que apresentam a maior TT por planta.

Por outro lado, as espécies com características de conservação de recursos, embora apresentem menor capacidade fotossintética e menor acúmulo de N em comparação às espécies de captura de recursos, são espécies que apresentam menor TT por planta. A baixa capacidade de expansão da AF devido ao maior TMS das folhas proporciona com que essas espécies apresentem uma baixa perda de água para o ambiente devido a reduzida AF.

### 7.4.3 Fotossíntese, adubação nitrogenada e implicações ecossistêmicas

As espécies de plantas com estratégia de crescimento para a captura de recursos por suas características de maior AFE e menor TMS foliar, geralmente apresentam maior capacidade de assimilação de carbono por unidade MS foliar do que espécies de plantas com estratégia de conservação de recursos (Tabela 12). Além disso, o uso da adubação nitrogenada, visando a maior produção de forragem (SANTOS et al., 2008), adicionalmente aumenta o sequestro de carbono, principalmente para as espécies de captura de recursos, pois além de serem grupos de espécies com a característica de usarem maior quantidade de N em estruturas fotossintéticas (POORTER; EVANS, 1998), são espécies com maior capacidade de produção de AF com a fertilização de N (Tabela 13; Figura 12).

Considerando a perda de água pelas espécies durante a fotossíntese, a menor TT por planta nas espécies de conservação de recursos, como *A. laevis* (Tabelas 12 e 13), parece ser uma característica que permite adaptação dessas espécies à ambientes de menor disponibilidade hídrica. Se considerarmos que em eras geológicas passadas as áreas de pastagens nativas da América do Sul apresentavam clima com baixa pluviosidade (BEHLING, 2002; BEHLING; PILLAR, 2007), a menor taxa de transpiração permitiria uma melhor adaptação para essas espécies. Por outro lado, a maior perda de água durante a fotossíntese por planta para os gêneros *Axonopus* e *Paspalum* (Tabelas 12 e 3) indica que são espécies que precisam de uma maior disponibilidade hídrica para seu ótimo crescimento, isso pode justificar a presença dessas espécies em ambientes mais úmidos.

Além disso, as espécies com características de captura de recursos pela sua rápida taxa crescimento, possuem folhas e raízes com vida útil mais curta (FORT; JOUANY; CRUZ, 2013). Isso resulta em uma rápida entrada de carbono no solo (DE DEYN; CORNELISSEN; BARDGETT, 2008). O carbono do solo origina-se, principalmente, por decomposição de tecidos de plantas ou exsudatos, especialmente em plantas com características de crescimento rápido (BARDGETT et al., 2005). Assim, espécies de plantas com característica de captura de recursos contribuem para a entrada de carbono em pastagens nativas através da entrada de grandes quantidades de carbono em estruturas pouco complexas, principalmente com a aplicação de N, enquanto que as espécies com característica de conservação de recursos contribuem através da entrada de

material vegetal com alto TMS foliar, ou seja, grande quantidade de carbono concentrado em compostos complexos (DE DEYN; CORNELISSEN; BARDGETT, 2008).

## 7.5 CONCLUSÕES

A adição de N nas gramíneas C<sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil não altera os tributos foliares testados, consolidando a possibilidade de uso do TMS e AFE como critérios para uma tipologia funcional de gramíneas. A adição de N tem efeito positivo sobre a fotossíntese principalmente para as espécies de maior AFE e menor TMS foliar. Alta concentração de N nas folhas conduz a maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> por kg de matéria seca foliar. Entretanto, a maior taxa de fotossíntese está associada a maior perda de água pelas espécies de captura de recursos. As espécies com característica de captura de recursos apresentam aumento percentual maior na área foliar em comparação as espécies de conservação de recursos com a adição de N.

## 7.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BANDINELLI, D. G. et al. Composição florística de pastagem natural afetada por fontes de fósforo, calagem e introdução de espécies forrageiras de estação fria. **Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 84–91, 2005.
- BARDGETT, R. D. et al. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 11, p. 634–641, 2005.
- BARUCH, Z.; GOLDSTEIN, G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO<sub>2</sub> assimilation of native and invasive species in Hawaii. **Oecologia**, v. 121, n. 2, p. 183–192, 5 nov. 1999.
- BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19–27, 2002.
- BEHLING, H.; PILLAR, V. DE P. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 362, n. 1478, p. 243–251, 2007.
- BOLTON, J. K.; BROWN, R. H. Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways: Response of *Panicum maximum*, *Panicum milioides*, and tall fescue (*Festuca arundinacea*) to nitrogen nutrition. **Plant Physiology**, v. 66, n. 1, p. 97–100, 1 jul. 1980.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335, 2003.
- CQFS-RS/SC. **Manual de calagem e adubação para os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2016. v. 10 ed.
- DE DEYN, G. B.; CORNELISSEN, J. H. C.; BARDGETT, R. D. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. **Ecology Letters**, v. 11, n. 5, p. 516–531, 2008.
- EGGERS, L.; CADENAZZI, M.; BOLDRINI, I. I. Phyllochron of *Paspalum notatum* FL. and *Coelorhachis selloana* (HACK.) camus in natural pasture. **Scientia Agricola**, v. 61, n. 4, p. 353–357, 2004.
- FORT, F.; JOUANY, C.; CRUZ, P. Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: Implications of differing resource-acquisition strategies. **Journal of Plant Ecology**, v. 6, n. 3, p. 211–219, 2013.
- FRAK, E. et al. Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 12, p. 1279–1288, 2001.

GARNIER, E. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. **Annals of Botany**, v. 76, n. 6, p. 667–672, dez. 1995.

LEE, M. et al. A global comparison of grassland biomass responses to CO<sub>2</sub> and nitrogen enrichment. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 365, n. 1549, p. 2047–56, 2010.

LIU, J. et al. Protein degradation and nitrogen remobilization during leaf senescence. **Journal of Plant Biology**, v. 51, n. 1, p. 11–19, 2008.

MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 42, n. 1, p. 22–29, 2013.

PILLAR, V. D. **Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling** User's Guide Porto Alegre Universidade Federal do Rio Grande do Sul, , 2001. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/arquivos/Software/Multiv/MultivManual.pdf>>

POORTER, H.; EVANS, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v. 116, n. 1–2, p. 26–37, 10 ago. 1998.

QUADROS, F. L. F. DE et al. Morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud sob níveis de adubação de fósforo e potássio. **Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 181–186, fev. 2005.

QUADROS, F. L. F. DE; BANDINELLI, D. G. Efeitos da adubação nitrogenada e de sistemas de manejo sobre a morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud. em ambiente de várzea. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 1, p. 44–53, fev. 2005.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. D. P. P. S. C. M. Z. M. DE S. C. A. V. Á. (Ed.). **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. p. 208–215.

REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S.; WALTERS, M. B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis – nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. **Functional Ecology**, v. 12, p. 948–958, 1998.

SAGE, R. F.; PEARCY, R. W. The nitrogen use efficiency of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. **Plant physiology**, v. 84, n. 3, p. 959–963, 1987.

SANTOS, D. T. et al. Eficiência bioeconômica da adubação de pastagem natural no sul do Brasil. **Ciência Rural**, v. 38, n. 2, p. 437–444, abr. 2008.

TEDESCO, M. J. et al. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul., 1995.

TIECHER, T. et al. Phosphorus application and liming effects on forage production, floristic composition and soil chemical properties in the Campos biome, southern Brazil. **Grass and Forage Science**, v. 69, n. 4, p. 567–579, 2014.

TRINDADE, J. P. P.; QUADROS, F. L. F.; PILLAR, V. D. Grassland vegetation of sandy patches of Rio Grande do Sul under grazing and exclosure. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 43, n. 6, p. 771–779, 2008.

TRINDADE, J. P. P.; ROCHA, M. G. DA. Rebrotamento de capim caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito do fogo. **Ciência Rural**, v. 32, p. 1057–1061, 2001.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.

## **8 CAPÍTULO 4 - RELAÇÃO ENTRE ATRIBUTOS DE FOLHAS E RAIZ COMO IMPLICAÇÕES DE DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO EM GRAMÍNEAS DAS PASTAGENS NATURAIS DA AMÉRICA DO SUL**

Resumo: As raízes têm papel essencial no crescimento e desenvolvimento das gramíneas forrageiras, tanto na aquisição como no armazenamento de água e nutrientes. Entretanto, os atributos funcionais de raízes, que são medidas de alocação de matéria seca (MS) e produção de raízes são pouco estudados nas pastagens em comparação as características foliares, assim como, estudos que estabeleçam relações entre características de alocação de MS entre folhas e raízes. O estudo objetivou (i) caracterizar os atributos de raiz de gramíneas das pastagens naturais da América do Sul (ii) avaliar a relação entre os atributos foliares e de raiz (iii) propor uma classificação funcional de gramíneas forrageiras nativas levando em consideração os atributos de folhas e raízes. Os atributos funcionais de raiz (comprimento específico de raiz, densidade de tecido radicular, concentração de nitrogênio (N) na raiz e teor de matéria seca de raiz) e os atributos foliares (área foliar específica e teor de matéria seca foliar), e as relações entre atributos radiculares e foliares foram analisadas em dez espécies de gramíneas C<sub>4</sub> perenes das pastagens nativas da América do Sul. As correlações entre as características foliares e radiculares revelam estratégias de crescimento similares entre parte aérea e sistema radicular. As características foliares de maior área foliar específica e menor teor de matéria seca foliar estiveram associadas a raízes com menor densidade de tecido radicular, maior comprimento específico de raiz, menor teor de matéria seca de raiz e maior concentração de nitrogênio. Foi possível separar as espécies em quatro grupos de plantas (grupos A, B, C e D), nos quais os grupos A e B são de espécies com estratégia de captura de recursos, com folhas de menor teor de matéria seca, com raízes de menor densidade de tecido radicular e maior comprimento por unidade de matéria seca de raiz, com maior habilidade para crescer em ambientes com maior disponibilidade de recursos. Por outro lado, os grupos C e D, com estratégias de conservação de recursos, têm espécies com tecidos foliares e radiculares mais densos; raízes de menor comprimento por unidade de matéria seca. Por essa razão, essas espécies têm maior capacidade de habitar áreas com menor disponibilidade de recursos.

Palavras-chave: Atributos funcionais de raiz. Área foliar específica. Comprimento específico da raiz. Crescimento de raiz. Tipos funcionais de planta.

## 8.1 INTRODUÇÃO

A evolução das espécies vegetais nas áreas de pastagens naturais na América do Sul foi condicionada a períodos de clima seco e frio durante o período do Pleistoceno Tardio (26.000 e 17.000 anos antes do presente) (BEHLING, 2002), esse foi um dos principais fatores para a formação da fitofisionomia de campos abertos nessas áreas, com grande contribuição de gramíneas na massa de forragem. Além dessa particularidade na evolução das espécies, neste ecossistema, a maioria dos solos são ácidos, com baixa disponibilidade de nutrientes (MARQUES et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2011; RHEINHEIMER et al., 2008; SIEWERDT; NUNES; SILVEIRA JÚNIOR, 2001; TIECHER et al., 2014), um fator que também condiciona essas espécies à adaptações para sua sobrevivência.

A composição botânica dessas pastagens resulta da interação de padrões abióticos (como o clima e solo) e bióticos (como o pastejo e ações antrópicas pelo uso do fogo) (BEHLING, 2002; BEHLING; PILLAR, 2007) que selecionam espécies capazes de colonizar um habitat e manter uma população. A redução da taxa de crescimento por uma espécie como forma de adaptação a um ambiente estressante pode representar um mecanismo que evita o esgotamento das reservas internas de nutrientes (espécies de conservação de recursos) (WRIGHT et al., 2004). De forma contrária, uma maior taxa de crescimento representa uma adaptação que permite maior capacidade de captura de recursos do ambiente, como água, luz e nutrientes. Com base nestes padrões de crescimento, se sugere que um conjunto de atributos representa uma estratégia de crescimento para adaptação e sobrevivência em ambientes com limitação de recursos (CHAPIN; AUTUMN; PUGNAIRE, 1993).

A adaptação para a redução da taxa de crescimento é resultado das limitações feitas pela formação do tecido vegetal (RYSER, 1996; WRIGHT et al., 2004). Uma espécie com alta densidade de tecidos necessita de maior tempo para expandir suas folhas ou produzir um sistema radicular com alto investimento de matéria seca, assim, a taxa de crescimento é menor devido a maior necessidade de tempo para produção de área útil (cm<sup>2</sup>) de folhas ou raízes. Por outro lado, a baixa densidade de tecido permite uma rápida aquisição de recursos, já que a planta pode expandir rapidamente suas folhas e produzir um sistema radicular com baixo investimento de matéria seca



(CRAINE et al., 2001; RYSER, 1996), necessitando assim de menor tempo para a produção de uma unidade de área útil ( $\text{cm}^2$ ) de raiz ou folha.

Estudos recentes apresentam a existência de atributos de raiz que indicam adaptações da comunidade aos gradientes de disponibilidade de recursos (CRAINE et al., 2001; FORT et al., 2015; MOMMER et al., 2011; MOMMER; WEEMSTRA, 2012; RYSER, 1996; TJOELKER et al., 2005). Espécies com características de captura de recursos tendem a possuir maior comprimento específico de raiz (CER,  $\text{m g}^{-1}$ ), menor teor de matéria seca da raiz (TMSR,  $\text{g kg}^{-1}$ ) e altas concentrações de nitrogênio (N) na raiz (CNR,  $\text{mg g}^{-1}$ ), assim, com uma maior capacidade de obtenção de nutrientes. Os atributos opostos, baixo CER, alto TMSR e baixo CNR, podem ser atribuídos à espécies que vivem em habitats pobres em recursos, que não fornece condições adequadas para suportar rápida ciclagem de nutrientes e rápido crescimento, sendo caracterizadas como espécies de conservação de recursos (FORT; JOUANY; CRUZ, 2013).

Considerando que as pastagens naturais da América do Sul são fonte de forragem para bovinos e ovinos (CARVALHO; BATELLO, 2009), uma classificação das principais espécies que compõem essas pastagens com base na AFE e TMS foi proposta por QUADROS; TRINDADE; BORBA (2009). Essa proposta tem por objetivo um manejo de acordo com as características de crescimento de determinadas espécies, agrupando assim algumas gramíneas de acordo com seus atributos foliares em tipos funcionais de planta (TFPs). As gramíneas estoloníferas ou rizomatosas foram agrupadas como TFPs A e B, caracterizadas pelo dossel bem adaptado à pressão de pastejo intensivo, baixa vida de folha, rápida ciclagem de tecidos e alta taxa de crescimento (AFE mais elevada e TMS mais baixo), sendo definidas como espécies de captura de recursos. No outro extremo, as gramíneas dos TFPs C e D foram caracterizadas pela formação de touceiras, apresentando uma alta vida útil de folha e ciclagem lenta de tecidos (TMS alto e AFE baixa). Os TFPs C e D foram classificadas como espécies conservadoras de recursos, mais adaptadas a solos com baixa disponibilidade de recursos (CRUZ et al., 2010)

O agrupamento dos TFPs formados para algumas espécies de gramíneas das pastagens naturais da América do Sul (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009) considera apenas os atributos foliares. Entretanto, alguns estudos indicam a existência de relação positiva entre atributos foliares e radiculares e que diferenciam espécies com características de captura de recursos (CRAINE et al., 2001; FORT; JOUANY; CRUZ, 2013). Estudar as relações entre os atributos funcionais foliares e os radiculares pode auxiliar na compreensão das estratégias de uso e aquisição de recursos e

das preferências de habitat das gramíneas dessas pastagens nativas. Dessa forma, os objetivos do estudo foram (i) caracterizar os atributos radiculares para algumas gramíneas das pastagens naturais da América do Sul, (ii) avaliar a relação entre os atributos foliares e radiculares e (iii) propor uma classificação funcional das espécies nativas levando em consideração os atributos funcionais de folhas e raízes.

## 8.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 8.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo

O trabalho foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) (29°43' S, 53°42' W), Rio Grande do Sul, Brasil. Foram utilizadas dez espécies de gramíneas forrageiras nativas de uma pastagem natural representativa da região. Todas as espécies apresentam rota metabólica tipo C<sub>4</sub>. A escolha das espécies foi baseada na representatividade dos gêneros e também nas distinções de parâmetros de crescimento foliar já caracterizados em trabalhos anteriores (Tabela 15).

Tabela 14: Taxa de alongação foliar, filocrono, taxa de alongação foliar, duração de vida das folhas e estratégia de uso de recursos das espécies utilizadas.

Espécie	Taxa de aparecimento foliar <sup>1</sup> folha graus-dia <sup>-1</sup>	Filocrono <sup>1</sup>	Duração da alongação foliar* graus-dia	Duração de vida das folhas*
<i>Axonopus affinis</i>	0,0075	135	259	506
<i>Paspalum pumilum</i>	-	-	-	-
<i>Paspalum notatum</i>	0,0057	200	379	705
<i>Paspalum urvillei</i> <sup>1</sup>	0,0051	200	-	-
<i>Paspalum plicatulum</i>	0,0059	172	309	518
<i>Paspalum ionanthus</i>	-	-	-	-
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	-	-	-	-
<i>Andropogon lateralis</i>	0,0056	185	284	563
<i>Sporobolus indicus</i>	-	-	-	-
<i>Saccharum angustifolium</i>	0,0031	331	638	1039

Fonte: <sup>1</sup>Valores médios calculados partir de Trindade & Rocha (2001), Eggers et al. (2004), Quadros et al. (2005) e Quadros & Bandinelli (2005); \*Machado et al. (2013).

As mudas foram coletadas numa área da pastagem natural em 15 de julho de 2015. A área não possui nenhum histórico de adubação e correção da acidez do solo, apenas pastejo animal. Após a coleta no campo, os perfilhos foram separados, lavados e plantados em bandejas plásticas

(capacidade de 15 litros inclinadas sobre a mesa em ângulo de 20° para evitar acúmulo de solução) contendo areia como substrato e cultivadas em casa de vegetação com sombreamento de 50%. Nesse processo, as raízes foram cortadas até um número de três com o auxílio de bisturi, permanecendo também com três folhas completamente expandidas. Esse processo de preparação de mudas foi repetido uma vez por mês em casa de vegetação, permitindo maior uniformidade entre os indivíduos. As bandejas com areia eram irrigadas três vezes ao dia (cada bandeja irrigada por 15 min com dez litros de solução nutritiva) com uma solução nutritiva completa contendo (em mg L<sup>-1</sup>) 149,80 de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; 24,80 de H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>; 39,27 de SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>; 41,31 de Mg<sup>2+</sup>; 288,72 de Ca<sup>2+</sup>; 234,60 de K<sup>+</sup>; 0,03 de Mo; 0,26 de B; 0,06 de Cu; 0,50 de Mn; 0,22 de Zn; e 4 de Fe.

### **8.2.2 Substrato e condução experimental**

No dia 20 de outubro as mudas foram retiradas do pré-cultivo em areia pura, padronizadas com três raízes e três folhas completamente expandidas e plantadas em vasos de policloreto de vinila (PVC) com 0,2 m de diâmetro × 0,3 m de altura. Os vasos foram preenchidos com o substrato composto por 3 kg de um Argissolo Vermelho distrófico seco e 3 kg de areia seca (areia média, entre 0,4 - 2,0 mm). O solo foi coletado na camada de 0-20 cm, na mesma pastagem natural de onde foram coletadas as mudas, sendo seco ao ar e peneirado em malha de 4 mm. A areia também foi peneirada em malha de 4 mm.

Após o cultivo, o substrato apresentou as seguintes características físico-químicas: 21% de argila; classe 3 de textura; 15 g kg<sup>-1</sup> de matéria orgânica; pH (água 1:1) de 5,1; 5,5% de saturação de Al; 46,0% de Saturação de bases; 6,2 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de CTC efetiva; 3,8 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Ca; 1,2 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Mg, 5,8 mg kg<sup>-1</sup> de P (Mehlich-1) e 75 mg kg<sup>-1</sup> de K (Mehlich-1).

Para o cultivo, o substrato foi irrigado diariamente com água destilada e uma vez por semana com a solução de Hoagland (HOAGLAND; ARNON, 1950) com metade da força, mantendo a capacidade de campo a 70%. Os vasos foram distribuídos em uma bancada em um delineamento inteiramente casualizado com cinco repetições em uma casa de vegetação.

### **8.2.3 Coleta das plantas**

A coleta das plantas foi realizada no dia 03 de dezembro. Para isso, o solo de cada vasos foi retirado e as plantas foram acondicionadas em copos de plástico contendo água e armazenadas em geladeira no escuro durante 12 h a 4 °C, para permitir a saturação de água nas folhas e determinar os atributos foliares (CORNELISSEN et al., 2003). O solo foi peneirado em malha de 4 mm para a separação de raízes restantes que foram armazenadas em geladeira a 4 °C para lavagem.

#### 8.2.4 Atributos foliares

Cinco folhas completamente expandidas de cada repetição foram cortadas na altura da lígula e pesadas para determinação da matéria fresca das folhas saturadas em balança de precisão. Após, foram escaneadas em um scanner EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional (TPU), com definição de 200 dpi. As folhas foram em seguida secadas durante 72 h a 60 °C e pesadas. Área foliar específica (AFE) foi calculada por meio da razão entre a área foliar (AF) e massa seca MS foliar (Equação 6). O teor de matéria seca (TMS) foi calculado por meio da razão entre a matéria seca (MS) da folha e a matéria fresca de folha (Equação 7). As raízes foram reservadas a 4 °C para posterior análise.

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Matéria seca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 6}$$

$$TMS = \frac{\text{Matéria seca da folha (g)}}{\text{Matéria fresca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 7}$$

#### 8.2.5 Coleta das raízes e lavagem

As raízes foram descongeladas durante por aproximadamente quinze minutos em água morna e as partículas de solo aderidas as raízes foram lavadas em uma peneira de malha de 1 mm com água destilada. Quando as raízes se apresentaram totalmente livres de fragmentos de solo e matéria orgânica foram então analisadas.

