



UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS EXATAS E BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIODIVERSIDADE, EVOLUÇÃO E MEIO AMBIENTE

VIVIANE TEIXEIRA DE MIRANDA

**COMPETITIVIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREAS JUVENIS E
GRAMÍNEAS DO CERRADO E SUAS RESPOSTAS AO
AUMENTO DA DISPONIBILIDADE DE NITROGÊNIO**

Ouro Preto
2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

VIVIANE TEIXEIRA DE MIRANDA

**COMPETITIVIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREAS JUVENIS E
GRAMÍNEAS DO CERRADO E SUAS RESPOSTAS AO
AUMENTO DA DISPONIBILIDADE DE NITROGÊNIO**

*Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
- Graduação em Ecologia de Biomas
Tropicais da Universidade Federal de Ouro
Preto, como requisito parcial para a obtenção
do título de Mestre em Ecologia de Biomas
Tropicais.*

Área de concentração: Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Alessandra Kozovits

*Co-orientadora: Prof^a. Dr^a. Mercedes M. C.
Bustamante*

Ouro Preto
2009

DEDICATÓRIA

Aos meus pais, **Vera** e **João Miranda**, e aos meus irmãos **Vânia, Vitor, Virgínia e João Vitor**, pelo apoio, amor, incentivo e confiança.

AGRADECIMENTOS

À Deus;

Aos meus amados pais por todo incentivo, confiança e amor;

À minha orientadora e amiga, pela oportunidade, apoio, paciência e confiança para o desenvolvimento desse trabalho;

À minha co-orientadora, professora e amiga Mercedes pelo apoio, incentivo e credibilidade;

Ao meu grande amor “Neto” pelo apoio incondicional;

À minha grande amiga Naiara que sem a sua ajuda eu não teria conseguido;

À amiga Karla pela paciência, ajuda e cervejadas;

Ao “Sal” pelo companheirismo;

Aos amigos: Felipe, Lucas, Gleide, Milene, Thiago, Tamiel e Gilberto por toda a ajuda;

Aos amigos Sr. Fábio, Olinda e Chico pelo apoio;

A Luciana Coletta por toda ajuda nas análises das amostras;

À amiga Jane e Marley por todo o apoio, ajuda e amizade desde o dia em que cheguei nesta cidade;

À amiga Vivi pelas palavras de incentivo nas horas mais difíceis;

Aos novos amigos Roberth e Willian pela amizade e apoio;

À amiga Luciola pelos conselhos e as grandes partidas de sinuca;

À Regina pela amizade, grande ajuda e dedicação;

À Dulce pela ajuda;

Ao CNPQ pelo apoio financeiro;

Muito obrigada a todos...

ÍNDICE

1-RESUMO	6
2-ABSTRACT	7
3-INTRODUÇÃO	8
3.1-COMPETIÇÃO E COMPETITIVIDADE	8
3.2-AUMENTO DA DISPONIBILIDADE DE NITROGÊNIO EM SISTEMAS NATURAIS E RESPOSTAS DA VEGETAÇÃO	10
4-OBJETIVOS	12
5-MATERIAL E MÉTODOS	13
5.1-TRATAMENTO DAS SEMENTES E MONTAGEM DOS VASOS	14
5.2-DELINEAMENTO EXPERIMENTAL	16
5.3-FERTILIZAÇÕES, APLICAÇÕES DE FUNGICIDAS E IRRIGAÇÃO	17
5.4-MEDIDAS ALOMÉTRICAS	19
5.5-ANÁLISES DO SISTEMA RADICULAR	19
5.6-VOLUME DA COPA	20
5.7-CONCENTRAÇÃO DE N NOS TECIDOS VEGETAIS	20
PARÂMETROS DE EFICIÊNCIA COMPETITIVA (Kozovits et al. 2005):	20
5.9-ANÁLISES ESTATÍSTICAS	21
6-RESULTADOS	22
6.1-BIOMASSA E CRESCIMENTO DA PARTE AÉREA	22
6.2-SISTEMA RADICULAR	27
7-DISSCUSSÃO	40
8-CONCLUSÃO	48
9-REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50
10-ANEXOS	56

RESUMO

Ecossistemas savânicos como os cerrados são caracterizados pela coexistência de um estrato arbóreo-arbustivo com um estrato herbáceo, predominantemente de gramíneas. Inseridas na matriz herbácea, plântulas de espécies lenhosas precisam competir eficientemente por recursos para que possam se estabelecer. Plasticidade morfológica e fisiológica, e um uso eficiente de recursos são atributos importantes no processo competitivo que diferem muito entre as espécies de plantas e em resposta à variação na disponibilidade dos recursos. Nas últimas décadas, atividades humanas têm exposto a vegetação a quantidades duas vezes maiores de N que as observadas na década de 50, resultando em mudanças na estrutura e composição florística de comunidades naturais. O objetivo do presente trabalho foi testar a habilidade competitiva de plântulas de espécies lenhosas de cerrado (*Enterolobium gummiferum*, *Eugenia dysenterica* e *Magonia pubescens*) em monocultura e em cultura mista com a gramínea *Echinolaena inflexa*, sobre a influência do aumento da disponibilidade de nitrogênio. O experimento foi desenvolvido em casa de vegetação. Competição interespecífica tendeu a reduzir a biomassa aérea e radicular das plântulas e da gramínea, entretanto, efeitos significativos foram observados, principalmente, sobre a morfologia das raízes. Comparados com os indivíduos em monocultura, sob competição interespecífica, os comprimentos totais de raízes e de raízes finas diminuíram em duas das plântulas e na gramínea, e a biomassa radicular foi reduzida somente em *E. dysenterica*. Comparado com o controle, a adição de N aumentou o diâmetro de raízes, o comprimento total e a biomassa em duas das espécies de lenhosas, especialmente em monocultura. O aumento da disponibilidade de N minimizou os efeitos negativos da competição interespecífica, elevando a biomassa radicular a valores similares aos encontrados em monocultura. De forma geral, *E. gummiferum*, que apresentou os maiores requerimentos de N e taxas de crescimento, foi a mais responsiva à adição de N. Os parâmetros de eficiência competitiva calculados refletiram os ajustes fisiológicos e morfológicos em resposta à competição e adição de N, e sugerem que apesar das reduções em biomassa em competição com a gramínea, as plântulas sejam mais eficientes na captação de N, adquirindo quantidades deste recurso muito superiores as encontradas nos tecidos da gramínea por unidade de comprimento de raiz construída. Os resultados demonstram que a competição entre plântulas de lenhosas e gramíneas é um importante fator que pode influenciar a alometria e morfologia de plantas durante os primeiros estágios de desenvolvimento no cerrado. O aumento da disponibilidade de N pode, em alguns casos, minimizar os efeitos da competição, elevando a competitividade potencial de algumas espécies. As conseqüências de tais alterações na habilidade competitiva de plantas em longo termo, entretanto, deve ser ainda avaliada.

ABSTRACT

Savanna ecosystems, like the cerrados, are characterized by the coexistence of shrub-tree layer and a grass layer. In order to survive and establish inside the grass layer, saplings of woody plants must present efficient mechanisms of competition for resources. Morphological and physiological plasticity, including an efficient resource use, are relevant competitive attributes that might strongly differ depending on plant species and on the variation of resource availability. During the last decades, human activities have exposed plants to double of the N quantities measured in the 50's, leading to changes in the floristic and structural composition in natural communities. In the present study, saplings of three cerrado woody species (*Enterolobium gummiferum*, *Magonia pubescens* e *Eugenia dysenterica*) were grown in mono and mixed cultures with one of the dominant Cerrado grasses (*Echinolaena inflexa*) in a greenhouse experiment, with and without addition equivalent to a deposition of 20 kg N/ha/year. Interspecific competition tended to reduce root and shoot biomass of juvenile plants and grasses, however, significant effects were found, mainly, on root morphology. Compared to plants in monoculture, under interspecific competition the total root length and total fine root length diminished in two of the woody species and in grass, and root biomass was also reduced but only in *E. dysenterica*. Compared to the control, N addition increased root diameter, total length and biomass in two of the woody species, mainly in monoculture. The higher N availability reduced the negative effects of interspecific competition, especially in the juvenile woody plants, increasing root biomass to similar levels found in the monocultures. In general, *E. gummiferum*, which had the higher N requirements and growth rates, seemed to be the most sensitive species to de N addition. The parameters of competition efficiency estimated reflected the morphologic and physiologic adjusts in response to competition and N addition, and suggested that juvenile woody plants might be more efficient in capturing N than grasses, achieving much higher quantities of N por unit of root length constructed. The results pointed out that competition between saplings of woody plants and grasses is an important factor driving plant allometry and morphology during the first stages of development in cerrado environments. The enhancement of N availability might, in some cases, minimize effects of competition, increasing the potential competitiveness of some woody species. The consequences of such changes in the competitive ability of plants in a long term, however, still have to be evaluated.

3-INTRODUÇÃO

3.1-COMPETIÇÃO E COMPETITIVIDADE

A coexistência dos estratos arbóreo e herbáceo, aspecto característico do cerrado e outras formações savânicas, demonstra que plântulas de espécies arbóreas, inseridas na densa matriz graminosa, devem possuir eficientes mecanismos de competição por recursos e adaptações morfofisiológicas que lhes permitem desenvolver-se por meses ou anos no estrato dominado por herbáceas (Nardoto et al. 1998, Hoffmann et al. 2004).