#### 8.2.6 Medição das raízes

Todas as raízes de cada vaso foram suspensas em 0,5 cm de água em uma bandeja acrílica transparente de 30 × 40 cm<sup>2</sup> e depois escaneadas a 600 dpi em um scanner (EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional TPU). O software WinRHIZO<sup>®</sup> Pro 2007 (Regent Instruments, Quebec, Canadá) foi utilizado para analisar imagens digitalizadas. Foram determinados o comprimento total da raiz e o volume radicular ( $\pi \times r^2 \times \text{comprimento}$ ). Após o escaneamento, as raízes foram secas entre toalhas de papel levemente prensadas e pesadas para determinação da matéria fresca de raiz, após, cada amostra de raiz foi seca durante 72 h a 65 °C e pesada para a obtenção da MS de raiz.

### 8.2.7 Concentração de N nas raízes

A MS de raiz foi moída em moinho tipo Wiley em malha de 1 mm para análise de concentração de nitrogênio (N) na raiz. Para a análise foi utilizada uma digestão sulfúrica (TEDESCO et al., 1995), com a digestão de 0,2 g de tecido com 0,7 g de mistura de digestão (100 g de Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> + 10 g de CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O) em ácido sulfúrico (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) com peróxido de hidrogênio (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) em bloco a 350 °C. A concentração de N radicular (CNR) foi determinado usando destilador tipo Kjeldahl.

### 8.2.8 Cálculo dos atributos radiculares

O comprimento específico de raiz (CER) foi calculada pela razão entre o comprimento das raízes e MS de raiz (Equação 8). A densidade de tecido radicular (DTR) foi calculada pela razão entre MS de raiz e volume da raiz (Equação 9). O teor de matéria seca da raiz (TMSR) foi calculado por meio da razão entre a MS da raiz e a matéria fresca de raízes (Equação 10).

$$CER = \frac{\text{Comprimento das raízes (cm)}}{\text{Matéria seca de raiz (g)}} \quad \text{Equação 8}$$

$$DTR = \frac{\text{Matéria seca de raiz (g)}}{\text{Volume de raiz (cm}^3\text{)}} \quad \text{Equação 9}$$

$$TMSR = \frac{\text{Matéria seca de raiz (g)}}{\text{Matéria fresca de raiz (kg)}} \quad \text{Equação 10}$$

### 8.2.9 Análise estatística

As variáveis foram submetidas a ANOVA, quando os efeitos dos tratamentos foram significativos a 5 % de probabilidade pelo Teste F, as diferenças entre as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott, seguindo o modelo matemático inteiramente casualizado, com cinco repetições, como segue:

$$Y_{ij} = \mu + E_j + e_{ij}$$

Onde  $Y_{ij}$  é o valor observado, referente a variável  $Y$ ;  $\mu$  = média geral experimental;  $E$  = efeito da variação entre as espécies ( $j = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10$ );  $e_{ij}$  = erro experimental.

Foi realizada uma análise multivariada para explorar as relações entre os atributos radiculares e foliares. As variáveis foram submetidas à análise de componentes principais (ACP), com os dados previamente transformados pela amplitude e Distância Euclidiana como medida de similaridade, utilizando o software MULTIV (PILLAR, 2001).

As espécies foram submetidas a análise de agrupamento utilizando os atributos de folhas e raiz como fatores de agrupamento com o software MULTIV (PILLAR, 2001), utilizando a distância Euclidiana como medida de semelhança. Foi utilizada análise de nitidez para determinar o número de grupos a ser utilizado ( $p \leq 0,15$ ). A comparação entre os grupos para os atributos radiculares e foliares foi realizada por meio de uma comparação de médias utilizando um teste de Aleatorização, com a Distância Euclidiana como medida de similaridade, onde os grupos foram consideradas o fator de agrupamento. As diferenças entre grupos foram consideradas significativas somente quando  $p \leq 0,05$ .

## 8.3 RESULTADOS

### 8.3.1 Características do sistema radicular

A análise dos atributos funcionais de raiz confirmou que as espécies diferem entre si (Tabela 15). O comprimento específico de raiz (CER) foi maior para *A. affinis* e *S. microstachyum* em comparação as outras espécies (Tabela 15). A espécie *A. lateralis* apresentou o menor CER, sendo

28% menor que *A. affinis*. Por outro lado, *A. lateralis* e *S. indicus* foram as espécies que apresentaram as maiores densidades de tecido radicular (DTR) (Tabela 15).

A concentração de N na raiz (CNR) foi o parâmetro que mais diferiu entre as espécies estudadas (Tabela 15). *A. affinis* foi a espécie que apresentou a maior CNR, sendo 157% maior que *A. lateralis*. A espécie *A. lateralis* apresentou a menor CNR entre as espécies. O teor de matéria seca de raiz (TMSR) foi 92% maior em *A. lateralis*, *S. microstachyum* e *S. indicus* do que das outras espécies (Tabela 15).

Tabela 15: Atributos funcionais radiculares estudadas em 10 gramíneas C<sub>4</sub> das pastagens naturais da América do Sul.

Espécies	Comprimento específico de raiz (m g <sup>-1</sup> )	Densidade de tecido radicular (g cm <sup>-3</sup> )	Concentração de N na raiz (mg g <sup>-1</sup> )	Teor de matéria seca de raiz (g kg <sup>-1</sup> )
<i>Axonopus affinis</i>	187,86a	0,051c	19,76a	156,6b
<i>Paspalum pumilum</i>	117,82b	0,062c	16,56b	180,3b
<i>Paspalum notatum</i>	74,19c	0,071b	13,14c	182,3b
<i>Paspalum urvillei</i>	124,46b	0,056c	13,04c	144,3b
<i>Paspalum plicatulum</i>	89,97c	0,074b	9,61d	163,1b
<i>Paspalum ionanthus</i>	123,05b	0,075b	10,37d	163,9b
<i>Andropogon lateralis</i>	52,73d	0,094a	7,68e	247,1a
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	175,65a	0,074b	11,02d	352,3a
<i>Sporobulus indicus</i>	107,38b	0,092a	15,00c	360,7a
<i>Saccharum angustifolium</i>	115,64b	0,067c	10,23d	174,4b

Letras diferentes na coluna indicam médias significativamente diferentes entre espécies ( $P \leq 0,05$ ) pelo teste de Scott-Knott.



### 8.3.2 Atributos foliares

A área foliar específica (AFE) apresentou uma variação significativa entre as espécies estudadas ( $p \leq 0,05$ ) (Tabela 16). *A. affinis* foi a espécie com a maior AFE e *S. angustifolium* a espécie com a menor AFE, sendo 69% menor que *A. affinis*. O teor de matéria seca (TMS) apresentou um comportamento inverso à AFE (Tabela 16). *A. affinis*, espécie de maior AFE, apresentou o menor TMS. *S. angustifolium* apresentou o maior TMS entre as espécies, 111% maior que *A. affinis*.

Tabela 16: Atributos funcionais foliares estudadas em 10 gramíneas C<sub>4</sub> das pastagens da América do Sul.

Espécies	Área foliar específica (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	Teor de matéria seca (g kg <sup>-1</sup> )
<i>Axonopus affinis</i>	45a	160g
<i>Paspalum pumilum</i>	21e	188f
<i>Paspalum notatum</i>	28b	217d
<i>Paspalum urvillei</i>	26c	207e
<i>Paspalum plicatulum</i>	23d	196e
<i>Paspalum ionanthus</i>	20e	222d
<i>Andropogon lateralis</i>	19e	292c
<i>Schizachyrium microstachyum</i>	25c	314b
<i>Sporobolus indicus</i>	22d	319b
<i>Saccharum angustifolium</i>	14f	338a
CV(%)	6	5

Letras diferentes na coluna indicam médias significativamente diferentes entre espécies ( $P \leq 0,05$ ) pelo teste de Scott-Knott.

### 8.3.3 Relação entre atributos radiculares e foliares

Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais (ACP) explicaram 82% da variabilidade entre as variáveis estudadas (Figura 6). As variáveis DTR, CNR, TMS e AFE tiveram uma forte contribuição para o Eixo I, sendo os coeficientes de correlação superiores a 0,70. Os atributos foram divididos em dois grupos negativamente correlacionados. As variáveis DTR, TMS e TMSR foram negativamente correlacionadas com AFE, CNR e CER.

A análise de ordenação das variáveis mostrou que espécies com maior AFE têm uma correlação positiva com CNR ( $r=0,56$ ) e CER ( $r=0,72$ ), e estiveram associadas à espécie *A. affinis*. As espécies *S. microstachyum* e *S. indicus* foram mais correlacionadas com o TMSR, variável que apresentou 45% de contribuição para o eixo II. As variáveis DTR e TMS estiveram associadas as

espécies *A. lateralis* e *S. angustifolium*. Todas as espécies do gênero *Paspalum* apresentaram uma característica intermediária para as variáveis utilizadas (Figura 6).

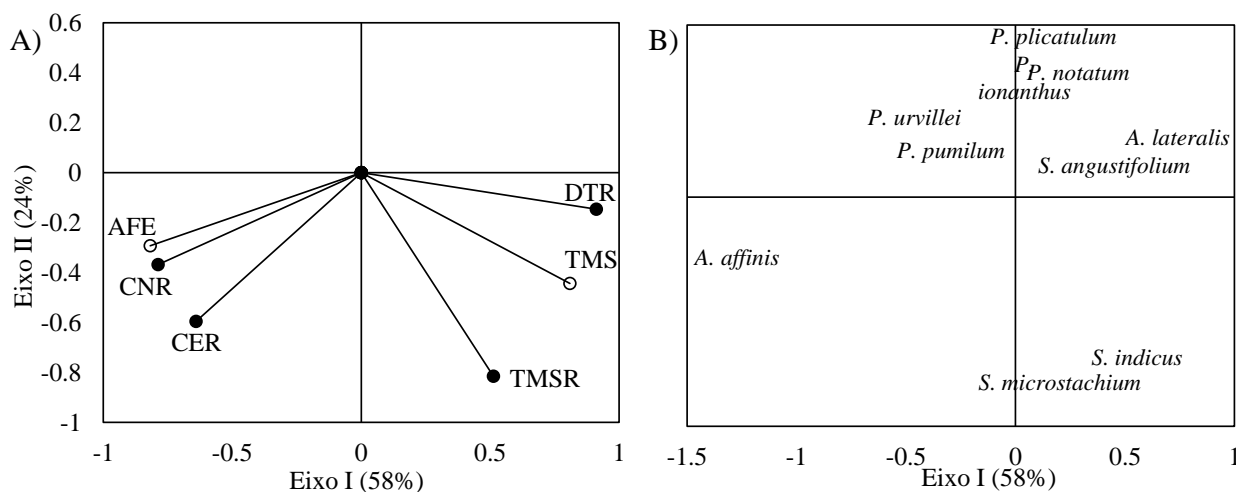


Figura 6: Análise de componentes principais (ACP) para os atributos funcionais medidos em 10 espécies de gramíneas C<sub>4</sub> das pastagens naturais da América do Sul. (A) correlação entre variáveis radiculares (círculos pretos) densidade do tecido radicular (DTR), comprimento específico de raiz (CER), concentração de N na raiz (CNR) e teor de matéria seca da raiz (TMSR), e atributos foliares (círculos brancos) área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS); (B) coordenadas das espécies nos eixos da ACP.

### 8.3.4 Características radiculares de grupos de espécies

Os quatro atributos de raiz (Tabela 15) e dois atributos foliares (Tabela 16) foram combinados e analisados por análise de agrupamento para proposição de um agrupamento com base em atributos aéreos e radiculares (Tabela 17). Foi possível separar as gramíneas em quatro grupos funcionais. O Grupo A é composto exclusivamente pela espécie *A. affinis*, espécie de maior AFE, CER e CNR, por outro lado esse grupo tem menor DTR, TMSR e TMS. O Grupo B possui o maior número de espécies e é formado pelas espécies *P. pumilum*, *P. notatum*, *P. urvillei*, *P. plicatum*, *P. ionanthum*.

Tabela 17: Atributos funcionais radiculares de grupos formados a partir de 10 gramíneas C<sub>4</sub> das pastagens naturais da América do Sul.

Grupo	Espécies	Nº de U.A.*	Comprimento específico de raiz (m g <sup>-1</sup> )	Densidade de tecido radicular (g cm <sup>-3</sup> )	Concentração de N na raiz (mg g <sup>-1</sup> )	Teor de matéria seca de raiz (g kg <sup>-1</sup> )	Teor de matéria seca (g kg <sup>-1</sup> )	Área foliar específica (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )
1	<i>Axonopus affinis</i>	5	187,9a	0,05c	19,8a	156,6b	160,0c	44,8a
	<i>Paspalum pumilum</i>	5						
2	<i>Paspalum notatum</i>	5	105,9c	0,07b	12,5b	166,7b	206,2b	23,6b
	<i>Paspalum urvillei</i>	5						
	<i>Paspalum plicatulum</i>	5						
	<i>Paspalum ionanthus</i>	5						
	<i>Andropogon lateralis</i>	4						
3	<i>Schizachyrium microstachyum</i>	2	94,6c	0,09a	11,7bc	336,8a	306,5a	22,0b
	<i>Sporobulus indicus</i>	4						
	<i>Andropogon lateralis</i>	1						
4	<i>Saccharum angustifolium</i>	5	131,1b	0,07b	10,3c	230,4a	324,8a	18,2c
	<i>Schizachyrium microstachyum</i>	3						
	<i>Sporobulus indicus</i>	1						

\*Número de unidades de amostrais; Médias seguidas pela mesma letra na coluna são diferentes ( $p \leq 0,05$ ) pelo teste de Aleatorização.

O grupo C possui as espécies *A. lateralis*, *S. microstachyum* e *S. indicus*. O grupo D é composto por *A. lateralis*, *S. microstachyum*, *S. indicus* e *S. angustifolium*. O Grupo D é caracterizado pela menor CNR e AFE, TMSR e TMS para esse grupo é maior entre os grupos, mas similar ao Grupo C. Assim como, possui baixa CNR e similar ao Grupo C. Os grupos A e B são formados por gramíneas com valores baixos a intermediários de TMS, TMSR, DTR e AFE relativamente alta. Os grupos C e D são formados por espécies com maior DTR, TMSR e TMS.

## 8.4 DISCUSSÃO

### 8.4.1 Estratégias de crescimento e atributos radiculares

Alguns estudos têm ressaltado a correlação entre características radiculares para padrões de adaptação à variação na disponibilidade de recursos como água e nutrientes. Variações em características radiculares, como densidade de tecido radicular (DTR), comprimento específico de raiz (CER) e concentração de N na raiz (CNR) caracterizam padrões e a habilidades de aquisição de recursos em um habitat pobre ou não em nutrientes (FORT; JOUANY; CRUZ, 2013; RYSER, 1996). O diâmetro radicular não diferiu entre as espécies estudadas (dados não apresentados) devido, possivelmente, ao fato do protocolo experimental ter inicialmente padronizado o sistema radicular (apenas raízes jovens) para todas as espécies e, também, o período de condução experimental não ter sido suficiente para a diferenciação do diâmetro radicular para as espécies de crescimento lento. Esse variável é bem caracterizável para comunidades em experimentos conduzidos a campo (FORT; JOUANY; CRUZ, 2013).

Os dados obtidos sustentam a hipótese que existem diferenças entre os atributos radiculares para as espécies de gramíneas das pastagens naturais da América do Sul. Considerando que as diferenças nos atributos radiculares refletem características adaptativas à ambientes estressantes, as espécies estudadas possivelmente apresentam níveis de adaptação diferentes de acordo com suas estratégias de crescimento. A correlação entre as variáveis para o grupo de espécies estudadas (Figura 6) indica que o grupo de espécies com baixa DTR, possuem um baixo teor de matéria seca de raiz (TMSR). Por outro lado, são espécies com característica de maior CER.

Os grupos A e B possuem características de captura de recursos, são espécies de habitats com maior disponibilidade de nutrientes, por exemplo. Essas espécies se caracterizaram por maior

CER e alta CNR, que estão associados com raízes de menor vida útil, devido a maior ciclagem de tecidos e alta taxa de absorção de nutrientes (GRASSEIN et al., 2015). Isso é devido, principalmente, a sua maior demanda de nutrientes e água em função da sua alta taxa de crescimento (TRIBOUILLOIS et al., 2015).

Por outro lado, as espécies abundantes em habitats pobres em nutrientes, como os grupos C e D, apresentaram baixos CER e CNR, os quais são relacionados com raízes de vida útil longa e uma baixa taxa de absorção de nutrientes (GRASSEIN et al., 2015), sendo caracterizadas como espécies de estratégia de conservação de recursos. A maior DTR pode ser devida ao reforço da parede celular. Como consequência, essa característica pode indicar a tolerância fisiológica de uma planta às tensões físicas pela baixa disponibilidade hídrica (FORT; JOUANY; CRUZ, 2013)

#### **8.4.2 Relação entre atributos foliares e radiculares**

O padrão geral de correlações entre os atributos funcionais de parte aérea e de raízes (Figura 6) confirma que a estratégia de crescimento observada em órgãos de parte aérea pode ser relativamente extrapolada para as raízes nas espécies estudadas. O agrupamento proposto (Tabela 17), que considera tanto atributos de parte aérea e de raízes, foi hábil em separar espécies em quatro grupos. A tipologia funcional proposta inicialmente por QUADROS; TRINDADE; BORBA (2009) com base apenas na AFE e TMS, tem como objetivo permitir uma leitura simplificada da vegetação e sua associação com o meio ambiente, bem como prever a resposta em termos de crescimento visando um manejo mais condizente com as características da vegetação.

A preposição inicial de agrupamento (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009) também apresentou a formação inicial de quatro grupos (grupos A, B, C e D) utilizando apenas os atributos foliares. Em ambos os agrupamentos, considerando apenas atributos foliares (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009) ou, como nesse trabalho, atributos foliares e radiculares, os grupos A e B são formados por espécies caracterizadas como de captura de recursos. Por outro lado, os grupos C e D são formados por espécies caracterizadas como de conservação de recursos.

As características foliares de alta AFE e baixo TMS das espécies *P. notatum* e *A. affinis* (grupos A e B, respectivamente) proporcionam alta renovação foliar, altas taxas de aparecimento foliar e reduzidos filocrono e duração de vida foliar (SANTOS et al., 2014). Por outro lado, a construção de tecidos com maior TMS pelas espécies dos grupos C e D, como por exemplo *S.*

*angustifolium*, proporcionam menores valores de taxa de aparecimento foliar, com a formação de touceiras densas, apresentam maior longevidade foliar e são espécies de menor reciclagem interna de nutrientes com estruturas foliares mais densas (CRUZ et al., 2010; MACHADO et al., 2013; QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009)

O estudo dos atributos radiculares é importante para o entendimento da dinâmica das pastagens nativas, pois as raízes são responsáveis pela aquisição de água e nutrientes para o crescimento vegetal, bem como sobre a capacidade competitiva da planta no ambiente (FORT; JOUANY; CRUZ, 2013). O CER parece ser o atributo funcional mais relacionado à capacidade de aquisição de recursos vegetais. As plantas com alto CER também têm altas taxas de aquisição de nutrientes e água (MOMMER et al., 2011).

Considerando as estratégias de crescimento das espécies estudadas, a característica de produção de uma maior AFE e raízes com menor DTR e maior CER representam adaptações que habilitam as espécies dos grupos A e B à obtenção de recursos. Uma maior área foliar por unidade de MS proporciona uma maior capacidade de interceptação de luz por unidade de MS, isso torna essas plantas aptas à competir por luz e, conseqüentemente, maiores taxas de fotossíntese por unidade de MS foliar (POORTER; EVANS, 1998). A maior capacidade de assimilação de carbono pela planta, resulta em maior produção de MS, e, conseqüentemente uma maior necessidade de absorção de nutrientes. A maior demanda nutricional faz com que o padrão de alocação de MS também exista nas raízes, assim, as espécies de menor TMS foliar também têm menores DTR e TMSR. Desse modo, conseguem produzir maior comprimento radicular por unidade de MS radicular, propiciando uma maior capacidade de captura de nutrientes por unidade de carbono fixado via fotossíntese, com uma característica de captura de recursos, apresentam maior CNR.

Por outro lado, as espécies caracterizadas como de conservação de recursos (grupos C e D) tem um maior TMS foliar, o que lhes caracteriza pela menor taxa de crescimento (TRIBOUILLOIS et al., 2015). São espécies com necessidade de maior período para a produção de uma unidade de área foliar. Desse modo, essas espécies têm menor capacidade para competição por luz por unidade de MS foliar acumulada, embora a formação de touceiras por essas espécies permita manter folhas à uma maior altura em relação ao solo, conferindo habilidade em competir por luz.

A menor taxa de crescimento foliar caracteriza essas espécies por menor demanda de nutrientes. Portanto, são espécies com maiores DTR e TMSR, bem como menor CER. Essas espécies

têm menor capacidade em absorver nutrientes, desse modo, possuem uma menor CNR. Outro atributo interessante das espécies de conservação de recursos é que a característica de construção de tecidos mais densos constitui uma adaptação ao estresse pela deficiência hídrica. Assim, as espécies tolerantes à seca podem alocar mais biomassa e investir mais na esclerificação dos vasos para assegurar a aquisição de água e o transporte em condições secas. Como consequência, essas espécies obtêm água suficiente para os processos fisiológicos vitais da parte aérea, assim, são mais competitivas em ambientes secos.

## 8.5 CONCLUSÕES

As características foliares e radiculares revelam estratégias de crescimento similares entre folhas e raízes. Os atributos de folhas e raízes permitiram classificar as espécies ao longo de um gradiente de espécies com estratégias de conservação de recursos, que possuem tecidos de folhas e raízes mais densos com raízes de menor comprimento específico, com maior tolerância à áreas de menor disponibilidade de recursos. E espécies com estratégia de aquisição de recursos, com folhas de menor teor de matéria seca, com raízes menos densas e com maior comprimento específico, com habilidade para habitar ambientes com maior disponibilidade de recursos.

## 8.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19–27, 2002.

BEHLING, H.; PILLAR, V. DE P. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 362, n. 1478, p. 243–251, 2007.