A competição é um fator importante que afeta a composição e estruturação das comunidades de plantas, ocorrendo quando um indivíduo reduz a disponibilidade de recursos (luz, nutrientes minerais e água) para outros indivíduos da mesma espécie (competição intraespecífica) ou de espécies diferentes (competição interespecífica) (Wilson 1988).

Para as plantas, a competição pode ocorrer tanto no ambiente subterrâneo (através das raízes) por nutrientes, água e espaço, como acima do solo (parte aérea), por luz e espaço, afetando assim o crescimento, sobrevivência e/ou fecundidade dos indivíduos próximos por redução da disponibilidade de recursos. Grande parte da competição entre plantas acontece no solo, e em geral, esse tipo de competição reduz o desempenho da planta mais do que aquela acima do solo (Casper and Jackson 1997). A ocupação de espaços no solo depende de várias características das raízes, como taxa de crescimento relativo, biomassa, densidade de pêlos radiculares e área superficial total (Casper and Jackson 1997).

Aerts (1999) comparou a intensidade da competição em ambientes ricos e pobres em nutrientes, em comunidade de plantas vasculares em regiões temperadas, encontrou que em ambientes férteis com densas copas a competição acima do solo, por luz, torna-se mais relevante e severa. Em ambientes pobres em nutrientes, por outro lado, a competição abaixo do solo é importante e pode afetar fortemente o crescimento inicial das plantas.

Sendo assim, a competição pode levar a perda da diversidade com o aumento da produtividade. Plantas que apresentam rápido crescimento inicial possuem vantagens na aquisição de recursos em ambientes ricos, e com isso, elas conseguem se desenvolver mais rapidamente investindo seus recursos na produção da parte aérea para captarem mais luz, causando sombreamento sob os indivíduos que apresentam um crescimento mais lento, podendo ocasionar a morte e até mesmo a extinção de determinada espécie (Rajaniemi 2002, Rajaniemi et al. 2003).

Em um experimento realizado na savana africana, mostrou que as gramíneas produzem grande quantidade de raízes nas camadas superficiais (até 30 cm profundidade) do solo, sendo assim, as árvores desenvolveram mais raízes nessas camadas, para poder competir com as gramíneas, com uma maior concentração de recursos nesse local, devido a decomposição de matéria orgânica. A dominância das áreas por árvores, onde a gramínea estava presente, só foi possível com a remoção das gramíneas (Hipondoka et al. 2003).

De fato, respostas morfológicas, sozinhas, nem sempre podem explicar o sucesso de plantas em determinado local. Grams & Andersen (2007) discutem, em seu trabalho de revisão, as diferentes respostas de plantas à competição por recursos. Os autores sugerem que para recursos cuja fonte ou disponibilidade é unidirecional, como a luz, respostas morfológicas (mudanças na alocação de biomassa, arquitetura, por exemplo) são mais relevantes para aumentar a captação do recurso limitante, mas se o recurso é oferecido multidirecionalmente no espaço, como em geral, é o caso de nutrientes no solo, então ajustes fisiológicos podem ser mais efetivos. Neste caso, a escolha de parâmetros a serem mensurados de natureza puramente fisiológica ou morfológica pode não demonstrar, efetivamente, a habilidade competitiva das espécies.

Muito se tem discutido e proposto para se estimar o sucesso de determinadas espécies sob certas condições ambientais, sendo os principais expoentes (Tilman and Wedin 1991, Tilman 1994, Grime 2001). Entretanto, pouco se sabe sobre os mecanismos por trás do sucesso competitivo. Alguns autores sugerem que relações de custo-benefício entre quantidade de recursos (por exemplo, carbono ou nitrogênio) usados para a construção de órgãos de captação de novos recursos (por exemplo, folhas e raízes finas), devem oferecer uma estimativa mecanística melhor sobre a eficiência do competidor, sobre a competitividade da espécie (Grams et al. 2002, Kozovits et al. 2005). Neste sentido, parâmetros como área foliar específica, comprimento específico de raízes finas, eficiência de ocupação de espaço aéreo e subterrâneo, eficiência de absorção e uso de recursos (absorção de água, nutrientes e carbono por superfície ou biomassa envolvida na captação) podem auxiliar na compreensão das habilidades competitivas das plantas (Kozovits et al. 2005, Grams & Andersen 2007).

3.2-AUMENTO DA DISPONIBILIDADE DE NITROGÊNIO EM SISTEMAS NATURAIS E RESPOSTAS DA VEGETAÇÃO.