CARVALHO, P. C. DE F.; BATELLO, C. Access to land, livestock production and ecosystem conservation in the Brazilian Campos biome: The natural grasslands dilemma. **Livestock Science**, v. 120, n. 1–2, p. 158–162, jan. 2009.

CHAPIN, F. S.; AUTUMN, K.; PUGNAIRE, F. Evolution of Suites of Traits in Response to Environmental Stress. **The American Naturalist**, v. 142, n. July, p. S78–S92, jul. 1993.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335, 2003.

CRAINE, J. M. et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. **Oikos**, v. 93, n. December 2015, p. 274–285, 2001.

CRUZ, P. et al. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. **Rangeland Ecology & Management**, v. 63, n. 3, p. 350–358, 2010.

EGGERS, L.; CADENAZZI, M.; BOLDRINI, I. I. Phyllochron of *Paspalum notatum* FL. and *Coelorhachis selloana* (HACK.) camus in natural pasture. **Scientia Agricola**, v. 61, n. 4, p. 353–357, 2004.

FORT, F. et al. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 110, p. 62–72, 2015.

FORT, F.; JOUANY, C.; CRUZ, P. Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: Implications of differing resource-acquisition strategies. **Journal of Plant Ecology**, v. 6, n. 3, p. 211–219, 2013.

GRASSEIN, F. et al. Relationships between functional traits and inorganic nitrogen acquisition among eight contrasting european grass species. **Annals of Botany**, v. 115, n. 1, p. 107–115, 2015.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, v. 347, n. 347, p. 1–32, 1950.



MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 42, n. 1, p. 22–29, 2013.

MARQUES, A. C. R. et al. Biological nitrogen fixation in C<sub>4</sub> grasses of different growth strategies of South America natural grasslands. **Applied Soil Ecology**, v. 113, p. 54–62, 2017.

MOMMER, L. et al. Contrasting root behaviour in two grass species: A test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. **Plant and Soil**, v. 344, n. 1, p. 347–360, 2011.

MOMMER, L.; WEEMSTRA, M. The role of roots in the resource economics spectrum. **New Phytologist**, v. 195, n. 4, p. 725–727, 2012.

OLIVEIRA, L. B. DE et al. Fósforo microbiano em solos sob pastagem natural submetida à queima e pastejo. **Revista Brasileira de Ciencia do Solo**, v. 35, n. 5, p. 1509–1515, 2011.

PILLAR, V. D. **Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling** User's Guide Porto Alegre Universidade Federal do Rio Grande do Sul, , 2001. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/arquivos/Software/Multiv/MultivManual.pdf>>

POORTER, H.; EVANS, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v. 116, n. 1–2, p. 26–37, 10 ago. 1998.

QUADROS, F. L. F. DE et al. Morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud sob níveis de adubação de fósforo e potássio. **Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 181–186, fev. 2005.

QUADROS, F. L. F. DE; BANDINELLI, D. G. Efeitos da adubação nitrogenada e de sistemas de manejo sobre a morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud. em ambiente de várzea. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 1, p. 44–53, fev. 2005.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. D. P. P. S. C. M. Z. M. DE S. C. A. V. Á. (Ed.). **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. p. 208–215.

RHEINHEIMER, D. DOS S. et al. Amplitude no fósforo microbiano em um argissolo em pastagem nativa submetida a roçada e introdução de espécies forrageiras com fertilização fosfatada em diferentes épocas. **Acta Scientiarum - Agronomy**, v. 30, n. 4, p. 561–567, 2008.

RYSER, P. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: A comparison of five ecologically contrasting grasses. **Source: Functional Ecology British Ecological Society Functional Ecology**, v. 10, n. 10, p. 717–723, 1996.

SANTOS, A. B. DOS et al. Morfogênese de gramíneas nativas do Rio Grande do Sul (Brasil) submetidas a pastoreio rotativo durante primavera e verão. **Ciência Rural**, v. 44, n. 1, p. 97–103, 2014.

SIEWERDT, L.; NUNES, A. P.; SILVEIRA JÚNIOR, P. Efeito da adubação nitrogenada na produção e qualidade da matéria seca de um campo natural de Planossolo no Rio Grande do Sul.

**Revista Brasileira de Agrociência**, v. 31, n. 3, p. 157–162, 2001.

TEDESCO, M. J. et al. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul., 1995.

TIECHER, T. et al. Phosphorus application and liming effects on forage production, floristic composition and soil chemical properties in the Campos biome, southern Brazil. **Grass and Forage Science**, v. 69, n. 4, p. 567–579, 2014.

TJOELKER, M. G. et al. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. **New Phytologist**, v. 167, n. 2, p. 493–508, 2005.

TRIBOUILLOIS, H. et al. A functional characterisation of a wide range of cover crop species: Growth and nitrogen acquisition rates, leaf traits and ecological strategies. **PLOS ONE ONE**, v. 10, n. 3, 2015.

TRINDADE, J. P. P.; ROCHA, M. G. DA. Rebrotamento de capim caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito do fogo. **Ciência Rural**, v. 32, p. 1057–1061, 2001.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.

## 9 CAPÍTULO 5 - ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO E USO DO FÓSFORO NA PRODUÇÃO DE FOLHAS E RAÍZES EM GRAMÍNEAS C<sub>4</sub> DAS PASTAGENS NATURAIS DA AMÉRICA DO SUL

Resumo: As pastagens naturais da América do Sul são compostas, em sua grande maioria, por espécies de gramíneas com diferentes taxas de crescimento e uso de nutrientes. Essa variação na taxa de crescimento é uma adaptação de diferentes espécies à baixa disponibilidade natural de nutrientes, como o fósforo (P), e podem ser quantificadas por meio do estudo de atributos foliares e radiculares. O presente estudo avaliou em oito gramíneas C<sub>4</sub> (*Axonopus affinis*, *Paspalum pumilum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum urvillei*, *Paspalum plicatulum*, *Andropogon lateralis*, *E. angustifolium* e *Aristida laevis*) com estratégias contrastantes de crescimento, se a adição de P via adubação do solo altera significativamente os atributos foliares e radiculares nessas gramíneas. Além disso, se essas espécies também são contrastantes na concentração de P nos tecidos, e se as espécies com atributos foliares de captura de recursos, com maior taxa de crescimento, são as espécies que tem maior eficiência de uso de P em folhas e raízes. As plantas foram cultivadas em casa de vegetação em vasos com 5 kg de solo de uma pastagem natural em um delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições e com duas condições de disponibilidade de P: 60 mg P kg<sup>-1</sup> solo e um controle sem adição de P, disponibilidade natural. Os atributos foliares e radiculares relativos a matéria seca não são alterados pela adição de P, no entanto, a adição de P aumenta a concentração de P tanto no tecido de folhas e raízes. Além disso, as espécies de crescimento para captura de recursos apresentam maior concentração de P nas folhas e raízes. No entanto, a maior produção de área superficial de folhas ou raízes por unidade de matéria seca não representa maior eficiência de uso de P. As espécies *P. pumilum*, *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum*, com atributos foliares intermediários, possuem maior eficiência de uso de P nas folhas. Já *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum*, com valores de atributos radiculares intermediários, são as espécies com maior eficiência de uso de P nas raízes.

Palavras-chave: Atributos foliares, taxa de crescimento relativo, eficiência de uso de P, atributos radiculares.

## 9.1 INTRODUÇÃO

O fósforo (P) é um macronutriente que frequentemente limita o crescimento vegetal em todo o mundo (VAN DE WIEL; VAN DER LINDEN; SCHOLTEN, 2016). É um nutriente com grande importância na transferência de energia celular, fotossíntese e respiração, é também um componente de nucleotídeos de ácidos nucleicos, fosfolipídios e açúcares fosforilados (ELANCHEZHIAN et al., 2015). No entanto, o P é um dos nutrientes menos acessíveis às plantas na maioria dos solos, especialmente em condições tropicais onde baixa disponibilidade de P é um grande desafio para a produção. Nos solos tropicais o P está principalmente na forma de  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , e nessas condições esse íon é pouco móvel devido à adsorção ou formação de complexos junto aos metais ferro ou alumínio (ESSINGTON, 2004).

Os atributos funcionais de folhas e raízes têm sido comumente usados para descrever as estratégias de crescimento das plantas, como adaptações às condições limitantes de recursos como nutrientes e/ou água em pastagens naturais (CRAINE et al., 2001, 2005; TJOELKER et al., 2005). O uso dos atributos foliares área foliar específica (AFE,  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ), teor de matéria seca (TMS,  $\text{g kg}^{-1}$ ) e concentração de P foliar (CPF,  $\text{mg kg}^{-1}$ ) (WADDELL et al., 2016), e dos atributos radiculares, tais como comprimento específico de raiz (CER,  $\text{cm g}^{-1}$ ), área radicular específica (ARE,  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) e concentração de P nas raízes (CPR,  $\text{mg kg}^{-1}$ ) (FORT et al., 2015, 2016), têm sido considerados bons indicadores para diferenciação de grupos de espécies com estratégias de crescimento contrastantes em condições de limitação de P no solo.

A adaptação foliar de uma espécie com baixos valores de AFE e altos valores de TMS está relacionada com espécies de baixa taxa de crescimento relativo, com folhas de maior vida útil (RYSER, 1996). Isso leva a uma lenta taxa de crescimento devido a alocação de nutrientes minerais e fotoassimilados em estruturas foliares mais complexas, isto é, com uma grande quantidade de tecidos estruturais (WRIGHT et al., 2004; WRIGHT; WESTOBY, 2003). Essa característica de baixa taxa de crescimento foliar é um indicativo que uma espécie tem uma menor demanda de P, apresentando assim uma menor CPF. Por outro lado, espécies com alta AFE e baixo TMS possuem maior capacidade de produção de área foliar por unidade de matéria seca de folha, devido a isso possuem maior taxa de crescimento, assim como uma maior demanda de P pelo metabolismo, apresentando maior CPF.

Considerando que o P é um elemento de baixa mobilidade nos solos tropicais, principalmente em condições naturais, a maior capacidade de produção de área superficial de raízes por uma

espécie representaria uma adaptação para obtenção de maior quantidade de P, pois essa espécie é apta a produzir maior volume de raiz e assim explorar novas regiões do solo com disponibilidade de P. A maior capacidade de produzir área superficial de raízes por unidade de matéria seca permite maior captura de P do solo. Assim, espécies com maior CER e ARE tendem a ter maior CPF e CPR.

Considerando que gramíneas forrageiras com atributos foliares contrastantes apresentam variação na absorção e uso de nutrientes e, conseqüentemente, produção de matéria seca, uma classificação inicial foi proposta para várias espécies de gramíneas através dos atributos AFE e TMS com o objetivo de manejar de áreas de pastagens naturais predizendo características de crescimento (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009). Nessa classificação, que tenta traduzir a diversidade de espécies em grupos com estratégias de crescimento similares, as espécies dos gêneros *Axonopus* e *Paspalum*, de maior abundância em ambientes com maior fertilidade do solo e/ou disponibilidade hídrica, foram classificadas como plantas de captura de recursos. Essas espécies alocam menos compostos estruturais por unidade de área foliar, com folhas de menor duração de vida, menos espessas e mais tenras, com maior AFE e menor TMS. No outro extremo, as espécies que formam touceiras, representantes dos gêneros *Andropogon*, *Aristida*, *Saccharum* e *Sorghastrum*, são caracterizadas como espécies adaptadas à ambientes marginais, menos férteis, com limitações edáficas e climáticas. Essas espécies investem maior quantidade dos nutrientes minerais e fotoassimilados em estruturas foliares mais complexas por unidade de área, com folhas mais densas e de maior duração de vida, apresentando um maior TMS e uma menor AFE. Esta adaptação desenvolveu nestas plantas uma característica de conservação dos recursos captados.

Nossa hipótese propõe que a maior disponibilidade P não altera os atributos foliares e radiculares relativos a matéria seca. No entanto, a concentração de P em folhas e raízes tendem a ser maior para as espécies com características de captura de recursos, as quais têm maior AFE, ARE e CER, bem como tenham um menor TMS, uma vez que são espécies mais hábeis em obter P do solo. Além disso, considerando que as estratégias de alocação de carbono de parte aérea apresentam padrão similar nas raízes, possivelmente o uso de P também apresenta um padrão similar. Assim as espécies com característica de captura de recursos têm maior eficiência de uso de P na produção de matéria seca, tanto de folhas como de raízes.

Dessa forma, os objetivos do estudo foram caracterizar se em gramíneas das pastagens naturais do sul do Brasil com estratégias contrastantes de crescimento, se (i) a adição de P altera

significativamente os atributos foliares e radiculares nessas gramíneas; (ii) determinar se as espécies com estratégias de crescimento contrastantes entre captura e conservação de recursos também são contrastantes na concentração de P na matéria seca; (iii) a estratégia de uso do P na produção de tecidos é igual entre folhas e raízes; (iv) e identificar se as espécies com atributos foliares de captura de recursos são as espécies que tem maior eficiência de uso de P para a produção de matéria seca.

## 9.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 9.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo

O trabalho foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) (29°43' S, 53°42' W), Rio Grande do Sul, Brasil. Foram utilizadas oito espécies de gramíneas forrageiras nativas das pastagens da América do Sul, *Axonopus affinis*, *Paspalum pumilum*, *Paspalum notatum*, *Paspalum urvillei*, *Paspalum plicatulum*, *Andropogon lateralis*, *Saccharum angustifolium* e *Aristida laevis*. Todas com rota metabólica C<sub>4</sub>.

A escolha das espécies foi baseada na representatividade dos gêneros nessas áreas de pastagens naturais (BANDINELLI et al., 2005; PALLARÉS; BERRETTA; MARASCHIN, 2005; TIECHER et al., 2014; TRINDADE; QUADROS; PILLAR, 2008), e também nas distinções dos parâmetros de crescimento taxa de aparecimento foliar, filocrono, duração da alongação foliar e duração de vida das folhas já testados em trabalhos anteriores (EGGERS; CADENAZZI; BOLDRINI, 2004; MACHADO et al., 2013; QUADROS et al., 2005; QUADROS; BANDINELLI, 2005; TRINDADE; ROCHA, 2001). *Axonopus affinis* e *Paspalum pumilum* são gramíneas que crescem por estolões e são mais comumente encontradas em áreas de planície com alta umidade do solo. *Paspalum notatum* é a espécie que mais ocorre nas pastagens naturais do sul do Brasil e sua forma de crescimento é baseada em rizomas. *Paspalum urvillei*, *Paspalum plicatulum* e *Andropogon lateralis* são espécies com um hábito mais ereto, mas mudam sua estrutura de crescimento com alta pressão de pastejo. *Saccharum angustifolium* e *Aristida laevis* são espécies exclusivamente com hábito ereto e formação de touceiras.

Antes do experimento as mudas passaram por um processo de padronização dos perfilhos. As plantas foram coletadas numa área da pastagem natural em 15 de julho de 2015. A área não possui nenhum histórico de adubação e correção da acidez do solo, apenas pastejo animal. Após a coleta no campo, os perfilhos foram separados, lavados e plantados em bandejas plásticas (capacidade de 15 litros inclinadas sobre a mesa em ângulo de 20° para evitar acúmulo de solução) contendo areia como substrato e cultivadas em casa de vegetação com sombreamento de 50%. Nesse processo, as raízes foram cortadas até um número de três com o auxílio de bisturi, permanecendo também com três folhas completamente expandidas. Esse processo de preparação de mudas foi repetido uma vez por mês em casa de vegetação, permitindo maior uniformidade entre os indivíduos. As bandejas com areia eram irrigadas três vezes ao dia (cada bandeja irrigada por 15 min com dez litros de solução nutritiva) com uma solução nutritiva completa contendo (em mg L<sup>-1</sup>) 149,80 de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; 24,80 de H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>; 39,27 de SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>; 41,31 de Mg<sup>2+</sup>; 288,72 de Ca<sup>2+</sup>; 234,60 de K<sup>+</sup>; 0,03 de Mo; 0,26 de B; 0,06 de Cu; 0,50 de Mn; 0,22 de Zn; e 4 de Fe.

### 9.2.2 Tratamentos e condução do experimento

No dia 10 de setembro as mudas foram retiradas do pré-cultivo em areia pura, padronizadas com três raízes e três folhas completamente expandidas e plantadas em vasos com solo. As espécies foram cultivadas em vasos com 5 kg de um Argissolo Vermelho distrófico. O solo foi coletado na camada de 0-20 cm, na mesma pastagem natural de onde foram coletadas as mudas, seco ao ar e peneirado em malha de 4 mm.

As principais características físicas e químicas do solo foram: 18% de Argila; 25 g kg<sup>-1</sup> de matéria orgânica; pH (água 1:1) de 4,6; 30,6% de Al; 26,5% de saturação de bases; 6,2 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de CTC efetiva; 2,8 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Ca, 1,4 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup> de Mg, 3 mg kg<sup>-1</sup> de P (Mehlich-1) e 76 mg kg<sup>-1</sup> de K (Mehlich-1). Durante o cultivo, o solo foi irrigado diariamente com água destilada para manter a capacidade de campo a 70%. Os vasos foram distribuídos em uma bancada em um delineamento inteiramente casualizado com quatro repetições em uma casa de vegetação.

Após um período de aclimação das plantas, os tratamentos foram aplicados, sendo dois níveis de disponibilidade de P, adição de 60 mg P kg<sup>-1</sup> de solo (P<sup>+</sup>), com a aplicação em 6 de outubro, e uma condição de baixa disponibilidade de P (P<sup>-</sup>), condição natural sem a aplicação de P. A adição de 60 mg P kg<sup>-1</sup> de solo elevou o nível de disponibilidade de P para a condição de alta

disponibilidade para o solo usado (CQFS-RS/SC, 2016). A quantidade de 60 mg P kg<sup>-1</sup> solo foi determinado por meio de uma curva de calibração de P testada anteriormente. O P foi aplicado na forma de KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>. Visando corrigir a baixa disponibilidade dos outros nutrientes, também foi aplicado nitrogênio (N) na quantidade de 200 mg N kg<sup>-1</sup> de solo, com a aplicação de 100 mg N em 6 de outubro e 100 mg N em 6 de novembro. A forma de aplicação de N foi NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> e KNO<sub>3</sub> na quantidade de 30% de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> e 70% de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Os níveis de potássio foram equilibrados com KCl.

### 9.2.3 Coleta das plantas

A coleta das plantas foi realizada no dia 24 de novembro. Para isso, o solo de cada vaso foi retirado e as plantas foram acondicionadas em copos plásticos contendo água e armazenadas em geladeira no escuro durante 12 h a 4 °C. Esse procedimento permite a saturação de água nas folhas para a determinação dos atributos foliares (CORNELISSEN et al., 2003). O solo foi peneirado em malha de 1 mm para a separação de raízes restantes, que foram armazenadas em geladeira a 4 °C para lavagem.

### 9.2.4 Atributos foliares

Cinco folhas completamente expandidas de cada repetição foram cortadas na altura da lígula e pesadas para determinação da matéria fresca das folhas saturadas em balança de precisão. Após, foram escaneadas em um scanner EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional (TPU), com definição de 200 dpi para a determinação da área foliar com o software WinRHIZO. As folhas foram em seguida secadas durante 72 h a 60 °C e pesadas. Área foliar específica (AFE) foi calculada por meio da razão entre a área foliar e massa seca foliar (Equação 11). O teor de matéria seca (TMS) foi calculado por meio da razão entre a massa seca da folha e a massa de folha saturada (Equação 12). Todas as folhas foram pesadas para a determinação da matéria seca (MS) de folha.

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Matéria seca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 11}$$



$$TMS = \frac{\text{Matéria seca da folha (g)}}{\text{Matéria fresca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 12}$$

### 9.2.5 Análise das raízes e determinação dos atributos radiculares

As raízes foram descongeladas por aproximadamente quinze 15 minutos em água morna e as partículas de solo nas raízes foram lavadas em uma peneira de malha de 1 mm com água destilada. Quando as raízes estavam totalmente livres de fragmentos de solo e matéria orgânica, foram colocadas em água e armazenadas antes da análise.

Para a análise, as raízes foram suspensas em 0,5 cm de água em uma bandeja acrílica transparente de 30 × 40 cm<sup>2</sup> e depois escaneadas a 600 dpi em scanner (EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional TPU). O software WinRHIZO<sup>®</sup> Pro 2007 (Regent Instruments, Quebec, Canadá) foi utilizado para analisar as imagens digitalizadas. Foram determinados o comprimento total radicular e área superficial radicular. Após o escaneamento, cada amostra de raiz foi seca durante 72 h a 65 °C e pesada para a obtenção matéria seca (MS) de raiz.

O comprimento específico de raiz (CER) foi calculada dividindo o comprimento das raízes da amostra pela MS de raiz (Equação 13). A área radicular específica (ARE) foi calculada dividindo a área superficial radicular pela MS de raiz (Equação 14).

$$CER = \frac{\text{Comprimento das raízes (cm)}}{\text{Matéria seca de raiz (g)}} \quad \text{Equação 13}$$

$$ARE = \frac{\text{Área superficial de raiz (g)}}{\text{Matéria seca de raiz (g)}} \quad \text{Equação 14}$$

### 9.2.6 Concentração de P

A MS de folhas e raízes de cada planta foi moída individualmente em moinho tipo Wiley em malha de 1 mm para determinação de P por digestão sulfúrica (TEDESCO et al., 1995). Para isso, 0,2 g de tecido foram digeridas com 0,7 g de mistura de digestão (100 g de Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> + 10 g de

CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O) em 2 ml de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> com 1 ml de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> em bloco a 350 °C. A concentração de P foi determinada pelo método de colorimetria (MURPHY; RILEY, 1962).