No último século, ecossistemas nativos têm sido involuntariamente fertilizados com nitrogênio provenientes da deposição atmosférica. Estima-se que a deposição de N cresceu cerca de 4,5 vezes de 1843 até o presente (Goulding et al. 1998), e deve continuar a aumentar vertiginosamente em decorrência da expansão das áreas de pastagem e cultivo de leguminosas fixadoras de N, do aumento do uso de fertilizantes nitrogenados, da queima de biomassa vegetal e das atividades industriais (Vitousek et al. 1997). As principais formas nitrogenadas emitidas pelas atividades antrópicas (NO, N₂O, NH₃, NO₂) e seus produtos de reação (NH₄⁺, NO₃⁻ e HNO₃) possuem grande mobilidade na atmosfera, podendo ser depositados sobre a superfície terrestre a centenas de quilômetros das suas fontes (Asman et al. 1998, Fabian et al. 2005). Desta forma, a dicotomia entre ecossistemas alterados pelo homem e áreas nativas livres da influência antrópica começa a desaparecer.

O aumento da disponibilidade de N para a vegetação pode provocar a elevação da concentração de N em seus tecidos e reduzir as razões C:N e N:P na folha, deslocando a alocação de biomassa para a parte aérea ou órgãos de reserva, reduzindo sintomas de escleromorfismo como a baixa área foliar específica, e aumentando as taxas fotossintéticas de todas as espécies (Harmes et al. 2000, Zak et al. 2000), e conseqüentemente, alterando a competitividade entre as espécies. No hemisfério norte, mudanças na estrutura e composição de comunidades vegetais naturais em função da elevação da deposição atmosférica de NO têm sido observadas, com um aumento das espécies nitrofilicas em detrimento das demais (Bobbink et al. 1998, Stulen 1998).

Em um experimento de fertilização nitrogenada em áreas nativas de cerrado, as gramíneas responderam rapidamente à fertilização com aumentos de biomassa em relação às dicotiledôneas, e comparando-se as gramíneas, as espécies C₃ foram favorecidas em relação as C₄ (Luedemann 2001), especialmente sob a combinação de fertilização com N e P. Considerando-se o estrato arbóreo, o aumento da disponibilidade de N sozinho e da combinação N e P levaram a maiores taxas de crescimento relativo (Simpson 2002), maiores concentrações de N foliar, redução da taxa de translocação de N durante a senescência e aceleração da taxa de decomposição de serapilheira (Kozovits et al. 2007). As conseqüências dessas alterações em longo prazo para a estrutura e composição da comunidade de cerrado ainda são desconhecidas, e especialmente, não se sabe como plântulas de espécies lenhosas e gramíneas, hoje coexistindo na camada rasteira,

responderão ao aumento da disponibilidade de nitrogênio, e como isso afetará a habilidade competitiva relativa desses dois grupos de plantas.

Segundo Matson et al. (2002), as atividades agropecuárias são atualmente as maiores fontes de emissão de componentes nitrogenados das deposições seca e úmida em regiões tropicais. A região Centro-Oeste é uma das principais produtoras de grãos do Brasil, tendo mais de 50% de sua área original sido transformada em sistemas agropecuários. Assim, faz-se necessário o estudo das respostas da vegetação nativa aos aumentos da deposição atmosférica de N que já estão ocorrendo e aos incrementos futuros. Aparentemente, a plasticidade morfológica e fisiológica nas comunidades de cerrado em resposta às aceleradas mudanças é que determinará as espécies ou grupos de espécies que persistirão.

4-OBJETIVOS

- 1- Comparar a habilidade competitiva de plântulas de espécies lenhosas e da gramínea nativa dominante dos cerrados, *Echinolaena inflexa*, por N, através da aplicação de ^{15}N no solo e do uso de diferentes parâmetros de eficiência competitiva;
- 2- Além disso, avaliar as respostas ecofisiológicas das diferentes espécies de lenhosas (leguminosas e não-leguminosas) e da gramínea dominante *E. inflexa* ao aumento da disponibilidade de nitrogênio, simulando um cenário futuro de aumento da deposição atmosférica de N;
- 3- Avaliar os efeitos do aumento da disponibilidade de N sobre os parâmetros competitivos das plântulas de espécies lenhosas;

4-HIPÓTESES

- 1- As plântulas de espécies lenhosas são mais eficientes na captura de N que a gramínea, o que será evidenciado pela redução do conteúdo de ^{15}N nos tecidos de gramíneas em competição com as lenhosas em comparação com gramíneas em monocultura, enquanto o conteúdo de ^{15}N nas lenhosas será mantido ou aumentado na presença da gramínea.
- 2- O aumento da disponibilidade de N deve favorecer o crescimento das espécies com maiores requerimentos nutricionais ou de crescimento mais rápido.
- 3- Plântulas de espécies lenhosas responderão à adição de N aumentando o crescimento relativo da parte aérea, mas continuarão investindo proporcionalmente mais no sistema radicular que as gramíneas.
- 4- Espécies que conseguirem ocupar o espaço aéreo e subterrâneo com os menores custos relativos de investimento de biomassa serão melhores competidoras por luz, nutrientes e água, e apresentarão maiores valores de crescimento relativo.