### 9.2.7 Eficiência de uso do P

A eficiência de uso de fósforo nas folhas (EUP-F, Equação 15) e nas raízes (EUP-R, Equação 16) foram determinadas conforme as formulas abaixo (SIDDIQI; GLASS, 2008):

$$EUPF = \frac{(MS \text{ de folhas})^2}{P \text{ acumulado nas folhas}} \quad \text{Equação 15}$$

$$EUPR = \frac{(MS \text{ de raiz})^2}{P \text{ acumulado nas raízes}} \quad \text{Equação 16}$$

### 9.2.8 Análise estatística

As variáveis foram submetidas a ANOVA, quando os efeitos dos tratamentos foram significativos a 5 % de probabilidade pelo Teste F, as diferenças entre as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott. As variáveis foram analisadas seguindo o modelo bifatorial, Espécie × Tratamento, como segue:

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + D_j + (AD)_{ij} + e_{ijk}$$

Onde,  $Y_{ijk}$  é o valor observado, referente a variável Y;  $\mu$  = média geral experimental;  $A_i$  = o efeito do fator A, espécie (i = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8);  $D_j$  o efeito do fator D, adubação com P (j = 1, 2);  $(AD)_{ij}$ : é o efeito da interação do nível i do fator A com o nível j do fator D;  $e_{ijk}$  = erro experimental. Quando não ocorreu interação entre os fatores a comparação de medias foi feita para a média dos fatores.

Para testar a correlação entre eficiência de uso de P para a produção de MS foi usado análise de correlação linear entre produção de MS foliar e EUP-F, e a EUP-R com a produção de MS de raiz, e quando significativas ( $p \leq 0,05$ ) foram ajustadas equações lineares.

As variáveis foram submetidas à análise de componentes principais (ACP) para se testar as relações entre as variáveis e a distribuição das espécies em condições de P<sup>-</sup> e P<sup>+</sup>. Para isso foi utilizado o software MULTIV (PILLAR, 2001), utilizando a distância Euclidiana como medida de semelhança.

As diferenças significativas entre as características foliares, radiculares e de uso de P para grupos de espécies foram testadas com as espécies submetidas à análise de agrupamento utilizando os atributos AFE, TMS, CPF, CER, CPR, ARE e os índices EUP-F e EUP-R com o software MULTIV (PILLAR, 2001), utilizando o Índice de Gower como medida de semelhança. Foi utilizada análise de nitidez para determinar o número de grupos a ser utilizados ( $p \leq 0,15$ ), com a diferença significativa entre grupos testada pelo teste de Aleatorização ( $p \leq 0,05$ ).

### 9.3 RESULTADOS

#### 9.3.1 Efeito da adubação com P nos atributos foliares e radiculares

A interação entre os fatores espécie e adubação com P foi significativa apenas para a concentração de P na folha (CPF) e eficiência de uso de P na folha (EUP-F) ( $p \leq 0,01$ ) (Tabela 18). Para concentração de P na raiz (CPR) não houve interação entre fatores, no entanto, ocorreu diferença significativa entre espécies e entre adição de P. A área foliar específica (AFE), teor de matéria seca da folha (TMS), comprimento específico de raiz (CER) e eficiência de uso de P na raiz (EUP-R) não apresentaram interação entre fatores e nem diferença significativa com a adição de P. No entanto, para espécies, houve efeito significativo ( $p \leq 0,01$ ;  $p \leq 0,05$ ) (Tabela 18).

Tabela 18: Significância da interação entre a espécie e adubação com fósforo sobre os atributos foliares, radiculares e eficiência de uso de fósforo como resultantes da análise de variância.

Variável	Fator		Interação
	Espécie (E)	Adubação (A)	E x A
Área foliar específica (AFE)	*	ns	ns
Teor de matéria seca (TMS)	*	ns	ns
Concentração de P na folha (CPF)	*	*	*
Comprimento específico de raiz (CER)	*	ns	*
Concentração de P na raiz (CPR)	*	*	ns
Área radicular específica (ARE)	*	ns	ns
Eficiência de uso de P na folha (EUP-F)	*	ns	*
Eficiência de uso de P na raiz (EUP-R)	**	ns	ns

\* significativo ao nível de 1% de probabilidade ( $p \leq 0.01$ ); \*\* significativo ao nível de 5% de probabilidade ( $0.01 \leq p < 0.05$ ); ns não significativo ( $p > 0.05$ )

Entre as espécies existiu diferença para ambos os atributos foliares. *A. affinis* foi a espécie que apresentou a maior AFE, *A. laevis* foi a espécie que apresentou os menores valores de AFE.

A AFE de *A. affinis* foi 405% maior comparada a *A. laevis*, indicando maior produção de área foliar por unidade de MS de folha, quando comparada a *A. laevis* (Figura 7A).

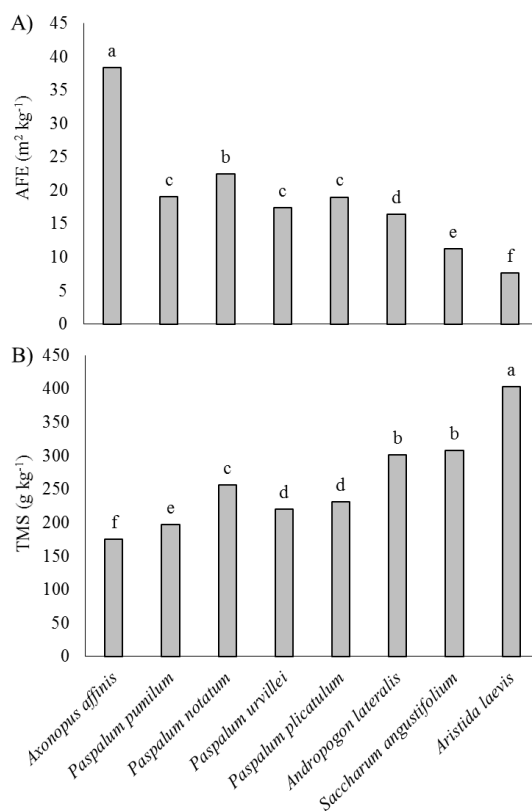


Figura 7: Área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS) em função das espécies forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0.05$ ).

Por outro lado, a espécie *A. laevis* apresentou o maior TMS entre todas as espécies estudadas (Figura 7B). *A. affinis* foi a espécie com menor TMS, essa espécie apresentou folhas com 132% menos TMS que *A. laevis*. O aumento da disponibilidade de P no solo não teve efeito significativo sobre os atributos foliares.

Entre as espécies, *A. affinis* apresentou a maior CPF comparada às outras espécies. *A. lateralis* foi a espécie com a menor CPF (Tabela 19). A CPF em *A. affinis* foi 360% maior em comparação a espécie *A. lateralis*. A espécie *P. urvillei* apresentou a segunda menor CPF. Além disso, todas as espécies tiveram maiores valores de CPF na condição de P<sup>+</sup> (Tabela 19).

Tabela 19: Concentração de P na folha (CPF) e comprimento específico de raiz (CER) em função das espécies e do tratamento com fósforo (P<sup>-</sup> e P<sup>+</sup>) para forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento.

Espécie	CPF (mg g <sup>-1</sup> )		CER (cm g <sup>-1</sup> )	
	P <sup>-</sup>	P <sup>+</sup>	P <sup>-</sup>	P <sup>+</sup>
<i>Axonopus affinis</i>	2,0aB	2,5aA	7.980,0aA	7.625,1aA
<i>Paspalum pumilum</i>	0,9dB	1,1dA	6.384,5aA	7.330,5aA
<i>Paspalum notatum</i>	1,0cB	1,3cA	1.930,6dA	1.624,1dA
<i>Paspalum urvillei</i>	0,7eB	1,1dA	4.835,5bA	4.395,1bA
<i>Paspalum plicatulum</i>	1,3bB	1,7bA	4.700,7bA	3.915,1bA
<i>Andropogon lateralis</i>	0,4fB	0,7eA	3.317,1cA	2.628,9cB
<i>Saccharum angustifolium</i>	1,1cB	1,8bA	2.043,2dB	3.510,8bA
<i>Aristida laevis</i>	0,8dB	1,3cA	3.107,7cB	4.614,1bA
CV (%)	1,4		2	

Mesmas letras minúsculas na colunas e letras maiúsculas na linha não diferem estatisticamente entre si pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0.05$ ).

As espécies *A. affinis* e *P. pumilum* apresentaram o sistema radicular com o maior CER, tanto em P<sup>-</sup> quanto em P<sup>+</sup> (Tabela 19). Interessantemente, *P. notatum* apresentou os menores valores de CER, tanto em P<sup>-</sup> quanto em P<sup>+</sup>. Em P<sup>-</sup> o CER foi similar entre as espécies *P. notatum* e *S. angustifolium*. Para *A. affinis*, *P. pumilum*, *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum*, a adição de P não alterou o CER. Por outro lado, para *S. angustifolium* e *A. laevis* a adição de P aumentou o CER.

A CPR foi maior para *A. affinis* e *P. pumilum* em relação às demais espécies. *P. notatum*, *P. urvillei*, *P. plicatulum*, *A. lateralis* e *A. laevis* foram as espécies com os menores valores de CPR, em média a concentração foi 60% menor em relação a *A. affinis* e *P. pumilum* (Tabela 20). Em média, para todas as espécies, a adição de P aumentou a CPR em 22%. A espécie *A. affinis* apresentou o maior valor de ARE, 131% maior que a média das espécies *P. urvillei*, *P. plicatulum* e *S. angustifolium* (Tabela 20). A ARE de *P. notatum* teve o menor valor entre as espécies estudadas, 79% comparada à espécie *A. affinis*.

Tabela 20: Concentração de P na raiz (CPR) e área radicular específica (ARE) em função das espécies e do tratamento de fósforo (P<sup>-</sup> e P<sup>+</sup>) para forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento

Espécie	CPR (mg g <sup>-1</sup> )	ARE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )
<i>Axonopus affinis</i>	0,5a	414,1a
<i>Paspalum pumilum</i>	0,4a	238,2b
<i>Paspalum notatum</i>	0,2c	88,3d
<i>Paspalum urvillei</i>	0,3c	165,5c
<i>Paspalum plicatulum</i>	0,3c	170,7c
<i>Andropogon lateralis</i>	0,3c	237,5b
<i>Saccharum angustifolium</i>	0,4b	200,1c
<i>Aristida laevis</i>	0,2c	230,4b
Tratamento		
P-	0,3b	214,2
P+	0,4a	211,1
CV (%)	8,7	5,3

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0.05$ ).

### 9.3.2 Eficiência de uso de P

Em P<sup>-</sup> a EUP-F foi maior para a espécie *P. urvillei* em comparação às outras espécies (Figura 8A). Em P<sup>-</sup> a EUP-F foi 141% maior em *P. urvillei*, quando comparado à média das espécies *P. pumilum*, *P. notatum*, *P. plicatulum* e *A. lateralis*. Com a adição de P, a EUP-F ainda foi maior para a espécie *P. urvillei*. As espécies *A. affinis*, *P. pumilum* e *P. notatum* aumentaram a EUP-F com a adição de P, enquanto que a espécie *A. lateralis* reduziu a EUP-F com a adição de P. As espécies *E. angustifolium* e *A. laevis* não alteraram a EUP-F.

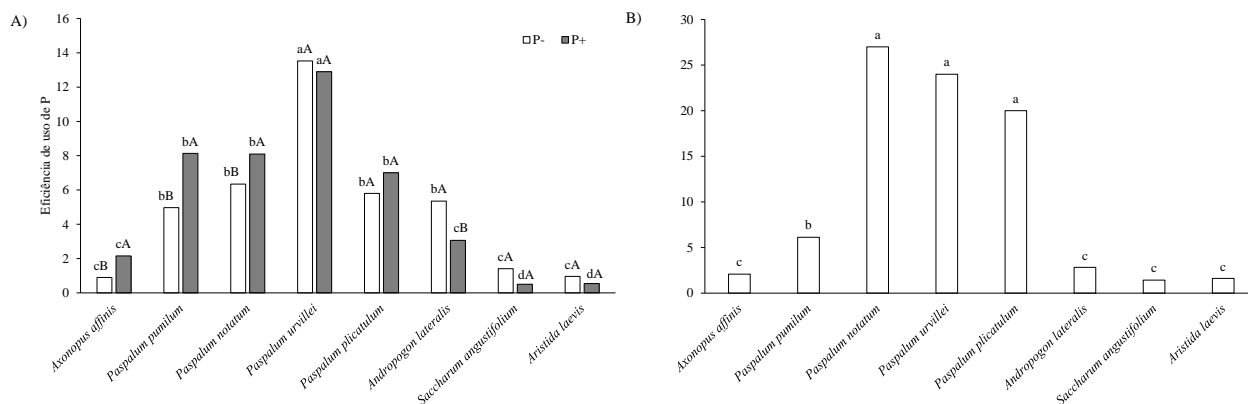


Figura 8: Eficiência de uso de P nas folhas (A) e eficiência de uso de P nas raízes (B) para oito gramíneas C<sub>4</sub> nativas das pastagens da América do Sul. Letras minúsculas iguais entre tratamentos

(P<sup>-</sup> e P<sup>+</sup>) para uma mesma espécie e letras maiúsculas iguais entre espécies para um mesmo tratamento não diferem estatisticamente entre si pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0.05$ ) (A); letras minúsculas iguais entre espécies não diferem estatisticamente entre si pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0.05$ ) (B).

Para a EUP-R (Figura 8B), *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatum* apresentaram os maiores valores comparadas às outras espécies. *A. affinis*, *A. lateralis*, *S. angustifolium* e *A. laevis* apresentaram os menores valores de EUP-R. A Figura 9 apresenta as correlações entre a MS de folha e a EUP-F (Figura 9A) e a produção de MS de raiz e a EUP-R (Figura 9B). Em P<sup>-</sup>, a produção de MS de folha foi de 1,4 g para cada unidade de aumento na EUP-F. Em P<sup>+</sup> a produção de MS de folha foi de 2,2 g para cada unidade de aumento na EUP-F, a qual foi 57% superior em relação à P<sup>-</sup>.

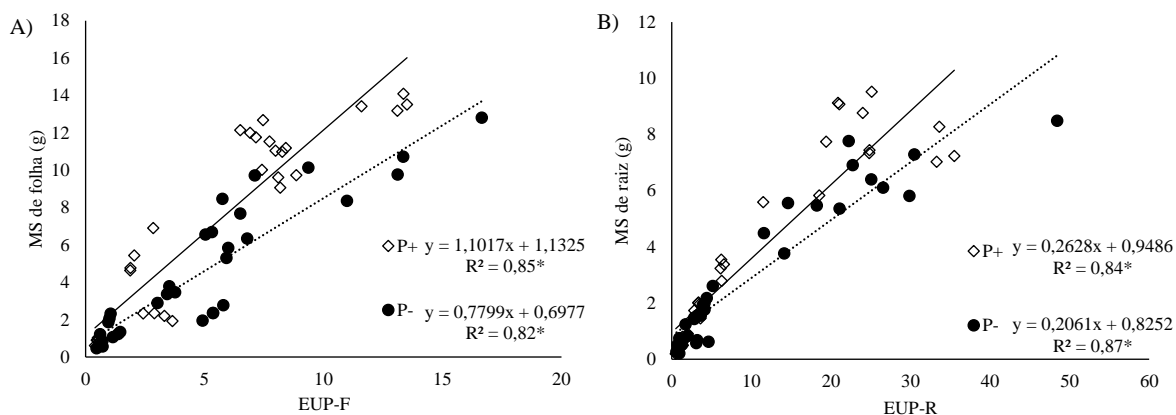


Figura 9: Correlação da matéria seca de folhas e eficiência de uso de P nas folhas (EUP-F) (A) e matéria seca de raiz e eficiência de uso de P na raiz (EUP-R) (B) para oito gramíneas das pastagens naturais do sul do Brasil cultivadas em uma condição sem adição de P (P<sup>-</sup>, linha pontilhada) e com adição de P no solo (P<sup>+</sup>, linha contínua). \*Significativo a 1% de probabilidade ( $p \leq 0,01$ ).

Em P<sup>-</sup> para cada uma unidade de aumento na EUP-R existe aumento de 1,03 g na MS de raiz (Figura 9B). Entretanto, em P<sup>+</sup> para cada unidade de aumento na EUP-R existiu aumento de produção de 1,2 g de MS de raiz, 17% a mais em relação a P<sup>-</sup>. Considerando o aumento de um ponto na eficiência de uso de P para a produção de MS, em P<sup>-</sup> as espécies são 35% mais eficiente em produzir folhas do que raízes, e em P<sup>+</sup> são 29% mais eficientes na produção de folhas em relação às raízes.

### 9.3.3 Análise exploratória multivariada

Em P<sup>-</sup>, os dois primeiros eixos do ACP explicaram 79% da variabilidade dos dados (Figura 10A). As variáveis AFE, CER e ARE tiveram uma forte contribuição para o eixo I, com coeficientes de correlação superiores a 0,80: AFE (0,84), CER (0,89) e ARE (0,88), contribuindo com 17%, 19% e 19 % na variação do eixo I, respectivamente.

A análise de ordenação das variáveis demonstrou que quando as espécies de gramíneas foram crescidas em P<sup>-</sup>, a AFE, CER, CPF, CPR e ARE tendem a ser maiores para *A. affinis* e *P. pumilum*. No entanto, essas variáveis tendem a ser negativamente correlacionadas com o TMS foliar, características correlacionadas para as espécies *A. lateralis*, *S. angustifolium* e *A. laevis* (Figura 10A). Interessantemente, as espécies *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum* formaram um grupo associado às variáveis EUP-F e EUP-R, que apresentaram um percentual de contribuição de 32% e 34% para o eixo II.

Quando a análise de ordenação foi feita com variáveis em uma condição de adição de P (Figura 10B), os eixos da ACP explicaram 79% da variabilidade dos dados. As variáveis CER, CPR e ARE foram as que apresentaram a maior contribuição para a variação do eixo I, com percentuais de 18%, 18% e 24% de contribuição, com correlações de 0,81, 0,82 e 0,94. Do mesmo modo, essas variáveis foram negativamente correlacionadas com o TMS foliar, que foi associado às espécies *A. lateralis*, *S. angustifolium* e *A. laevis*. Com a maior disponibilidade de P as espécies *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum* foram associadas novamente as maiores EUP-F e EUP-R.



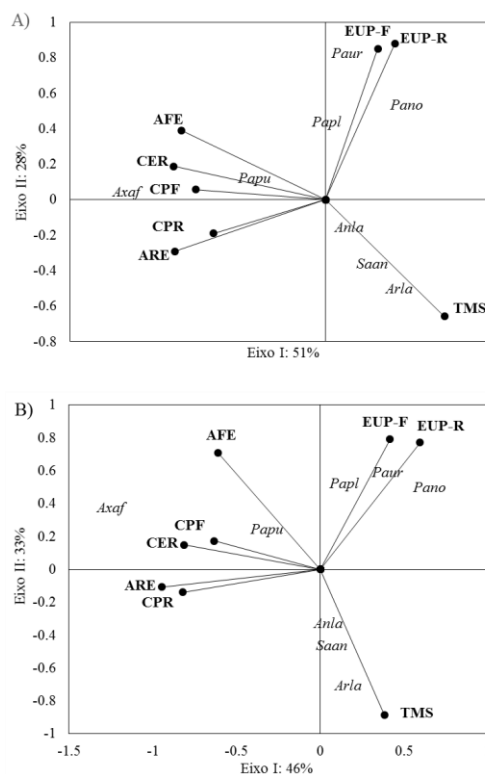


Figura 10: Análise de componentes principais (ACP) para os atributos área foliar específica (AFE), teor de matéria seca (TMS), concentração de P na folha (CPF), comprimento específico de raiz (CER), concentração de P na raiz (CPR), área radicular específica (ARE), eficiência de uso de P na folha (EUP-F) e eficiência de uso de P na raiz (EUP-R) medidos nas espécies *Axonopus affinis* (*Axaf*), *Paspalum pumilum* (*Papu*), *Paspalum notatum* (*Pano*), *Paspalum urvillei* (*Paur*), *Paspalum plicatulum* (*Papl*), *Andropogon lateralis* (*Anla*), *Saccharum angustifolium* (*Saan*) e *Aristida laevis* (*Arla*) pertencentes as pastagens naturais do sul do Brasil, quando submetidas às condições sem adubação de P (A) e com adubação com P (B).

### 9.3.4 Atributos foliares, radiculares e uso de P para grupos de espécies

Os três atributos de folhas (AFE, TMS e CPF), os três atributos de raiz (CER, CPR e ARE) e os índices EUP-F e EUP-R combinados e analisados por análise de agrupamento separaram as espécies estudadas em quatro grupos com características distintas ( $p \leq 0,15$ ) (Tabela 21). O Grupo A, é composto exclusivamente pela espécie *A. affinis* ( $n=8$ ), grupo com maior AFE, CER, CPF, CPR e ARE, por outro lado esse grupo tem menor TMS, EUP-F e EUP-R. O Grupo B ( $n=8$ ) é composto exclusivamente pela espécie *P. pumilum*, esse grupo possui características intermediárias de AFE, TMS, CPF, CER, CPR, ARE e EUP-R, mas com característica de EUP-F similar ao Grupo C.

O grupo C possui as espécies *P. notatum* ( $n=8$ ), *P. urvillei* ( $n=8$ ) e *P. plicatulum* ( $n=8$ ). Esse grupo possui características de intermediárias a baixa para AFE, TMS, CPF, CER, CPR e ARE, mas com os maiores valores de EUP-F e EUP-R. O Grupo D, composto pelas espécies *A. lateralis* ( $n=8$ ), *S. angustifolium* ( $n=8$ ) e *A. laevis* ( $n=8$ ) é caracterizado pelo maior TMS e menor AFE, CPF, CER, ARE, EUP-F e EUP-R. Independentemente do grupo, a adição de P aumentou os valores de CPF e CPR.

Tabela 21: Grupos de plantas formados a partir dos atributos área foliar específica (AFE), teor de matéria seca (TMS), concentração de P na folha (CPF), comprimento específico de raiz (CER), concentração de P na raiz (CPR), área radicular específica (ARE) e dos índices eficiência de uso de P na folha (EUP-F) e eficiência de uso de P na raiz (EUP-R) de oito gramíneas C<sub>4</sub> das pastagens naturais do sul do Brasil.