5-MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi desenvolvido em Casa de Vegetação localizado na Estação Experimental de Biologia da Universidade de Brasília.

Foram utilizadas sementes de plantas nativas do Cerrado, sendo duas espécies não leguminosas *Eugenia dysenterica* (cagaita) e *Magonia pubescens* (tingui). E uma espécie leguminosa *Enterolobium gummiferum* (faveiro). As sementes de *Magonia pubescens* e *Enterolobium gummiferum* foram cedidas pela Rede de Sementes do Cerrado (coletadas novembro de 2007 e setembro de 2006, respectivamente). As sementes de *Eugenia dysenterica* (cagaita) foram coletadas no campus da UnB (Universidade de Brasília), em novembro 2007.

Informações básicas sobre as três espécies são apresentadas abaixo:

Eugenia dysenterica (Mart. ex DC.)

- Família: Myrtaceae
- Nome popular: cagaita
- Ocorrência: cerrado sentido restrito e cerradão (Silva et al. 2005)

Magonia pubescens (St. Hil)

- Família: Sapindaceae
- Nomes populares: tingui, tingui-do-cerrado, tingui-capeta, timbopeba, tangui.
- Ocorrência: cerrado sentido restrito, cerradão e mata seca (Silva et al. 2005).

Enterolobium gummiferum (Mart.)

- Família: leguminosae-Mimosoideae
- Nome popular: orelha de macaco, orelha de nego, tambori, pau de sabão, timbaíba, timboúva, tiburi etc.
- Ocorrência: campo cerrado, campo sujo, cerrado sentido restrito e cerradão distrófico (Silva et al. 2005).

5.1-TRATAMENTO DAS SEMENTES E MONTAGEM DOS VASOS

As sementes de *Enterolobium gummiferum* foram retiradas do tegumento e escarificadas mecanicamente com lixa A d'água A80 para melhor germinação (Salomão et al. 2003). Depois de tratadas, as sementes foram colocadas em álcool 70% por 1 minuto, lavadas em água destilada autoclavada, colocadas novamente em hipoclorito de sódio 2% por 20 minutos (para diminuir a infestação por fungos e bactérias), lavadas com água novamente e colocadas para germinar nos tubos de ensaio com agar (6g/l de Agar sendo 20ml por tubos de ensaio e autoclavado a 120°C por 20 minutos).

As sementes de *Eugenia dysenterica* (cagaita) foram retiradas da polpa, lavadas em água corrente e colocadas para secar ao ar livre por aproximadamente 4 dias. Foi retirado o tegumento em volta da semente para facilitar a germinação (Rizzini 1970, Martinotto et al. 2007), em seguida foram colocadas em álcool 70% por 1 minuto, lavadas em água destilada autoclavada, colocadas novamente em hipoclorito de sódio 2% por 20 minutos, em seguida lavadas com água (para diminuir a infestação por fungos e bactérias) e colocadas para germinar nos tubos de ensaio com agar conforme descrito acima.

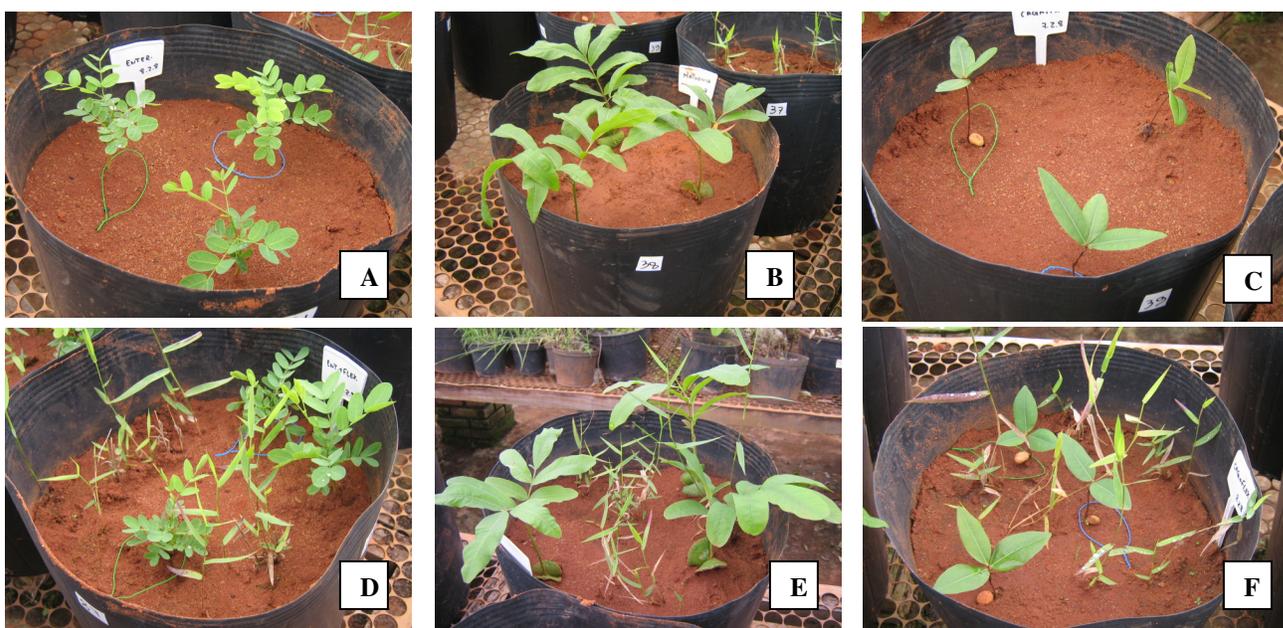
As sementes de *Magonia pubescens* foram retiradas do tegumento, colocadas para germinar em placas de petri com agar (6g/l de Agar) por apresentarem o tamanho maior de semente.

Todas as sementes foram deixadas no laboratório para germinação em luz e temperatura ambiente.

Após cerca de 20 dias de germinadas, as plântulas que apresentaram crescimento radicular foram transferidas para saco de muda com solo do Cerrado e areia lavada na proporção 2:1 respectivamente, e foram levadas para casa de vegetação para aclimação (figura 1). Após 30 dias, as plântulas foram transplantadas para vasos de polietileno de 18 litros (larg. 31x alt. 30x diam. 25 cm), com o mesmo substrato acima descrito. A mistura de solo e areia foi adicionada sobre uma camada de brita para melhor drenagem. Três indivíduos de mesma espécie de lenhosas foram colocados por vaso para crescerem na ausência da gramínea (competição intra-específica) ou na presença da gramínea (ver abaixo, competição inter-específica) em fevereiro de 2008 (figura 2).



Figura 1. As plântulas foram tiradas dos tubos de ensaio e transplantadas para sacos de mudas e levadas para casa de vegetação para aclimação. Da esquerda para a direita, *Enterolobium gummiferum*, *Magonia pubescens* e *Eugenia dysenterica*.



Enterolobium gummiferum

Magonia pubescens

Eugenia dysenterica

Figura 2. Exemplo de vasos do experimento contendo três indivíduos da mesma espécie de lenhosa crescendo sem a gramínea (competição intra-específica, figuras A, B e C) e três indivíduos da mesma espécie com a gramínea (competição interespecífica, figuras D, E, F). Da esquerda para a direita, *Enterolobium gummiferum*, *Magonia pubescens* e *Eugenia dysenterica*.

Foram coletadas sementes da gramínea popularmente conhecida como capim-flexinha *Echinoalaena inflexa* (Poir.) Chase) em áreas de cerrado da Reserva Ecológica do Roncador do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) e do campus da UnB (Universidade de

Brasília), e colocadas pra germinar em placas de petri. Entretanto, a germinação não foi bem sucedida. Sendo assim, blocos de solos de cerrado de aproximadamente 20 cm de profundidade e 900 cm² de área, contendo cobertura vegetal rasteira, especialmente *E. inflexa*, foram coletados em área de cerrado senso restrito no IBGE. A parte aérea da gramínea foi podada, deixando de 5 a 7 cm de altura para igualar as alturas da parte aérea e reduzir a perda de água por evaporação. As caixas foram levadas para casa de vegetação da Estação Biológica Experimental da Universidade de Brasília, e após 30 dias, os perfilhos foram retirados e separados das demais espécies de plantas em grupos de *E. inflexa*, com biomassa fresca total de aproximadamente 50 g. Os grupos de perfilhos foram então transplantados para os vasos em novembro de 2007. Após 15 dias, os perfilhos mortos foram substituídos.