Grupo/Espécie	AFE (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	TMS (g kg <sup>-1</sup> )	CPF (mg kg <sup>-1</sup> )	CER (cm g <sup>-1</sup> )	CPR (mg kg <sup>-1</sup> )	ARE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	EUP-F	EUP-R
A / <i>Axonopus affinis</i>	38,4a	175,1d	2,5a	7.959,8a	0,5a	414,1a	1,4b	2,1c
B / <i>Paspalum pumilum</i>	19,1b	197,5c	1,1b	6.619,4b	0,4ab	238,2b	7,1a	6,1b
C / <i>Paspalum notatum</i> , <i>Paspalum urvillei</i> , <i>Paspalum plicatulum</i>	19,6b	236,1b	1,2b	3.392,7c	0,3c	141,5d	11,1a	29,9a
D / <i>Andropogon lateralis</i> , <i>Saccharum angustifolium</i> , <i>Aristida laevis</i>	11,8c	337,6a	1,1b	3.968,2c	0,4b	222,7c	1,5b	1,9c
Tratamento								
P <sup>-</sup>	18,2	264,9	1,1b	4.287,4	0,3b	214,2	4,9	10,6
P <sup>+</sup>	18,4	259,6	1,4a	4.455,4	0,4a	211,1	5,3	10,9
Fonte de variação								
Grupo (G)	*	*	*	*	*	*	*	*
Adubação (A)	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns
G X A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem entre si (p > 0,05) pelo teste de Aleatorização.

## 9.4 DISCUSSÃO

### 9.4.1 Efeito da adubação com P nos atributos foliares e radiculares e sua relação com às estratégias de crescimento

A adubação com P ( $P^+$ ) não apresentou efeito sobre os atributos de folhas e raízes das espécies estudadas. Assim, possivelmente, as espécies apresentaram o um mesmo padrão de alocação de carbono nas estruturas celulares e teciduais, embora estudos indiquem que a maior disponibilidade de P no solo resulte no aumento da concentração de P no tecido, e isso aumenta tanto a quantidade como o tamanho das organelas celulares (HESKEL et al., 2012).

A maior ARE e CER para *A. affinis*, independente da disponibilidade de P, permitiu que essa espécie, de estratégia de crescimento para captura de recurso, produzisse maior área superficial por unidade de MS de raiz. Consequentemente, isso pode permitir à espécie explorar um maior volume de solo (FORT et al., 2015) e apresentar maiores CPF (Tabela 19) e CPR (Tabela 20). Esse padrão tem sido amplamente visto para comunidades de espécies, sempre com a associação de grupos de espécies de maior ARE e CER, caracterizados por uma estratégia de crescimento para captura de recursos, apresentando maior CPF e CPR (Tabela 21) (CRAINE et al., 2001; FORT et al., 2015; LAMBERS et al., 2006).

A ausência de variação para os atributos AFE, TMS, ARE e principalmente CER para os gêneros *Paspalum* e *Axonopus*, indica que esses atributos são bons preditores de crescimento para formação de grupos de espécies com estratégias de crescimento similares. O uso da adubação fosfatada, ferramenta de manejo que visa aumentar a produção de forragem nessas pastagens (BANDINELLI et al., 2005; GATIBONI et al., 2000; TIECHER et al., 2014), não alterou o padrão das estratégias de crescimento das espécies dentro de grupos de espécies formados por esses atributos, assim os grupos permanecem consistentes.

De uma forma geral, tanto em condição de baixa ou alta disponibilidade de P (Figura 10), as espécies *A. affinis* e *P. pumilum* estiveram associadas à maior CER, ARE, AFE e TMS, essas características de crescimento, que permitem maior captura de P são associadas a maiores CPF e CPR. Por outro lado, as espécies *A. lateralis*, *S. angustifolium* e *A. laevis* são associadas à produção de tecidos com maior TMS.

Interessantemente, os grupos de espécies que apresentaram valores de AFE e TMS de intermediários (*P. pumilum*, *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum*) a baixos (*A. lateralis*, *E. angustifolium* e *A. laevis*) apresentaram uma variação que não permite a identificação clara de um padrão entre CPF e CPR e os atributos de folhas e raiz, conforme se sugere, inclusive, a CPF para *P. pumilum*, *P. notatum* e *P. urvillei* é no máximo igual à *S. angustifolium* (Tabelas 19 e 21), espécie caracterizada como de conservação de recursos.

#### 9.4.2 Eficiência de uso do P nas folhas e raízes

Os dados do presente trabalho apontaram que, embora as espécies *P. notatum*, *P. urvillei*, *P. plicatulum*, *A. lateralis* e *S. angustifolium* apresentem valores semelhantes de CPF e CPR, a maior ou menor concentração de P no tecido como resultado das estratégias de crescimento não necessariamente estejam relacionadas com a maior EUP. A EUP-F é maior para *P. urvillei*, independente da disponibilidade de P (Figuras 8 e 10), diferentemente do que se esperava, pois, essa espécie apresenta valores intermediários de AFE e TMS. Inicialmente se esperava que as espécies com maior AFE e menor TMS, característica de espécies mais eficientes em produzir tecidos por unidade matéria seca, apresentassem maior EUP-F. Quando se considera a EUP-F para os grupos de espécies (Tabela 21), as espécies do gênero *Paspalum* apresentaram os valores mais altos. Esse mesmo padrão é observado para a EUP-R para as espécies do gênero *Paspalum*, que apresentaram maior EUP-R mesmo com atributos radiculares de intermediários a baixos (Tabela 21). A maior EUP-F e EUP-R pode ser um dos indicativos que justifique a ampla distribuição das espécies do gênero *Paspalum* nessas áreas de pastagem natural, assim como a característica ruderal de *P. urvillei*.

Algumas possíveis explicações para a maior EUP para o gênero *Paspalum* podem estar relacionadas com sua fisiologia. Como o P está envolvido em muitos aspectos do metabolismo da planta, sugere-se que uma ampla gama de características fisiológicas esteja envolvida na EUP. Algumas dessas características podem melhorar a absorção de P e/ou aumentar a capacidade de transporte de P pela planta. Outras características podem promover a utilização mais econômica de P no crescimento de plantas, otimizando a alocação dentro da planta. Essas estratégias geralmente são chamadas de EUP externa e interna, respectivamente (VAN DE WIEL; VAN DER LINDEN; SCHOLTEN, 2016).

É possível que para a EUP externa, pelas espécies do gênero *Paspalum*, a maior produção de MS, tanto de parte aérea como de raiz, esteja associada a uma maior capacidade de absorção de P. Estudos indicam que uma alta taxa de absorção de P por uma espécie está associada a uma maior taxa de crescimento relativo, ou seja, a taxa de crescimento é responsável por regular a absorção de P (CHAPIN; FOLLETT; O'CONNOR, 1982; LAJTHA; HARRISON, 1995; NASSERY, 1969). Além de uma maior taxa de crescimento, a afinidade dos transportadores de P na membrana é essencial para maior EUP pela planta. A alta afinidade de transportadores, que tem relação com a alta capacidade de transporte de P nas membranas celulares, são importantes para a EUP interna, que parece funcionar na remobilização do P interno (ELANCHEZHIAN et al., 2015).

Outra estratégia para a maior EUP interna é a adaptação do metabolismo das plantas a menor requerimento de P (VAN DE WIEL; VAN DER LINDEN; SCHOLTEN, 2016). Uma estratégia é a substituição de fosfolipídios por sulfo e/ou galactolipídios nas membranas, representando assim uma menor alocação de P em compostos estruturais e disponibilizando P para processos energéticos (LAMBERS et al., 2012). Em estudo recente, foi demonstrado que uma baixa EUP de *A. lateralis*, esteve associada com a alta concentração de P em formas estruturais, como fosfolipídios, e que a maior EUP por *P. notatum* esteve associada ao P em formas solúveis, com baixa concentração de P em fosfolipídios (OLIVEIRA, 2015). Espécies com alta EUP também possuem adaptações na parede celular, com a síntese aumentada de polissacarídeos livres de P (BYRNE et al., 2011).

Outra possível causa da maior EUP está na quantidade de P alocada em RNA. Espécies com característica de alta EUP têm apresentado baixos níveis de P alocado em RNA (SULPICE et al., 2014). Em uma caracterização das frações bioquímicas de P, a concentração de P na fração RNA foi menor em *P. notatum*, quando comparado às espécies *A. affinis* e *A. lateralis* (OLIVEIRA, 2015). Assim, a maior EUP pelas espécies do gênero *Paspalum* em relação às demais espécies, possivelmente, têm relação com essas características de uso do P no metabolismo, com o menor uso de P em compostos estruturais e uso em processos metabólicos nos quais não pode ser substituído, e que tem relação direta com a maior produção de matéria seca. A economia de uso de P e o seu uso no crescimento foliar e a construção da maquinaria fotossintética representam uma maior EUP (SULPICE et al., 2014), essas diferenças metabólicas podem ser responsáveis pelas espécies do gênero *Paspalum* apresentarem uma maior EUP.

Outra resposta interessante é que a correlação apresentada (Figura 9) entre a produção de MS e a EUP indica que a maior disponibilidade de P no solo permite uma maior EUP, tanto em folhas como em raízes. Isso indica que a condição natural de disponibilidade de P no solo limita a capacidade de produção de MS por essas espécies, e, aparentemente, isso deve interferir principalmente na produção de MS das espécies do gênero *Paspalum*.

Outros trabalhos com a aplicação de P em pastagens naturais têm demonstrado que o a maior disponibilidade de P aumentou a produção de MS de forragem das pastagens nativas (BANDINELLI et al., 2005; GATIBONI et al., 2000; TIECHER et al., 2014), e que a maior disponibilidade de P permitiu uma maior contribuição de espécies do gênero *Paspalum* na MS de forragem, como por exemplo *P. urvillei* (TIECHER et al., 2014). A partir dos nossos dados pode-se inferir que essa resposta, possivelmente, esteja relacionada a maior EUP pelas espécies do gênero *Paspalum*.

## 9.5 CONCLUSÕES

A adubação com P não altera os atributos de folhas e raiz relativos à matéria seca. A adição de P aumenta a concentração de P nas folhas e raízes, entretanto as espécies de característica de crescimento para captura de recursos apresentam maior concentração de P nas folhas e raízes. Nossos dados apontam que uma estratégia de maior concentração de P nas folhas também está associada à maior concentração de P nas raízes, no entanto, a maior produção de área superficial de folhas ou raízes por unidade de matéria seca não representa maior eficiência de uso de P. As espécies *P. pumilum*, *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum*, com atributos foliares intermediários, possuem maior eficiência de uso de P nas folhas, e *P. notatum*, *P. urvillei* e *P. plicatulum*, com valores de atributos radiculares intermediários, são as espécies com a maior eficiência de uso de P nas raízes.

## 9.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BANDINELLI, D. G. et al. Composição florística de pastagem natural afetada por fontes de fosforo, calagem e introdução de espécies forrageiras de estação fria. **Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 84–91, 2005.
- BYRNE, S. L. et al. Early response mechanisms of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, p. 243–254, 2011.
- CHAPIN, F. S.; FOLLETT, J. M.; O'CONNOR, K. F. Growth, phosphate absorption, and phosphorus chemical fractions in two *Chionochloa* species. **The Journal of Ecology**, v. 70, n. 1, p. 305, 1982.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335, 2003.
- CQFS-RS/SC. **Manual de calagem e adubação para os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2016. v. 10 ed.
- CRAINE, J. M. et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. **Oikos**, v. 93, n. December 2015, p. 274–285, 2001.
- CRAINE, J. M. et al. Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. **Ecology**, v. 86, n. 1, p. 12–19, jan. 2005.
- EGGERS, L.; CADENAZZI, M.; BOLDRINI, I. I. Phyllochron of *Paspalum notatum* FL. and *Coelorhachis selloana* (HACK.) camus in natural pasture. **Scientia Agricola**, v. 61, n. 4, p. 353–357, 2004.
- ELANCHEZHIAN, R. et al. Physiological and molecular approaches for improving phosphorus uptake efficiency of crops. **Current Science**, v. 108, n. 7, 2015.
- ESSINGTON, M. E. **Soil and water chemistry: An integrative approach**. 1. ed. Florida: CRC Press, 2004. v. 1
- FORT, F. et al. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 110, p. 62–72, 2015.
- FORT, F. et al. Grassland root functional parameters vary according to a community-level resource acquisition–conservation trade-off. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 4, p. 749–758, 2016.
- GATIBONI, L. C. et al. Influência da adubação fosfatada e da introdução de espécies forrageiras de inverno na oferta de forragem de pastagem natural. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 8, p. 1663–1668, ago. 2000.



HESKEL, M. A. et al. Leaf- and cell-level carbon cycling responses to a nitrogen and phosphorus gradient in two arctic tundra species. v. 99, n. 10, p. 1702–1714, 2012.

LAJTHA, K.; HARRISON, A. F. Strategies of phosphorus acquisition and conservation by plant species and communities. **Phosphorus in the global environmental: transfers, cycles and management**, p. 139–147, 1995.

LAMBERS, H. et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits. **Annals of Botany**, v. 98, n. 4, p. 693–713, 2006.

LAMBERS, H. et al. Proteaceae from severely phosphorus-impooverished soils extensively replace phospholipids with galactolipids and sulfolipids during leaf development to achieve a high photosynthetic phosphorus-use-efficiency. **New Phytologist**, v. 196, n. 4, p. 1098–1108, 2012.

MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 42, n. 1, p. 22–29, 2013.

MURPHY, J.; RILEY, J. P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. **Analytica Chimica Acta**, v. 27, n. C, p. 31–36, jan. 1962.

NASSERY, H. Phosphate Absorption By Plants From Habitats of Different Phosphate Status I . Absorption and Incorporation of Phosphate. **New Phytologist**, v. 69, n. 1, p. 13–20, 1969.

OLIVEIRA, L. B. DE. **Crescimento e uso de nitrogênio e fósforo de quatro gramíneas nativas do Rio Grande do Sul**. [s.l.] Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2015.

PALLARÉS, O. R.; BERRETTA, E. J.; MARASCHIN, G. E. The South American Campos ecosystem. In: SUTTIE, J. M.; REYNOLDS, S. G.; BATELLO, C. (Eds.). . **Grasslands of the world**. FAO ed. Rome: FAO, 2005. p. 171–219.

PILLAR, V. D. **Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling User's Guide** Porto Alegre Universidade Federal do Rio Grande do Sul, , 2001. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/arquivos/Software/Multiv/MultivManual.pdf>>

QUADROS, F. L. F. DE et al. Morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud sob níveis de adubação de fósforo e potássio. **Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 181–186, fev. 2005.

QUADROS, F. L. F. DE; BANDINELLI, D. G. Efeitos da adubação nitrogenada e de sistemas de manejo sobre a morfogênese de *Lolium multiflorum* Lam. e *Paspalum urvillei* Steud. em ambiente de várzea. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 1, p. 44–53, fev. 2005.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. D. P. P. S. C. M. Z. M. DE S. C. A. V. Á. (Ed.). . **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. p. 208–215.

RYSER, P. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: A comparison of five ecologically contrasting grasses. **Source: Functional Ecology British**

**Ecological Society Functional Ecology**, v. 10, n. 10, p. 717–723, 1996.

SIDDIQI, M. Y.; GLASS, A. D. M. Utilization index: A modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**, v. 4, n. 3, p. 289–302, 2008.

SULPICE, R. et al. Low levels of ribosomal RNA partly account for the very high photosynthetic phosphorus-use efficiency of Proteaceae species. **Plant, Cell and Environment**, v. 37, n. 6, p. 1276–1298, 2014.

TEDESCO, M. J. et al. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul., 1995.

TIECHER, T. et al. Phosphorus application and liming effects on forage production, floristic composition and soil chemical properties in the Campos biome, southern Brazil. **Grass and Forage Science**, v. 69, n. 4, p. 567–579, 2014.

TJOELKER, M. G. et al. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. **New Phytologist**, v. 167, n. 2, p. 493–508, 2005.

TRINDADE, J. P. P.; QUADROS, F. L. F.; PILLAR, V. D. Grassland vegetation of sandy patches of Rio Grande do Sul under grazing and exclosure. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 43, n. 6, p. 771–779, 2008.

TRINDADE, J. P. P.; ROCHA, M. G. DA. Rebrotamento de capim caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito do fogo. **Ciência Rural**, v. 32, p. 1057–1061, 2001.

VAN DE WIEL, C. C. M.; VAN DER LINDEN, C. G.; SCHOLTEN, O. E. Improving phosphorus use efficiency in agriculture: opportunities for breeding. **Euphytica**, v. 207, n. 1, p. 1–22, 2016.

WADDELL, H. A. et al. Phosphorus-utilisation efficiency and leaf-morphology traits of Rytidosperma species (wallaby grasses) that differ in their growth response to phosphorus fertilisation. **Australian Journal of Botany**, v. 64, n. 1, p. 65–76, 2016.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. **Functional Ecology**, v. 17, n. 1, p. 10–19, fev. 2003.

## 10 CAPÍTULO 6 - RELAÇÃO ENTRE TAXA DE CRESCIMENTO RELATIVO E ATRIBUTOS DE FOLHAS E RAÍZES NA CINÉTICA DE ABSORÇÃO DE FÓSFORO EM GRAMÍNEAS

Resumo: A capacidade de absorção de fósforo (P) pela planta depende de seus atributos morfológicos de folhas e raízes, que, por sua vez, estão relacionados com a taxa de crescimento relativo (TCR). Para contornar condições de baixa disponibilidade de P nos solos da América do Sul, as gramíneas forrageiras nativas evoluíram ou para maior TCR, com estratégia de captura de recursos, ou no sentido de reduzir sua TCR, com estratégia de conservação de recursos, reduzindo sua demanda de P. O objetivo do presente estudo foi testar em duas gramíneas C<sub>4</sub> das pastagens da América do Sul, *Axonopus affinis* (estratégia de captura de recursos) e *Andropogon lateralis* (estratégia de conservação de recursos) se a estratégia de crescimento para a captura de recursos está relacionada com maior concentração de P nas folhas e raízes, e essa maior demanda tem relação com a maior capacidade de absorção de P. Em um sistema experimental bifatorial com quatro repetições as duas espécies foram submetidas a duas concentrações de P na solução (5 e 30  $\mu\text{M P L}^{-1}$ ). A maior TCR foi associada a uma alta área foliar por unidade de MS, bem como maior concentração de P nas folhas. Isso é devido, possivelmente, à maior demanda metabólica celular. Isso está associado, também, a maior comprimento e área superficial por unidade de MS de raiz. A maior TCR está relacionada a maior capacidade de influxo de P pelas plantas. Isso é condizente, se considerarmos que plantas de maior TCR têm maior demanda por P pelo metabolismo. Além do maior influxo de P, a característica de captura de recursos está associada à transportadores de maior afinidade e também a taxa de absorção em menores concentrações.

Palavras-chave: Absorção de nutrientes, atributos radiculares, influxo de P, parâmetros cinéticos.

## 10.1 INTRODUÇÃO

As estratégias de uso de recursos por plantas nos últimos anos têm recebido maior atenção como forma de melhor prever a dinâmica de uma vegetação (BASSIRIRAD, 2000; OSONE; ISHIDA; TATENO, 2008). Algumas características de folhas, em particular a área foliar específica (AFE,  $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ) e o teor de matéria seca da folha (TMS,  $\text{g kg}^{-1}$ ), foram consideradas como indicadores da capacidade de uma planta para adquirir, usar e reciclar recursos, bem como sua contribuição no funcionamento de um ecossistema (WRIGHT et al., 2004; WRIGHT; WESTOBY, 2003). Uma espécie com altos valores de AFE e baixos valores de TMS é caracterizada por possuir alta taxa de crescimento relativo (OSONE; ISHIDA; TATENO, 2008). Isso é devido a menor alocação de nutrientes minerais e fotoassimilados em compostos foliares estruturais por unidade de área, a qual permite uma maior área superficial por unidade de matéria seca produzida (WRIGHT et al., 2004).

Espécies com alta taxa de crescimento relativo são associadas à rápida ciclagem de nutrientes, e isso resulta em uma estratégia de crescimento para a captura de recursos, devido à alta demanda por nutrientes. Estudos têm indicado que a estratégia de crescimento para captura de recursos, com alta taxa de crescimento, que permite maior produção de área foliar e maior captura de luz por unidade de matéria seca (GARNIER, 1995), também tem relação com espécies aptas à produzir maior área superficial de raiz por unidade de matéria seca radicular, e assim, obter maior quantidade de nutrientes para suprir a demanda do crescimento da parte aérea (FORT; JOUANY; CRUZ, 2013; MAIRE et al., 2009).

Por outro lado, a estratégia de crescimento para a conservação de recursos está associada à plantas de baixa taxa de crescimento relativo, com baixa AFE e alto TMS, devido à alocação de maior quantidade de nutrientes e fotoassimilados em compostos estruturais por unidade de área (WRIGHT et al., 2004). Essa característica de formação de tecidos leva essas espécies a uma maior demanda de tempo para formação de uma unidade de área foliar. Essa característica está relacionada com espécies adaptadas em habitar ambientes de baixa disponibilidade de recursos como nutrientes e água. Aparentemente, essas espécies evoluíram no sentido de reduzir sua demanda de nutrientes através da menor taxa de crescimento relativo.

As pastagens naturais da América do Sul são conhecidas por sua grande diversidade de espécies, principalmente pelo grande número de gramíneas (BOLDRINI, 2009), que possuem uma grande contribuição na massa de forragem. Baseado nisso e no fato de parte dessas espécies serem contrastantes em atributos foliares (MACHADO et al., 2013; SANTOS et al., 2014), uma proposta de agrupamento de espécies foi feita usando os atributos AFE e TMS com o objetivo de manejar áreas de pastagens naturais no sul do Brasil predizendo suas características de crescimento (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009). Nessa classificação, que tenta traduzir a diversidade de espécies em grupos com estratégias de crescimento similares, algumas espécies foram classificadas como plantas de captura de recursos, com folhas de menor duração de vida, menos espessas e mais tenras, com maior AFE e menor TMS. Por outro lado, espécies que formam touceiras e que investem maior quantidade dos nutrientes e fotoassimilados em compostos foliares de maior complexidade por unidade de área, com folhas mais densas e de maior duração de vida, apresentam maior TMS e uma menor AFE, e foram caracterizadas como de conservação de recursos, com baixa taxa de crescimento relativo.

Considerando que o fósforo (P) é um nutriente com grande importância na maioria dos processos fisiológicos vegetais (ELANCHEZHIAN et al., 2015) e se caracteriza por baixa disponibilidade nos solos tropicais nas áreas de pastagens naturais, ele tem sido considerado como um fator limitante para a produção de forragem (OLIVEIRA et al., 2015; RHEINHEIMER; GATIBONI; KAMINSKI, 2008). A maior capacidade de produção de área radicular específica (ARE,  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$  de MS de raiz) e maior comprimento específico de raiz (CER,  $\text{cm g}^{-1}$  de MS de raiz) por uma espécie representaria uma adaptação para obtenção de maior quantidade de P do solo, pois essas espécies possuem alto crescimento da parte aérea em função de sua alta AFE, o que resulta em uma maior demanda de nutrientes em função da maior taxa de crescimento relativo (OSONE; ISHIDA; TATENO, 2008). Assim, a alta exploração do solo por raízes minimiza potencialmente a distância de difusão para o movimento P para a raiz (KASCHUK et al., 2016).

No entanto, a absorção de um nutriente pela raiz pode depender de dois componentes: a morfologia do sistema radicular, que determina o acesso aos recursos dentro dos solos, como mencionado anteriormente, e as características fisiológicas que determinam a capacidade de influxo de P (BASSIRIRAD, 2000). Assim, se espera que as espécies de estratégia de crescimento para a captura de recursos, além da maior ARE e CER, tenham também alta capacidade de absorver P,

como evidenciado pela correlação positiva entre taxa de crescimento e concentração de nitrogênio em plantas (MAIRE et al., 2009; OSONE; ISHIDA; TATENO, 2008).

A absorção de um nutriente pode ser descrita por dois parâmetros cinéticos, a taxa de influxo máxima ( $I_{\max}$ ) e a constante de afinidade dos transportadores ou constante de Michaelis Menten ( $K_m$ ). A capacidade e a eficiência das raízes na absorção de um nutriente com relação ao  $K_m$  é comumente interpretada como a concentração de substrato necessária para alcançar metade do  $I_{\max}$  e/ou como medida de afinidade dos transportadores pelo seu substrato (baixos valores de  $K_m$  indicam maior afinidade pelos transportadores). Assim uma planta com alta taxa de crescimento relativo, com grande demanda de P, deveria ter alto  $I_{\max}$  e baixos valores para  $K_m$ .

Dessa forma, o objetivo do estudo foi avaliar em gramíneas  $C_4$  das pastagens do sul do Brasil se: (i) a estratégia de crescimento para a captura de recursos, com maior AFE, ARE, CER e menor TMS e DTR está associada com plantas de maior taxa de crescimento relativo; (ii) a característica de captura de recursos está relacionada com a maior concentração de P nas folhas e raízes e (iii) verificar se a maior taxa de crescimento relativo e maior concentração de P no tecido por uma planta está relacionada com a maior capacidade de influxo de P pela planta e com transportadores de alta afinidade.

## 10.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 10.2.1 Escolha das espécies e pré-cultivo

O trabalho foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) (29°43' S, 53°42' W), Rio Grande do Sul, Brasil. Foram utilizadas duas espécies de gramíneas forrageiras nativas das pastagens da América do Sul, *Axonopus affinis* e *Andropogon lateralis*, ambas com rota metabólica  $C_4$ . A escolha das espécies foi baseada na representatividade dos gêneros nessas áreas de pastagens naturais (BANDINELLI et al., 2005; PALLARÉS; BERRETTA; MARASCHIN, 2005; TIECHER et al., 2014; TRINDADE; QUADROS; PILLAR, 2008) e também nas distinções de parâmetros de crescimento foliar já testados anteriormente (SANTOS et al., 2014). *A. affinis* é uma gramínea que cresce por estolões e é mais comumente encontrada em áreas de planície com alta umidade do solo. *Andropogon lateralis*

é uma espécie com um hábito de crescimento mais ereto, mas pode mudar sua estrutura de crescimento com alta pressão de pastejo.

Antes do experimento as plantas passaram por um processo de padronização dos perfilhos. As plantas foram coletadas numa área da pastagem natural em 15 de julho de 2016. A área não possui nenhum histórico de adubação e correção da acidez do solo, apenas pastejo animal. Após a coleta no campo, os perfilhos foram separados, lavados e plantados em bandejas plásticas (capacidade de 15 litros inclinadas sobre a mesa em ângulo de 20° para evitar acúmulo de solução) contendo areia como substrato e cultivadas em casa de vegetação com sombreamento de 50%. Nesse processo, as raízes foram cortadas até um número de três com o auxílio de bisturi, permanecendo também com três folhas completamente expandidas. Esse processo de preparação de mudas foi repetido uma vez por mês em casa de vegetação, permitindo maior uniformidade entre os indivíduos. As bandejas com areia eram irrigadas três vezes ao dia (cada bandeja irrigada por 15 min com dez litros de solução nutritiva ) com uma solução nutritiva completa contendo (em mg L<sup>-1</sup>) 149,80 de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; 24,80 de H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>; 39,27 de SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>; 41,31 de Mg<sup>2+</sup>; 288,72 de Ca<sup>2+</sup>; 234,60 de K<sup>+</sup>; 0,03 de Mo; 0,26 de B; 0,06 de Cu; 0,50 de Mn; 0,22 de Zn; e 4 de Fe.

### **10.2.2 Tratamentos e condução do experimento**

No dia 10 de fevereiro de 2017 as plantas foram retiradas do pré-cultivo em areia pura, padronizadas com três raízes e três folhas completamente expandidas. Antes das plântulas serem ajustadas no sistema experimental, essas foram pesadas para a determinação do peso de matéria fresca para o cálculo da taxa de crescimento relativo (TCR). Após as plântulas foram colocadas nas unidades experimentais.

A unidade experimental constituiu de um vaso plástico com capacidade de 2 L de solução nutritiva com oito plantas fixadas com esponja em placas de isopor furadas e com a solução nutritiva aerada continuamente. Nos primeiros sete dias, a concentração de nutrientes da solução (em mg L<sup>-1</sup> solução nutritiva) foram: N 58,3; P 7,54; S 11,54; Ca 97,6; Mg 23,6; K 104,7; Cl 176,7; B 0,27; Mo 0,05; Ni 0,01; Zn 0,13; Cu 0,03; Mn 0,11; Fe 2,68. A solução nutritiva foi renovada a cada três dias e o pH mantido em 5,8 com HCl ou NaOH e o uso de um pHmetro. Após sete dias de cultivo a solução nutritiva foi substituída por água destilada por um período de 3 dias, a qual visou a redução de possíveis reservas de P celulares. Após o período de cultivo em água destilada,

aos dez dias de crescimento, a solução nutritiva foi novamente repostada por um período de mais quatro dias. Foram usadas duas concentrações de P na solução, sendo 5 e 30  $\mu\text{M P L}^{-1}$ . Esses valores foram calculados em estudo prévio para condições em que as plantas esgotassem ou não o P disponível em solução. Aos quinze dias de crescimento, as soluções com 5 e 30  $\mu\text{M P L}^{-1}$  foram renovadas e, logo em seguida, a coleta das alíquotas foi iniciada para a determinação da curva de depleção de P na solução (CLAASSEN; BARBER, 1974). Foram coletadas alíquotas de dez mililitros da solução nutritiva a cada hora nas primeiras 24 horas e a cada duas horas nas últimas seis horas, até completar 30 horas de coleta.

### 10.2.3 Determinação dos parâmetros cinéticos

O P nas alíquotas foi determinado pelo método de colorimetria (MURPHY; RILEY, 1962). Após a determinação da concentração de P foram determinados os parâmetros cinéticos de absorção: influxo máximo ( $I_{\text{max}}$ ), constante de Michaelis-Menten ( $K_m$ ) e a concentração abaixo da qual as plantas deixam de absorver os nutrientes ( $C_{\text{min}}$ ). A metodologia consiste na quantificação da diminuição da concentração do nutriente na solução de acordo com a absorção.

Para o cálculo de  $I_{\text{max}}$ ,  $K_m$  e  $C_{\text{min}}$  foi utilizado o programa *Cinética* (RUIZ, 1985). O gráfico de influxo ( $I$ ,  $\mu\text{mol P g}^{-1}\text{L}^{-1}$ ) em condição de alta (30  $\mu\text{M P L}^{-1}$ ) e baixa (5  $\mu\text{M P L}^{-1}$ ) disponibilidade de P foi obtido pela Equação 17:

$$I = \frac{I_{\text{máx}} \times \text{concentração P no tempo } n}{K_m + \text{concentração P no tempo } n} \quad \text{Equação 17}$$

Onde  $I$  é o influxo de P para cada tempo de coleta, com a respectiva concentração de P na solução no tempo  $n$  (1, 2, 3, 4, .....30).

### 10.2.4 Determinação da taxa de crescimento relativo e atributos foliares

Após o término da coleta da última alíquota de solução nutritiva, as plantas foram pesadas para determinação da matéria fresca final, e assim determinar a TCR ( $\text{g dia}^{-1}$ ) conforme a Equação 18:



$$TCR = \frac{\text{Materia fresca final} - \text{Matéria fresca inicial}}{\text{Dias de crescimento}} \quad \text{Equação 18}$$

Após serem pesadas as plantas foram acondicionadas em copos plásticos contendo água e armazenadas em geladeira no escuro durante 12 h a 4 °C, para permitir a saturação de água nas folhas, visando a determinação dos atributos foliares (CORNELISSEN et al., 2003). Cinco folhas completamente expandidas de cada repetição foram cortadas na altura da lígula e pesadas para determinação da matéria fresca das folhas em balança de precisão. Após, foram escaneadas em um scanner EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional (TPU), com definição de 200 dpi para a determinação da área foliar com o software *WinRHIZO*. As folhas foram em seguida secadas durante 72 h a 65 °C e pesadas. A AFE foi calculada por meio da razão entre a área foliar e massa seca foliar (Equação 19). O TMS foi calculado por meio da razão entre a matéria seca (MS) da folha e a massa de folha saturada (Equação 20).

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Matéria seca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 19}$$

$$TMS = \frac{\text{Matéria seca da folha (g)}}{\text{Matéria fresca da folha (kg)}} \quad \text{Equação 20}$$

### 10.2.5 Biometria das raízes e determinação dos atributos radiculares

As raízes foram suspensas em 0,5 cm de água em uma bandeja acrílica transparente de 30 × 40 cm<sup>2</sup> e depois escaneadas a 600 dpi em scanner (EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional TPU). O software *WinRHIZO*® Pro 2007 (Regent Instruments, Quebec, Canadá) foi utilizado para analisar as imagens digitalizadas. Foram determinados o comprimento total radicular, área superficial radicular, volume radicular e diâmetro médio de raízes. Cada amostra de raiz foi seca durante 72 h a 65 °C e pesada para a obtenção da matéria seca (MS) de raiz.

O comprimento específico de raiz foi calculado dividindo o comprimento das raízes da amostra pela MS de raízes (CER, Equação 21). A área radicular específica foi calculada dividindo a área superficial radicular pela MS de raízes (ARE, Equação 22) e a densidade de tecido radicular foi obtida dividindo a MS de raízes pelo volume de raízes (DTR, Equação 23).

$$CER = \frac{\text{Comprimento das raízes (cm)}}{\text{Matéria seca de raiz (g)}} \quad \text{Equação 21}$$

$$ARE = \frac{\text{Área radicular (cm}^2\text{)}}{\text{Matéria seca de raiz (g)}} \quad \text{Equação 22}$$

$$DTR = \frac{\text{Matéria seca de raiz (g)}}{\text{Volume de raiz (cm}^3\text{)}} \quad \text{Equação 23}$$

### 10.2.6 Concentração de P no tecido

A MS de folhas e raízes foi moída em moinho tipo Wiley em malha de 1 mm para determinação de P por digestão sulfúrica (TEDESCO et al., 1995). Para isso, 0,2 g de tecido foram digeridas com 0,7 g de mistura de digestão (100 g de Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> + 10 g de CuSO<sub>4</sub>.5H<sub>2</sub>O) em 2 ml de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> com 1 ml de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> em bloco a 350 °C. A concentração de P foi determinada pelo método de colorimetria (MURPHY; RILEY, 1962).

### 10.2.7 Análise estatística

As variáveis foram submetidas a ANOVA, quando os efeitos dos tratamentos foram significativos a 5 % de probabilidade pelo Teste F, as diferenças entre as médias foram comparadas pelo teste de Scott-knott. As variáveis foram analisadas seguindo o modelo bifatorial, Espécie × Tratamento com quatro repetições, como segue:

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + D_j + (AD)_{ij} + e_{ijk}$$

Onde, Y<sub>ijk</sub> é o valor observado, referente a variável Y; μ = média geral experimental; A<sub>i</sub> = o efeito do fator A, espécie (i = 1, 2); D<sub>j</sub> o efeito do fator D, nível de P (j = 1, 2); (AD)<sub>ij</sub>: é o efeito da interação do nível i do fator A com o nível j do fator D; e<sub>ijk</sub> = erro experimental. Quando não ocorreu interação entre os fatores, a comparação de médias foi feita para a média dos fatores.

## 10.3 RESULTADOS

### 10.3.1 Taxa de crescimento relativo e atributos foliares

Considerando a análise estatística utilizada, apenas para  $K_m$  e  $C_{min}$  foi verificada interação entre os fatores (Tabela 22). As variáveis  $I_{max}$  e CPR não apresentaram interação entre fatores, entretanto, apresentaram diferença estatística para os fatores espécies e nível de P. As demais espécies apresentaram diferença estatística apenas para o fator espécies (Tabela 22).

Tabela 22: Significância da interação entre espécies e níveis de fósforo em solução nutritiva sobre atributos foliares, radiculares e parâmetros cinéticos de absorção de P como resultado da análise de variância.

Variável	Fator		Interação
	Espécies (E)	Nível de P (N)	E x N
Taxa de crescimento relativo (TCR)	*	ns	ns
Teor de matéria seca foliar (TMS)	*	ns	ns
Área foliar específica (AFE)	*	ns	ns
Comprimento específico de raiz (CER)	*	ns	ns
Área radicular específica (ARE)	*	ns	ns
Diâmetro radicular (DR)	*	ns	ns
Densidade de tecido radicular (DTR)	*	ns	ns
Concentração de P na folha (CPF)	*	ns	ns
Concentração de P na Raiz (CPR)	*	**	ns
Influxo máximo ( $I_{max}$ )	*	*	ns
Constante de Michaelis-Menten ( $K_m$ )	*	*	*
Concentração mínima ( $C_{min}$ )	*	*	*

\* significativo ao nível de 1% de probabilidade ( $p \leq 0.01$ ); \*\* significativo ao nível de 5% de probabilidade ( $0.01 \leq p < 0.05$ ); ns não significativo ( $p > 0.05$ )

A TCR entre as espécies foi 165% maior para *A. affinis*, espécie caracterizada como de captura de recursos, em comparação com *A. lateralis*, espécie de conservação de recursos (Figura 11A). *A. affinis* também apresentou maior AFE, 53% maior que *A. lateralis* (Figura 11C). No entanto, para TMS foliar, *A. lateralis* foi a espécie que apresentou os maiores valores, folhas com 59% mais TMS que *A. affinis* (Figura 11B).

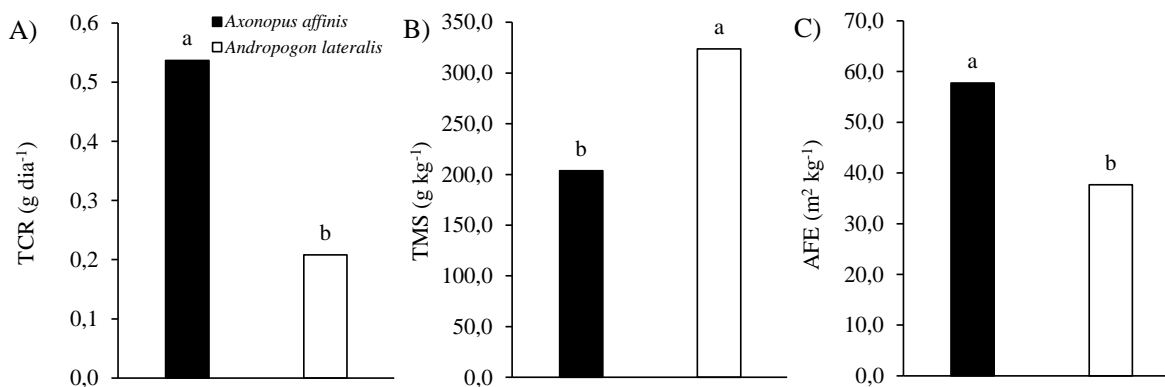


Figura 11: Taxa de crescimento relativo (A; TCR), teor de matéria seca foliar (B; TMS) e área foliar específica (C; AFE) de duas espécies forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens nativas do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento.

Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0.05$ ).

### 10.3.2 Atributos radiculares

O CER foi 456% maior para *A. affinis* em comparação com *A. lateralis* (Figura 2A). O mesmo padrão ocorreu para a ARE, onde a espécie *A. affinis* apresentou uma área radicular 457% maior que *A. lateralis* (Figura 12D). Por outro lado, para as variáveis DR e DTR, *A. lateralis* apresentou os maiores valores quando comparada a *A. affinis* (Figuras 12B e 12C). As raízes de *A. lateralis* apresentaram um DR 22% maior que *A. affinis*. A DTR, que indica a quantidade de MS por unidade de volume de raiz, indica que *A. lateralis* tem uma alocação de MS 316% maior por unidade de volume radicular que *A. affinis* (Figura 12C).

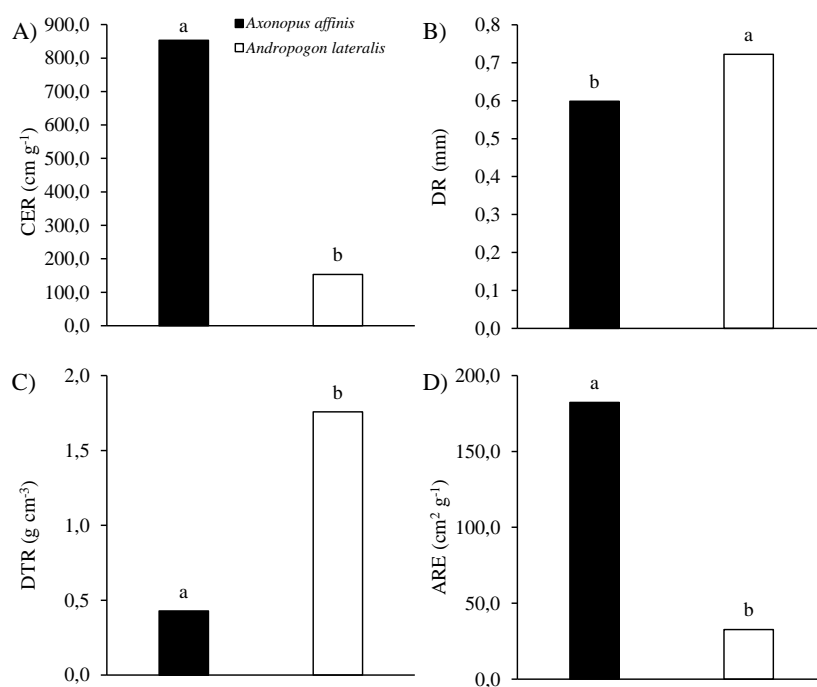


Figura 12: Comprimento específico de raiz (A; CER), diâmetro radicular (B; DR), densidade de tecido radicular (C; DTR) e área radicular específica (D; ARE) de duas gramíneas C<sub>4</sub> nativas das pastagens do Sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento.

Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0.05$ ).

### 10.3.3 Cinética de absorção de P e concentração de P no tecido

A espécie *A. affinis*, caracterizada como de captura de recursos, apresentou uma CPF 18% maior que a espécie *A. lateralis* (Figura 13A), espécie caracterizada como de conservação de recursos. Assim como para CPF, a CPR para *A. affinis* foi 26% maior em relação a *A. lateralis* (Figura 13B). *A. lateralis*, espécie com menor TCR, apresentou também o menor  $I_{max}$ , com um influxo de P por unidade de MS de raiz 85% menor que *A. affinis*.

Os dois níveis de P em solução testados apresentaram um efeito significativo sobre a concentração de P na raiz e o  $I_{max}$ . A CPR foi 20% maior com concentração de 30  $\mu\text{M}$  de P  $\text{L}^{-1}$  em solução em comparação com a concentração de 5  $\mu\text{M}$  de P  $\text{L}^{-1}$  (Figura 13B). A maior disponibilidade P em solução também teve um efeito significativo no  $I_{max}$ , pois com 30  $\mu\text{M}$  de P  $\text{L}^{-1}$  as espécies tiveram um  $I_{max}$  de P 85% maior em relação a concentração de 5  $\mu\text{M}$  de P  $\text{L}^{-1}$  (Figura 13C).

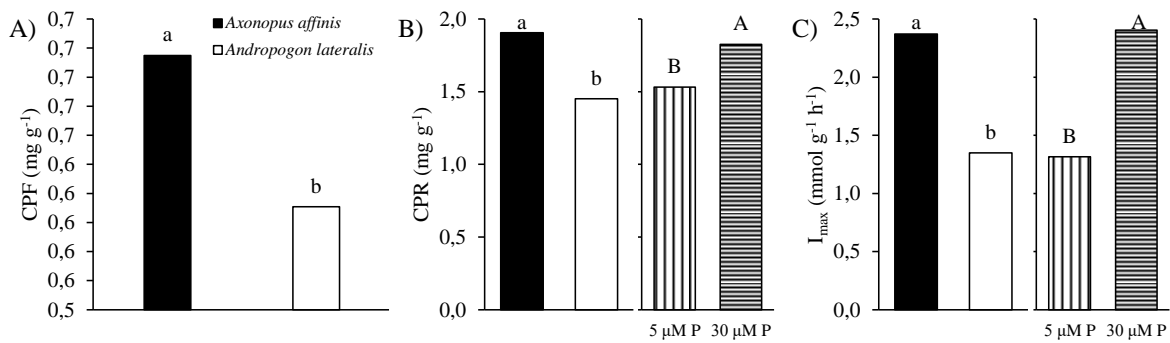


Figura 13: Concentração de P foliar (A; CPF), concentração de P radicular (B; CPR) e influxo máximo de P (C; I<sub>max</sub>) para duas gramíneas C<sub>4</sub> nativas das pastagens do sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento.