5.2-DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Foram montados 70 vasos, sendo 20 para cada espécie de lenhosa (10 em monocultura e 10 em cultura mista com gramínea) e 10 para o tratamento de monocultura de gramíneas. Para verificar o efeito do aumento da disponibilidade de nitrogênio sobre o desenvolvimento das plântulas e sobre suas habilidades competitivas, metade dos vasos acima descritos recebeu adição de 0,0171 g de nitrogênio na forma de NO₃NH₄ marcado (¹⁵N) divididos em quatro aplicações mensais, de setembro a dezembro de 2008, e uma (última) aplicação em janeiro de 2009, com nitrogênio não marcado. Os tratamentos foram assim identificados:

A) Controle (sem adição de ¹⁵N):

A.1- Vasos com monoculturas de cada espécie (20 vasos):

- 5 vasos com *Eugenia dysenterica* (cagaita)
- 5 vasos com *Enterolobium gummiferum* (orelha de macaco)
- 5 vasos com *Magonia pubescens* (tingui).
- 5 vasos com gramínea *Echinolaena inflexa* (flexinha)

A.2- Vasos com competição interespecífica (15) :

- 5 vasos com *Eugenia dysenterica* (cagaita) + *Echinolaena inflexa* (flexinha)
- 5 vasos com *Enterolobium gummiferum* (orelha de macaco) + *Echinolaena inflexa* (flexinha)
- 5 vasos com *Magonia pubescens* (tingui) + *Echinolaena inflexa* (flexinha)

B) Tratamentos com N¹⁵

B.1 e B.2 - a mesma distribuição apresentada acima para os vasos dos grupos controle (A.1 e A.2) foi adotada, entretanto, esses vasos receberam as fertilizações nitrogenadas (ver abaixo).

Os vasos foram distribuídos aleatoriamente em três bancadas da casa de vegetação da Estação Experimental Biológica da UnB e rotacionados a cada 20 dias durante todo o período do experimento.

5.3-FERTILIZAÇÕES, APLICAÇÕES DE FUNGICIDAS E IRRIGAÇÃO

Em março de 2008, fungos apareceram na base do caule das plântulas devido ao excesso de água. Aplicou-se, então, 5ml por vaso do fungicida OPERA (ingrediente ativo: epoxiconazole+pyraclostrobin) em concentração de 5ml/L.

Após cinco meses do transplante das plântulas para os vasos, as mesmas apresentaram manchas amareladas nas folhas indicando deficiência de nutrientes. Sendo assim, foram feitas quatro aplicações da Solução nutritiva de Hoagland (Tabela 1), sendo $\frac{1}{2}$ da receita nas duas primeiras aplicações e $\frac{1}{3}$ para as duas últimas. 45 ml da solução nutritiva foram aplicados por vaso a cada quinze dias entre julho e agosto de 2008.

Tabela 1. Solução nutritiva de Hoagland (Hoagland and Arnon 1950).

SAIS	Stock g/L	Solução		
		Final ml/L	$\frac{1}{2}$ força Final ml/L	$\frac{1}{3}$ força Final ml/L
Ca(NO ₃) ₂ . 4H ₂ O	236.2	5	2,5	1,6
KNO ₃	101.1	5	2,5	1,6
KH ₂ PO ₄	136.1	1	0,5	0,3
MgSO ₄ . 7H ₂ O	246.5	2	1,0	0,6
Micronutrientes		1	0,5	0,3

Solução de micronutrientes de Hoagland

SAIS	Stock (g/L)
H ₃ BO ₃	2.86
MnCl ₂ . 4H ₂ O	1.81

ZnSO ₄ . 7H ₂ O	0.22
CuSO ₄ . 5H ₂ O	0.08
H ₂ MoO ₄ . H ₂ O	0.02
<u>Quelato de Ferro</u>	<u>1 g/L Fe</u>

Em agosto de 2008, as plântulas foram infestadas por cochonilhas, prejudicando o seu desenvolvimento. Para o tratamento foi aplicada uma mistura de:

- fumo de rolo (deixado de molho em 3L água destilada por 24h);
- 0,5ml de álcool/L;
- 0,5ml de detergente/L;
- 0,5ml de inseticida DECIS (Piretroide)/L;

Todos esses ingredientes foram misturados e borrifados sobre as plântulas em duas aplicações, uma em maio de 2008 e outra em setembro de 2008.

Para os tratamentos com fertilização foram feitas cinco aplicações, sendo quatro com NO₃NH₄ marcado (Amônio-¹⁵N Nitrato-¹⁵N (Min 98 atom % ¹⁵NH₄ min 98 atom % ¹⁵NO₃), Campro Cientific)). 0,0171g de NO₃NH₄ foram dissolvidos em 495ml de água destilada, e 15ml da solução foram aplicados em cada vaso por vez. Apenas 33 vasos receberam a aplicação, devido à morte das plântulas de dois vasos. As aplicações foram feitas mensalmente de setembro a dezembro de 2008 com NO₃NH₄ marcado e em janeiro de 2009 com NO₃NH₄ não marcado.