Letras minúsculas iguais entre espécies e letras maiúsculas iguais entre níveis de P (5 μM de P e 30 μM P) não diferem estatisticamente entre si pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0,05$ ).

Na concentração de 5 μM de P L<sup>-1</sup> as espécies apresentaram valores de K<sub>m</sub> similares (Figura 14A). Entretanto, na alta disponibilidade de P (30 μM de P L<sup>-1</sup>) o valor de K<sub>m</sub> para *A. affinis* foi 215% menor do que da espécie *A. lateralis*. As espécies apresentaram o mesmo comportamento para C<sub>min</sub>, sendo que 5 μM de P L<sup>-1</sup> não ocorreu diferença estatística entre as espécies. No entanto, com adição de 30 μM de P L<sup>-1</sup> *A. lateralis* apresentou C<sub>min</sub>, 46% maior que *A. affinis*.

Ambas as espécies apresentaram diferenças significativas com a adição de P para o K<sub>m</sub>, na maior disponibilidade de P (30 μM de P L<sup>-1</sup>) o K<sub>m</sub> foi 238% e 826% maior para *A. affinis* e *A. lateralis*, respectivamente (Figura 14A). O C<sub>min</sub> também foi significativamente diferente entre as espécies entre os níveis de P, pois *A. affinis* e *A. lateralis* apresentaram C<sub>min</sub> 2220% e 2025%, respectivamente, maior em 30 μM de P L<sup>-1</sup> comparado a concentração de 5 μM de P L<sup>-1</sup> (Figura 14B).

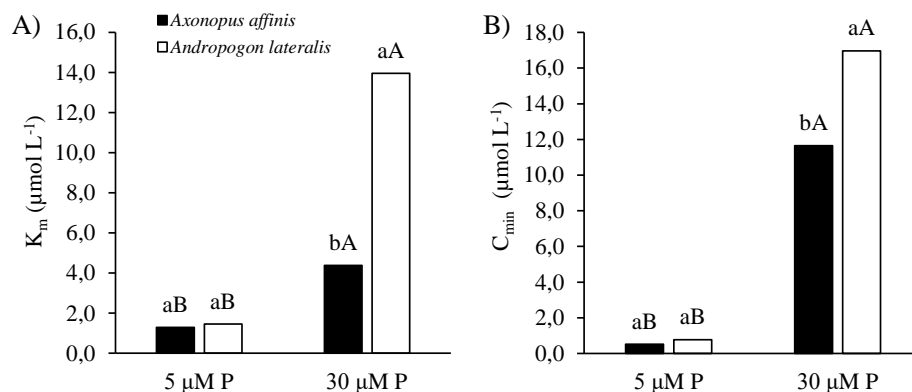


Figura 14: Constante de Michaelis-Menten (A;  $K_m$ ) e concentração mínima de P em solução (B;  $C_{\text{min}}$ ) para duas gramíneas  $C_4$  nativas das pastagens do sul do Brasil em dois níveis de P em solução nutritiva (5  $\mu\text{M}$  de P e 30  $\mu\text{M}$ ).

Letras minúsculas iguais entre espécies para um mesmo tratamento e letras maiúsculas iguais entre tratamentos para uma mesma espécie não diferem estatisticamente entre si pelo Teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade ( $p > 0,05$ ).

A taxa de influxo de P pelas espécies no período de trinta horas de estudo, é diferente entre os dois níveis de disponibilidade de P em solução (Figura 15). Em ambas as concentração de P em solução a taxa de influxo de P foi maior para *A. affinis*, espécie caracterizada como de captura de recursos e por ter a maior TCR em comparação a *A. lateralis* (Figura 11). Para ambas as espécies, o influxo de P aumentou, mas a espécie *A. affinis* apresentou maior influxo de P por unidade MS de raiz.

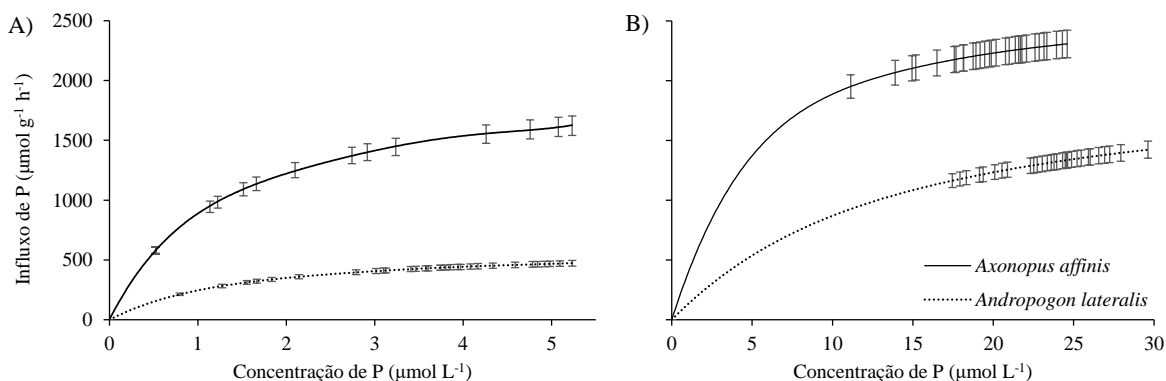


Figura 15: Taxa de influxo de P em baixa (A; 5  $\mu\text{M}$  de P  $\text{L}^{-1}$ ) e alta (B; 30  $\mu\text{M}$  de P  $\text{L}^{-1}$ ) disponibilidade de P em solução nutritiva para duas gramíneas  $C_4$  nativas das pastagens do Sul do Brasil com diferentes estratégias de crescimento.

#### 10.4 DISCUSSÃO

#### 10.4.1 Relação entre TCR e atributos foliares e radiculares

A baixa taxa de crescimento relativo (TCR) parece ser o principal mecanismo de tolerância de plantas nativas ao baixo suprimento de nutrientes, uma vez que a lenta taxa de crescimento pode representar a menor exigência de nutrientes no metabolismo da planta (CHAPIN, 1980; MAIRE et al., 2009; OSONE; ISHIDA; TATENO, 2008; WRIGHT et al., 2004). Nesse sentido, a escolha das duas espécies estudadas procurou representar espécies com características de captura de recursos (*A. affinis*,) ou conservação de recursos (*A. lateralis*), com alta TCR e baixa TCR respectivamente, e que fossem representativas das pastagens da América do Sul.

A diferente TCR entre as espécies estudadas é resultado de diferentes características de crescimento, entre elas, as estratégias de produção de folhas, e que leva a diferenças na taxa de crescimento da área foliar. *A. affinis* tem uma taxa de aparecimento foliar (número de folhas  $\text{graus}^{-1}$  dia) de 0,0041, maior que *A. lateralis* que possui uma taxa de aparecimento foliar de 0,0032 (SANTOS et al., 2014), isso indica que *A. affinis* tem uma produção de folhas muito mais rápida que *A. lateralis* (SANTOS et al., 2014).

A real relação entre a TCR e as diferenças destacadas de produção de folhas com os atributos foliares está associada com a quantidade de necessária de MS alocada por cada unidade de matéria fresca produzida. Plantas com característica de captura de recursos, por possuírem menor TMS, conseguem produzir uma unidade matéria fresca com menor investimento de carbono (C) (WRIGHT et al., 2004), necessitando assim, de menor tempo para a formação das folhas. Considerando que *A. affinis* é uma espécie de captura de recursos, o baixo TMS e alta AFE apresentado por essa espécie representa uma capacidade de produção de maior área foliar por unidade de matéria fresca, resultando em maior TCR.

Os nossos dados indicam que a característica de formação de tecidos foliares, que levam a uma maior TCR, apresenta um padrão similar para as raízes. Essa relação é coerente, pois, a alta taxa de crescimento foliar leva a uma alta demanda de nutrientes pelo metabolismo (GRASSEIN et al., 2015). Assim, uma espécie com característica de alta taxa de crescimento foliar precisa explorar um maior volume de solo para obtenção de nutrientes e água, e isso leva também espécie a ser caracterizada pela alta ARE e CER (FORT et al., 2016; FORT; JOUANY; CRUZ, 2013).

A maior ARE e CER para *A. affinis* está relacionada a menor DTR, ou seja, com menor alocação de MS por volume de raiz, desse modo a planta consegue produzir maior quantidade de



matéria fresca de raiz por unidade de MS. Além de produzir raízes com uma maior economia de uso de C, que leva o sistema radicular a explorar um maior volume do solo, a característica de captura de recursos de *A. affinis* produz raízes mais finas. Essa característica de maior CER e raízes com menor DR permite a planta explorar um maior volume de solo para obtenção de P (FORT et al., 2016; YANG et al., 2015). Espécies com maior capacidade de captura de nutrientes são espécies com estratégia de crescimento que permitem explorar o solo (MAIRE et al., 2009), e os melhores preditores de absorção de nutrientes tem sido os atributos AFE e TMS, e também CER, uma característica de raiz similar que descreve o acesso aos nutrientes no solo (GRASSEIN et al., 2015).

A relação negativa entre CER e DR é esperada para todas as raízes, laterais ou não (ZHU; LYNCH, 2004). No entanto, o maior CER que permite maior absorção de P tem um elevado custo energético para a planta, o que gera uma alta taxa de respiração radicular para sustentar a maior ARE. Isso somente é viável através de uma maior área foliar para a captura e transferência de energia para manutenção da estrutura radicular, e assim permitir maior concentração de P e produção de MS (OSONE; ISHIDA; TATENO, 2008; ZHU; LYNCH, 2004). Tais diferenças resultam em diferenças na capacidade das plantas acessarem o P, uma vez que a zona próxima as raízes, em pouco tempo, adquire uma característica de depleção de P pela absorção da planta (YANG et al., 2015).

#### **10.4.2 Absorção e acúmulo de P em relação a TCR**

A maior TCR tem relação com maior produção de MS, o que consequentemente leva a maior demanda pela planta, resultando em uma maior taxa de influxo de P por *A. affinis*, independente da disponibilidade de P no substrato. Por outro lado, a menor TCR está associada a uma menor taxa de influxo de P por *A. lateralis*, o que possivelmente está relacionada à menor demanda de P pela planta.

O valor de  $I_{max}$  é indicativo da absorção máxima de um íon quando há saturação em todos os transportadores das membranas nas raízes, ou quando a capacidade destes transportadores atingiu um máximo (WHITE, 2012). Assim, sugere-se que um dos fatores para o maior influxo de P por *A. affinis* estaria relacionada à maior concentração de sítios de absorção de P do que *A. lateralis*, indicando também que, provavelmente, *A. affinis* tem maior potencial para responder à aplicação de fertilizantes fosfatados.

Consequentemente, a maior demanda de P pelo metabolismo da planta, devido à maior TCR, leva a maior CPF e CPR. Isso condiciona a um maior influxo de P pela maior demanda da TCR (Figura 15). Estudos prévios sobre características fisiológicas indicaram correlações positivas entre a capacidade de captura de nutrientes pela raiz com o conteúdo de P foliar e que confere uma maior TCR, onde a maior concentração foliar do nutriente está principalmente correlacionada com o maior  $I_{\max}$  (MAIRE et al., 2009).

O menor valor de  $K_m$ , que está associado a maior afinidade de transportadores de P (WHITE, 2012), em alta disponibilidade de P em solução para *A. affinis* pode ser um indicativo da maior capacidade de aquisição de P por essa espécie. Assim, além de *A. affinis* explorar um maior volume de solo por unidade de MS radicular, essa espécie também tem maior capacidade de absorção através de transportadores de maior afinidade, o que leva *A. affinis* a ter um  $C_{\min}$  menor que *A. lateralis*. Portanto, um alto investimento em transportadores de membrana para a absorção de nutrientes resulta em maior concentração de um nutriente foliar, o que está associada a maior capacidade fotossintética e TCR (OSONE; ISHIDA; TATENO, 2008).

A variável  $C_{\min}$  vem sendo utilizada para definir a concentração na qual a absorção de íons cessa, ou seja, a mínima concentração em que as raízes podem extrair um íon da solução. As concentrações de  $C_{\min}$  diferem consideravelmente entre espécies de plantas, e, para espécies cultivadas que passaram por processos de melhoramento, valores de  $C_{\min}$  próximos a 0,12 até 0,01  $\mu\text{M}$  P têm sido comumente encontrados para condições de crescimento limitantes (WHITE, 2012). Para as espécies do presente estudo estudadas em condições limitantes de P (5  $\mu\text{M}$  de P) os valores de  $C_{\min}$  encontrados ficaram próximos a 1,0  $\mu\text{M}$  de P, isso indica que espécies melhoradas quando comparadas com gramíneas forrageiras nativas possuem maior capacidade obtenção de P. O menor  $C_{\min}$  de *A. affinis* em alta disponibilidade de P (30  $\mu\text{M}$  de P), quando comparado a *A. lateralis*, indica que essa espécie, por sua maior TCR, para de absorver P em uma concentração menor na solução, uma importante característica considerando sua maior demanda de P.

Considerando as características de absorção de P por *A. affinis*, espera-se que o alto  $I_{\max}$  seja consequência de uma alta afinidade existente entre o transportadores e o elemento (baixo  $K_m$ ), e ao extrair a quantidade máxima possível de P, concentrações baixas são encontradas na solução ( $C_{\min}$ ) (WHITE, 2012). Assim como, espécies associadas com menor produtividade de biomassa

através da aplicação de um nutrientes são associadas à menor demanda em comparação com espécies que atingiram maior rendimento, indicando estratégias contrastadas tanto para a aquisição como para a utilização nutriente (MAIRE et al., 2009).

## 10.5 CONCLUSÕES

Espécies com estratégias de captura de recursos apresentam maior área foliar específica, assim como raízes de maior comprimento específico e área radicular específica. As espécies com estratégia de crescimento para a conservação de recursos, apresentam folhas de maior teor de matéria seca e sistema radicular com maior densidade de tecido e diâmetro. Além disso, a maior taxa de crescimento está associada à maior área foliar por unidade de matéria seca de folha, o que leva a uma maior concentração de P nas folhas, possivelmente, pela maior demanda metabólica celular. Isso está associada a maior concentração de P na raiz, que é resultado da maior capacidade de produção de raízes por unidade de matéria seca, bem como, ao maior  $I_{\max}$  em plantas de maior taxa de crescimento. A característica de captura de recursos está associada à transportadores de P de maior afinidade e também ao menor  $C_{\min}$  em relação à espécie de característica para conservação de recursos. Dessa forma, parece que a maior demanda de P por uma espécie de captura de recursos está associada a mecanismos que permitam maior capacidade de obtenção de P, enquanto que a estratégia de conservação de recursos reduz sua demanda com a redução da taxa de crescimento, como adaptação fisiológica evolutiva a restrição de recursos no ambiente.

## 10.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BANDINELLI, D. G. et al. Composição florística de pastagem natural afetada por fontes de fósforo, calagem e introdução de espécies forrageiras de estação fria. **Ciência Rural**, v. 35, n. 1, p. 84–91, 2005.
- BASSIRIRAD, H. Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. **New Phytologist**, v. 147, n. 1, p. 155–169, 2000.
- BOLDRINI, I. A flora dos campos do Rio Grande do Sul. In: PILLAR, V. D. P. et al. (Eds.). . **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. p. 63–77.
- CHAPIN, S. F. I. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. c, p. 233–260, 1980.
- CLAASSEN, N.; BARBER, S. A. A Method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. **Plant physiology**, v. 54, n. 4, p. 564–568, 1974.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335, 2003.
- ELANCHEZHIAN, R. et al. Physiological and molecular approaches for improving phosphorus uptake efficiency of crops. **Current Science**, v. 108, n. 7, 2015.
- FORT, F. et al. Grassland root functional parameters vary according to a community-level resource acquisition–conservation trade-off. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 4, p. 749–758, 2016.
- FORT, F.; JOUANY, C.; CRUZ, P. Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: Implications of differing resource-acquisition strategies. **Journal of Plant Ecology**, v. 6, n. 3, p. 211–219, 2013.
- GARNIER, E. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. **Annals of Botany**, v. 76, n. 6, p. 667–672, dez. 1995.
- GRASSEIN, F. et al. Relationships between functional traits and inorganic nitrogen acquisition among eight contrasting european grass species. **Annals of Botany**, v. 115, n. 1, p. 107–115, 2015.
- KASCHUK, G. et al. Response of determinate and indeterminate soybean cultivars to basal and topdressing N fertilization compared to sole inoculation with *Bradyrhizobium*. **Field Crops Research**, v. 195, p. 21–27, 2016.
- MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 42, n. 1, p. 22–29, 2013.

MAIRE, V. et al. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. **Functional Ecology**, v. 23, n. 4, p. 668–679, 2009.

MURPHY, J.; RILEY, J. P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. **Analytica Chimica Acta**, v. 27, n. C, p. 31–36, jan. 1962.

OLIVEIRA, L. B. et al. Long-term effects of phosphorus on dynamics of an overseeded natural grassland in Brazil. **Rangeland Ecology and Management**, v. 68, n. 6, p. 445–452, 2015.

OSONE, Y.; ISHIDA, A.; TATENO, M. Correlation between relative growth rate and specific leaf area requires associations of specific leaf area with nitrogen absorption rate of roots. **New Phytologist**, p. 417–427, 2008.

PALLARÉS, O. R.; BERRETTA, E. J.; MARASCHIN, G. E. The South American Campos ecosystem. In: SUTTIE, J. M.; REYNOLDS, S. G.; BATELLO, C. (Eds.). . **Grasslands of the world**. FAO ed. Rome: FAO, 2005. p. 171–219.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. D. P. P. S. C. M. Z. M. DE S. C. A. V. Á. (Ed.). . **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. p. 208–215.

RHEINHEIMER, D. DOS S.; GATIBONI, L. C.; KAMINSKI, J. Fatores que afetam a disponibilidade do fósforo e o manejo da adubação fosfatada em solos sob sistema plantio direto. **Ciência Rural**, v. 38, n. 2, p. 576–586, 2008.

RUIZ, H. A. Cinética: Software para estimar as constantes Vmax, Km da equação de Michaelis-Menten. **Revista Ceres**, v. 32, n. 179, p. 79–84, 1985.

SANTOS, A. B. DOS et al. Morfogênese de gramíneas nativas do Rio Grande do Sul (Brasil) submetidas a pastoreio rotativo durante primavera e verão. **Ciência Rural**, v. 44, n. 1, p. 97–103, 2014.

TEDESCO, M. J. et al. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2. ed. Porto Alegre: Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul., 1995.

TIECHER, T. et al. Phosphorus application and liming effects on forage production, floristic composition and soil chemical properties in the Campos biome, southern Brazil. **Grass and Forage Science**, v. 69, n. 4, p. 567–579, 2014.

TRINDADE, J. P. P.; QUADROS, F. L. F.; PILLAR, V. D. Grassland vegetation of sandy patches of Rio Grande do Sul under grazing and exclosure. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 6, p. 771–779, 2008.

WHITE, P. J. **Ion Uptake Mechanisms of Individual Cells and Roots: Short-distance Transport**. 3. ed. Adelaide: Elsevier Ltda, 2012.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–

827, 2004.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. **Functional Ecology**, v. 17, n. 1, p. 10–19, fev. 2003.

YANG, Z. et al. Variation in root traits associated with nutrient foraging among temperate pasture legumes and grasses. **Grass and Forage Science**, n. April, p. 1–11, 2015.

ZHU, J.; LYNCH, J. P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) seedlings. p. 949–958, 2004.

## **11 CAPÍTULO 7 - CONSIDERAÇÕES FINAIS: CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE GRAMÍNEAS C<sub>4</sub> NAS PASTAGENS DA AMÉRICA DO SUL COM ÊNFASE NA NUTRIÇÃO EM N E P**

### **11.1 RELAÇÃO DE ATRIBUTOS FOLIARES, RADICULARES E CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS SOBRE TAXA DE CRESCIMENTO DAS GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS**

Melhorar a compreensão da ecofisiologia das principais gramíneas forrageiras C<sub>4</sub> das pastagens da América do Sul, considerando aspectos do crescimento por atributos, uso de N e P, e as características fotossintéticas irá beneficiar na compreensão futura da produtividade e capacidade de suporte dessas pastagens. Além disso, a compreensão do papel dessas gramíneas forrageiras em ciclos importantes como CO<sub>2</sub>, N e P pode trazer valiosas informações sobre a real importância ambiental dessas espécies para o ecossistema das pastagens da América do Sul, tanto do ponto de vista ecológico na ciclagem de nutrientes, como econômico, principalmente com relação a capacidade de resposta a adubação por grupos de gramíneas com diferentes estratégias de crescimento.

A presente Tese apresentou uma revisão bibliográfica que trata do histórico evolutivo das áreas de pastagens da América do Sul considerando aspectos bióticos e abióticos que atuaram como filtros para a atual diversidade de espécies. Também, foi exposto uma revisão sobre as atuais características de fertilidade dos solos dessa região, bem como aspectos produtivos dessas pastagens sob condições de fertilização com N e P. Além disso, alguns aspectos da nutrição em N e P que podem estar relacionados com a dinâmica dessas pastagens.

As pastagens da América do Sul são caracterizadas por uma grande diversidade de espécies, onde as gramíneas são as principais espécies que contribuem na massa de forragem. Considerando esses dois aspectos, grande diversidade e grande contribuição de gramíneas, uma proposição de classificação das principais espécies foi feita com o objetivo de traduzir a diversidade em grupos de plantas que possibilitam um manejo que obedecesse características de crescimento desses grupos de espécies (QUADROS; TRINDADE; BORBA, 2009). Como variáveis para o agrupamento, foram escolhidos os atributos foliares área foliar específica (AFE, m<sup>2</sup> kg<sup>-1</sup>) e teor de matéria seca das folhas (TMS, g kg<sup>-1</sup>). A escolha desses atributos tem relação com a capacidade de representarem a produção de matéria seca, considerando a capacidade de produção de tecidos foliares em

função da matéria seca acumulada por unidade de matéria fresca ou unidade de área foliar, bem como a facilidade de obtenção desses valores.

A literatura internacional tem referenciado que esses atributos foliares possuem correlação com as características das raízes, bem como o uso de N e P e assimilação de CO<sub>2</sub> (CHISHOLM; BLAIR, 1988; FORT et al., 2015; POORTER; EVANS, 1998; WRIGHT; WESTOBY, 2003). No entanto, essas variáveis possuem maior complexidade de obtenção. Como base nisso, a presente Tese teve o objetivo de quantificar essa relação e reforçar a classificação funcional proposta inicialmente, também estudou as relações entre atributos de raízes e folhas, bem como o uso de N e P na construção de tecidos e fotossíntese, e por fim, a caracterização da capacidade de absorção de P por espécies com estratégias de crescimento contrastantes. A dados indicam que os atributos radiculares apresentam diferenças entre as estratégias de crescimento, e que os atributos radiculares e foliares permitem classificar as espécies ao longo de um gradiente de espécies com estratégias conservadoras de recursos, que possuem tecidos foliares e radiculares mais densos com raízes de menor comprimento por unidade de matéria seca. Além disso, espécies com maior AFE e menor TMS caracterizam espécies com maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e com maior eficiência de carboxilação da RUBISCO por unidade de matéria seca foliar.

As respostas à adubação com N, que a literatura reporta sobre essas pastagens consideram a vegetação como um todo, independente da espécie ou característica de crescimento. Nossos dados indicam que espécies de captura de recursos têm maior aumento percentual na área foliar em comparação as espécies de conservação de recursos com a adição de N. Assim como, a assimilação de CO<sub>2</sub> por planta com adição de N é maior para as espécies com característica de captura de recursos, grupo de espécies com maior taxa de transpiração.

Uma resposta esperada, e importante, é que os atributos foliares e radiculares relativos à matéria seca não são alterados pela adição de N e P para essas gramíneas em solos naturalmente ácidos. Isso indica que o agrupamento baseado nesses atributos é um bom preditor de manejo, mesmo com fertilização. No entanto, a adição de P e N aumenta a concentração de P tanto em folhas como em raízes. Aspectos da cinética de absorção de P indicam que a maior capacidade de absorção de P está relacionada à maior taxa de crescimento relativo (TCR) por espécies de captura de recurso, espécies essas, adaptadas em absorver P em baixas concentrações quando comparadas as espécies de conservação de recursos.



## 11.2 INTERAÇÃO ENTRE VARIÁVEIS ECOFISIOLÓGICAS E ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO NA DINÂMICA DE USO DE N E P NAS PASTAGENS DA AMÉRICA DO SUL: UMA PROPOSIÇÃO DE MODELO CONCEITUAL

Entendemos que todos esses aspectos são importantes, e que possuem relação com outros aspectos não estudados nessa Tese, mas que, ou já foram estudados, ou a literatura indica que são relacionados. Dessa forma, visando facilitar o entendimento do contexto geral da Tese e simplificar a discussão, utilizamos todas as variáveis estudadas, juntamente com outras já quantificadas com relação ao N e P (MARQUES, 2014; MARQUES et al., 2017a, 2017b), por meio de uma análise de componentes principais (ACP). A análise utilizou as variáveis da Tabela 24 (valores representados pela média de quatro repetições) e, visando simplificar a abordagem, utilizamos apenas duas espécies presentes em todos os estudos, sendo o *Axonopus affinis* representante das espécies com estratégia de crescimento para a captura de recursos e *Andropogon lateralis*, representante das espécies de conservação de recursos.

Tabela 23: Variáveis fotossintéticas e nutricionais em relação a nitrogênio e fósforo para estratégias de crescimento contrastante em gramíneas.

Variável	Abreviação	Estratégia de crescimento		Fonte
		Captura de recursos	Conservação de recursos	
Colonização micorrízica (%)	%FMA	26,7	12,4	Marques et al. 2017
Área foliar total (cm <sup>2</sup> )	AF	1.412,1	342,7	Artigo 3
Atividade da fosfatase ácida no solo (µg p-nitrofenol h <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> solo)	AFA	330,5	223,2	Marques et al. 2014
Área foliar específica (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	AFE	58,8	36,3	Artigo 5
Área radicular específica (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	ARE	188,3	33,5	Artigo 5
Comprimento específico de raiz (cm g <sup>-1</sup> )	CER	845,0	154,6	Artigo 5
Concentração mínima (µmol L <sup>-1</sup> )	C <sub>min</sub>	0,5200	0,7733	Artigo 5
Concentração de N na raiz (mg g <sup>-1</sup> )	CNR	19,7	7,6	Artigo 1
Concentração de N na folha (mg g <sup>-1</sup> )	CNF	2,8	2,0	Artigo 3
Concentração de P na folha (mg g <sup>-1</sup> )	CPF	0,7	0,6	Artigo 5
Concentração de P na Raiz (mg g <sup>-1</sup> )	CPR	1,8	1,2	Artigo 5
Diâmetro radicular (mm)	DR	0,5	0,7	Artigo 5
Densidade de tecido radicular (g cm <sup>-3</sup> )	DTR	0,4	1,8	Artigo 5
Eficiência de carboxilação da RUBISCO (µmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> Pa <sup>-1</sup> )	ECR	1,3	1,2	Artigo 3
Eficiência de produtividade do N foliar (µmol CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> g N <sup>-1</sup> )	EPNF	1,1	0,5	Artigo 1
Eficiência de uso de P na folha	EUPF	2,2	3,1	Artigo 4
Eficiência de uso de P na raiz	EUPR	3,3	2,7	Artigo 4
Influo máximo (µmol g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	I <sub>max</sub>	2.025,9	604,0	Artigo 5
Constante de Michaelis-Menten (µmol L <sup>-1</sup> )	K <sub>m</sub>	1,3	1,5	Artigo 5
N acumulado via FBN (mg)	N-FBN	2,0	1,1	Marques et al. 2017
N absorvido do solo (mg)	N-Solo	3,8	3,2	Marques et al. 2017
Taxa de assimilação de CO <sub>2</sub> (µmol CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	TAC	342,2	311,8	Artigo 3
Taxa de crescimento relativo (g dia <sup>-1</sup> )	TCR	0,5	0,2	Artigo 5
Teor de matéria seca (g kg <sup>-1</sup> )	TMS	205,2	325,8	Artigo 5
Taxa de transpiração (mmol H <sub>2</sub> O kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	TT	133,5	58,1	Artigo 3

A maioria das variáveis distribuíram-se entre as estratégias de crescimento para captura ou conservação de recursos (Figura 16). As espécies de conservação de recursos estão associadas a maior DTR, DR, TMS, e são espécies com maiores  $C_{min}$  e  $K_m$ . Com exceção da EUPF e EUPR, as demais variáveis foram associadas às espécies de captura de recursos. Com base nas relações da Figura 16, apresentamos um modelo conceitual (Figura 17) que representa as interações discutidas até o momento, onde essas são melhor explicadas.

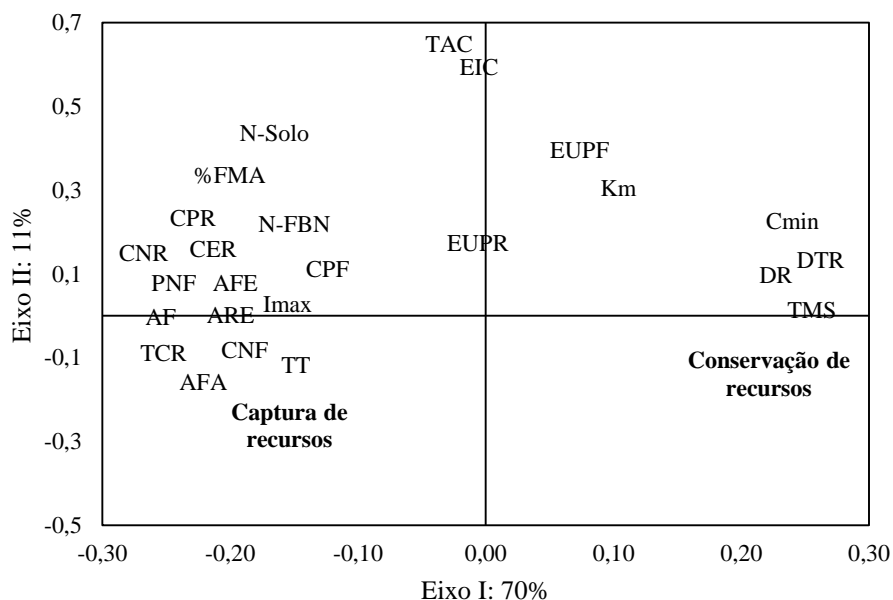


Figura 16: Análise de componentes principais (ACP) para as variáveis colonização micorrízica (%FMA), área foliar total (AF), atividade da fosfatase ácida no solo (AFA), área foliar específica (AFE), área radicular específica (ARE), comprimento específico de raiz (CER), concentração mínima ( $C_{min}$ ), concentração de N na raiz (CNR), concentração de N na folha (CNF), concentração de P na folha (CPF), concentração de P na raiz (CPR), diâmetro radicular (DR), densidade de tecido radicular (DTR), eficiência de carboxilação da RUBISCO (ECR), eficiência de produtividade do N foliar (EPNF), eficiência de uso de P na folha (EUPF), eficiência de uso de P na raiz (EUPR), influxo máximo ( $I_{max}$ ), constante de Michaelis-Menten ( $K_m$ ), N acumulado via FBN (N-FBN), N absorvido do solo (N-Solo), taxa de assimilação de  $CO_2$  (TAC), taxa de crescimento relativo (TCR), teor de matéria seca (TMS), taxa de transpiração (TT) em função das estratégias de crescimento de captura e conservação de recursos para gramíneas  $C_4$  das pastagens naturais do sul do Brasil.

Para a análise usamos quatro repetições para cada variável. A ACP foi feita com o software MULTIV, com a Distância Euclidiana como medida de similaridade.

A TCR parece ser o que diferencia as espécies entre estratégias para captura ou conservação de recursos. No entanto, a TCR é resultado da interação entre o tipo de solo, que é resultado da

interação entre material de origem e o clima, e do próprio clima (Figura 17). A relação com o solo se dá pelas espécies de conservação de recursos serem mais hábeis nesse ambiente, considerando a menor TCR e, conseqüente, menor demanda por nutrientes. As espécies com maior TCR, embora sejam hábeis em obter P, pelos menores valores de  $C_{min}$ ,  $K_m$ , pela capacidade de fazerem associação com micorrizas e bactérias diazotróficas para obterem N, não apresentariam boa adaptação em condições de limitação de recursos, principalmente se considerarmos a disponibilidade de água, pois são espécies com maior TT. As plantas de conservação de recursos embora tenham menor TCR, são espécies com menor TT, apresentando, assim, melhor adaptação a períodos com baixa pluviosidade, característica de períodos do Holoceno Inferior e Médio (BEHLING, 2002).

A relação entre atributos de folhas e raízes é consistente para o grupo de espécies testados, espécies com maior TMS são também espécies com maior DTR. Por outro lado, espécies com alta AFE, que indica alta AF por unidade matéria seca, também são espécies com alto CER e ARE, isso indica que o mesmo padrão de alocação de matéria seca ocorre entre raízes e folhas. Aliado a maior área e comprimento de raízes por unidade matéria seca pelas espécies de alta TCR, essas espécies possuem menores valores de  $C_{min}$  e  $K_m$ , o que indica transportadores de P com maior afinidade, e que absorvem P em menores concentrações na solução, auxiliando na captura de P. Ainda, a maior TCR está aliada ao maior  $I_{max}$ , ou seja, a maior demanda representa maior influxo de nutrientes, no caso dessa Tese, o P.

Considerando a associação com micorrizas arbusculares, espécies de captura de recursos tem maior porcentagem de colonização, mas com uma menor dependência de micorrizas (MARQUES et al., 2017b). A fixação biológica de N (FBN) contribui com valores percentuais maiores para as espécies de conservação de recursos, mas pela maior TCR, as espécies de captura de recursos têm maior acúmulo de N pela FBN, assim como, pelas características de maior CER e ARE, são espécies acumulam mais N do Solo. A maior taxa de crescimento e conseqüente maior necessidade de P representa maior capacidade de produção de fosfatases ácidas no solo (MARQUES, 2014), essas enzimas pela sua natureza de solubilizar P ligado a compostos orgânicos pode disponibilizar maior quantidade de P para essas espécies.

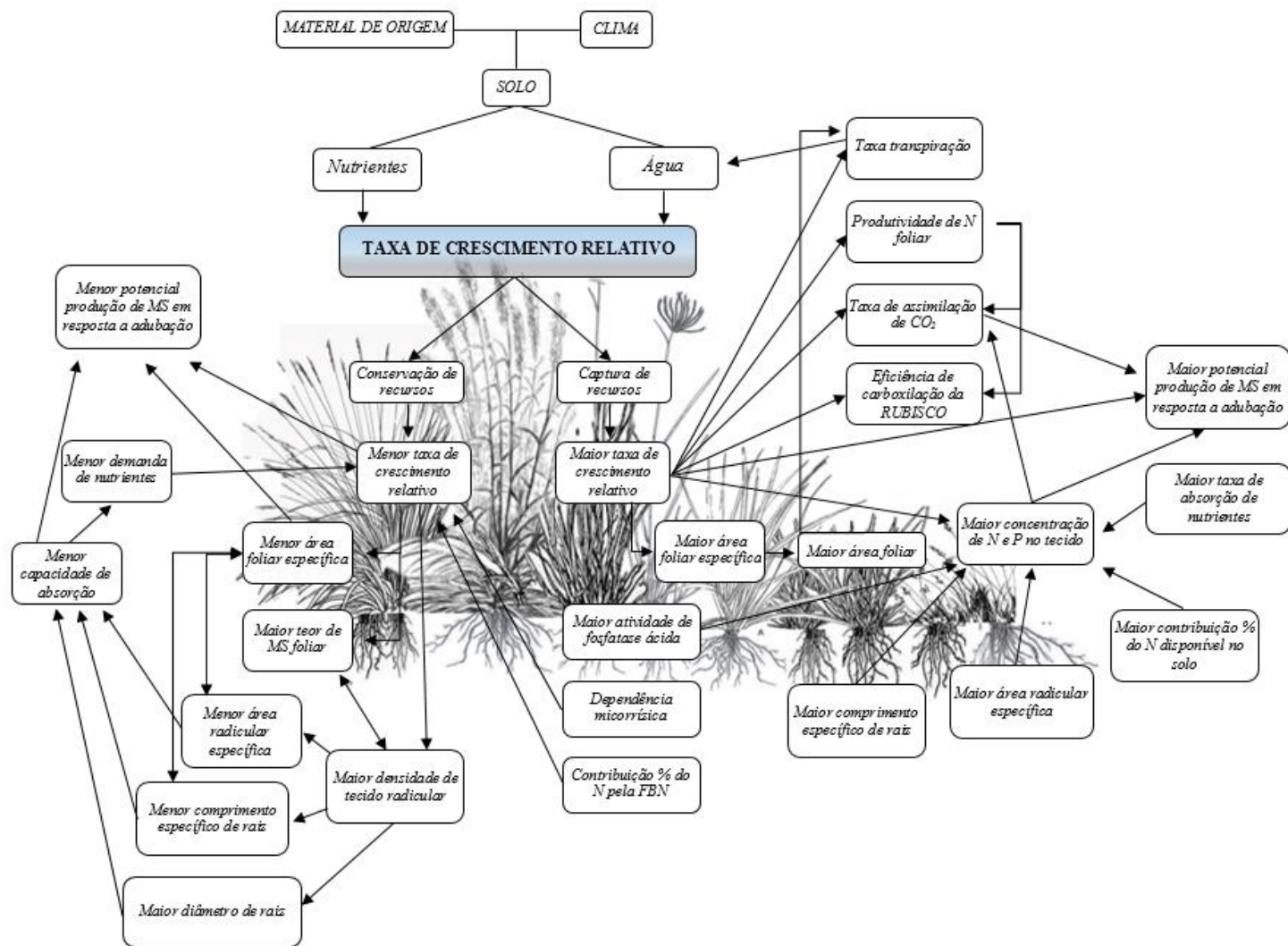


Figura 17: Modelo conceitual da dinâmica de vegetação para padrões fotossintéticos, atributos radiculares e foliares, e atividade biológica no solo em função das estratégias de crescimento para captura e conservação de recursos em relação ao nitrogênio e fósforo.

Hipoteticamente sugerimos que para a manutenção da associação com microrganismos e produção de raízes com maior área radicular específica e exsudação de fosfatases, existe uma maior demanda de energia para esses processos. Dessa forma, parece razoável considerarmos que essas espécies, para apresentarem essa característica, apresentem também maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, com maior eficiência instantânea de carboxilação, resultando em maior assimilação de CO<sub>2</sub> por planta. Além da maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub>, essas espécies, pela maior área foliar específica, têm maior de área foliar, assim como maior potencial de reposta da área foliar com a adubação de N. Sugerimos que essas espécies apresentam um uso mais eficiente de N por unidade de área foliar, pois com baixa concentração de N por unidade de área foliar são hábeis em produzir maior matéria seca de folha.

A maior demanda fotossintética pelas espécies de captura de recursos e maior capacidade de produção, tanto de área foliar e radicular por unidade de matéria seca, representam maior demanda de nutrientes para o metabolismo. Isso resulta em maior concentração de N e P, tanto em folhas como raízes. Essa demanda é sustentada por maior área radicular específica, comprimento específico de raiz, influxo máximo e transportadores com maior afinidade e hábeis em absorver em menores concentrações, com raízes de menor diâmetro, além de associações vantajosas com micorrizas, bactérias diazotróficas e exsudação de fosfatases.

Ao que tudo indica, as espécies de captura de recursos, pela maior taxa de crescimento relativo, são espécies que usam de forma mais eficientes várias estratégias para obtenção de nutrientes. Esses mesmos mecanismos são usados por espécies de conservação de recursos, no entanto, com menor efetividade, possivelmente devido a menor necessidade de nutrientes em função da menor taxa de crescimento relativo. Uma das desvantagens da maior taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e área foliar pelas espécies de captura de recursos está associada a maior taxa de transpiração, assim, essas espécies habitam preferencialmente áreas com maior disponibilidade hídrica.

Interessantemente, nossos dados sobre eficiência de uso de P nas folhas são relacionados com espécies de atributos foliares intermediários, representados por espécies do gênero *Paspalum*. Esse gênero de fato apresenta grande distribuição pelas pastagens da América do Sul, e sua eficiência de uso de P, e talvez outros nutrientes, seja um dos fatores responsáveis por essa ampla distribuição. Possivelmente esse gênero possua eficientes mecanismos internos de remobilização de

P, bem como maior capacidade de obtenção nutrientes do solo por associações com microrganismos ou liberação de compostos como enzimas e ácidos orgânicos, que aumentam a disponibilidade de nutrientes como N e P. Porém não podemos afirmar isso, mas com base em estudos da literatura, essas seriam as prováveis causas. No entanto, para isso mais estudos são necessários com essas espécies.

Ao finalizar essa Tese salienta-se que foram apresentados resultados que visam contribuir para o conhecimento mais aprofundado sobre as gramíneas nativas das pastagens naturais da América do Sul. Evidenciamos que as características de crescimento de folhas e raízes são similares, indicando que o agrupamento sugerido inicialmente é consistente para prever o crescimento das espécies, mesmo sob maior disponibilidade N e P. Além disso, os atributos baseados na matéria seca não se alteram com a adubação. A maior capacidade de obtenção de nutrientes por espécies de captura de recurso parece ser algo necessário para manter a maior taxa de crescimento relativo, principalmente se considerarmos a maior capacidade de produção de área foliar, especialmente com a adição de N, o que leva a maior assimilação de carbono. Mesmo assim, sugere-se a necessidade de alguns estudos diferenciados para essas espécies, como estudar a dinâmica radicular dessas espécies de forma individualizada a campo, bem como a comprovação de uso de outros mecanismos para a obtenção de nutrientes, como ácidos orgânicos exsudados na rizosfera. Além disso, se considerarmos o uso eficiente de nutrientes, quais as possíveis características que estariam relacionadas com essa eficiência, e a partir dessas contribuições, ampliar o entendimento que obtivemos até o presente.

### 11.3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, p. 19–27, 2002.

CHISHOLM, R. H.; BLAIR, G. J. Phosphorus efficiency in pasture species. II. Differences in the utilization of P between major chemical fractions. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 39, n. 5, p. 817–826, 1 out. 1988.

FORT, F. et al. Root functional trait syndromes and plasticity drive the ability of grassland Fabaceae to tolerate water and phosphorus shortage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 110, p. 62–72, 2015.

MARQUES, A. C. R. **Fixação biológica de nitrogênio e micorrização em gramíneas dos Campos Sulinos**. [s.l.] Universidade Federal de Santa Maria, 2014.

MARQUES, A. C. R. et al. Biological nitrogen fixation in C<sub>4</sub> grasses of different growth strategies of South America natural grasslands. **Applied Soil Ecology**, v. 113, p. 54–62, 2017a.

MARQUES, A. C. R. et al. The effects of phosphorous fertilization on the mycorrhizal colonization of native forage grasses in the pampa biome. **Revista Brasileira de Tecnologia Agropecuária**, v. 1, n. 1, p. 58–64, 2017b.

POORTER, H.; EVANS, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v. 116, n. 1–2, p. 26–37, 10 ago. 1998.

QUADROS, F. L. F. DE; TRINDADE, J. P. P.; BORBA, M. A abordagem funcional da ecologia campestre como instrumento de pesquisa e apropriação do conhecimento pelos produtores rurais. In: JACQUES, V. D. P. P. S. C. M. Z. M. DE S. C. A. V. Á. (Ed.). **Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade**. 1. ed. Brasília: [s.n.]. p. 208–215.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. **Functional Ecology**, v. 17, n. 1, p. 10–19, fev. 2003.