No início do experimento na casa de vegetação (fevereiro de 2008), a irrigação foi controlada automaticamente para ocorrer durante 15 min e três vezes ao dia. Entretanto, essa quantidade de água se mostrou excedente, mantendo o solo sempre saturado, o que poderia trazer problemas para as plântulas. A umidade relativa do ar estava elevada, e a evaporação baixa. Em março de 2008, a irrigação foi alterada para duas vezes ao dia (manhã e tarde) durante 10 minutos, mas mostrou-se, ainda, excessiva. Então, passou-se a usar o nebulizador, três vezes por dia, durante 10 minutos, a partir de maio. Em agosto de 2008, no auge da estação seca, o regime de irrigação foi alterado novamente para 4 vezes por dia por 10 minutos. Em novembro de 2008, com a instalação do período chuvoso, a irrigação foi reduzida para três vezes ao dia, por 10 minutos.

5.4-MEDIDAS ALOMÉTRICAS

1. Taxa de crescimento relativo dos primeiros 40 dias

Para se ter uma idéia da taxa de crescimento inicial das plântulas, 10 indivíduos de cada espécie com 20 dias de idade após a germinação foram coletados e os pesos secos das raízes, caules e ramos, cotilédones e folhas foi determinado. Vinte e um dias depois (três semanas), outros 10 indivíduos de cada espécie foram também coletados e o peso seco de cada parte foi determinado. *Eugenia dysenterica*, *Enterolobium gummiferum* e *Magonia pubescens* apresentaram taxa de crescimento para o período de 41 dias de 28%, 88% e 394%, respectivamente.

2. Taxa de crescimento relativo anual

Mensalmente, o diâmetro e a altura do caule das plântulas foram medidos. Com a ajuda de um paquímetro digital (STARREN) foram medidos os diâmetros do caule em duas posições (norte-sul e leste-oeste), e com uma régua, foram feitas as medidas das alturas das plântulas (altura total e altura até o surgimento das primeiras folhas). A taxa de crescimento relativo foi calculada através da seguinte fórmula:

$$TCR = (V_f - V_i) * 100 / V_i$$

Onde V_f é o valor final, e V_i , o valor inicial de diâmetro ou altura do caule.

3. Biomassa da parte aérea e do sistema radicular e razão raiz:parte aérea

Doze meses depois do transplante das plântulas para os vasos, os indivíduos foram coletados e determinadas as biomassas fresca e seca (após secagem em estufa a 60°C por 48 h) de raízes, parte aérea não-fotossintetizante (caule e ramos) e folhas. As gramíneas também foram coletadas e pesadas separadamente em sistema radicular e parte aérea.

5.5-ANÁLISES DO SISTEMA RADICULAR

Imediatamente após a coleta final dos indivíduos, o sistema radicular de cada indivíduo foi escaneado (scanner EPSON Perfection V700 Photo) e as imagens analisadas com o programa WinRhizo 2008a, para determinação do comprimento total, área superficial, diâmetro médio e comprimento total das raízes finas (até 0,5 mm de diâmetro). Veja exemplo da imagem de uma raiz analisada pelo programa em anexos (pag. 56).

5.6-VOLUME DA COPA

O volume da copa foi estimado com a ajuda de uma régua. Para tal, foram medidas, de acordo com a disposição dos ramos e das folhas, o comprimento, a largura e a altura da copa (Kozovits et al. 2005). Os dados foram usados para calcular o volume da figura geométrica que melhor representava o formato da copa.

5.7-CONCENTRAÇÃO DE N NOS TECIDOS VEGETAIS

Depois da coleta final (fevereiro 2009), as amostras secas (em estufa a 60°C por 48 h) de folhas, caule e ramos, e de raízes foram moídas (moinho MARCONI modelo MA-048) e enviadas para o laboratório de Ecologia Isotópica (Centro de Energia Nuclear na Agricultura - USP), para determinação da quantidade de nitrogênio total nas diferentes partes das plântulas e gramíneas e suas razões isotópicas.

PARÂMETROS DE EFICIÊNCIA COMPETITIVA (Kozovits et al. 2005):

1. Eficiência de ocupação do espaço aéreo: é o volume conquistado pela copa dividido pelo investimento em biomassa das folhas e das estruturas que posicionarão a folha no espaço, ou seja, caule e ramos. Espécies que conseguem construir uma maior copa com menores investimentos de biomassa (ou carbono, ou nitrogênio), são melhores competidoras, principalmente por luz.
2. Eficiência de ocupação do espaço subterrâneo: é o comprimento total de raiz dividido pelo investimento em biomassa para atingir tal comprimento. Espécies que constroem raízes mais longas, e em geral finas, com menor necessidade de recursos (biomassa, C ou N), ocupam melhor o volume de solo por unidade de investimento.
3. Eficiência de aquisição de recursos: é a quantidade de recurso adquirido e conservado nos tecidos da planta, por investimento em biomassa do órgão de captação deste recurso. Espécies com maiores conteúdos de N em seus tecidos, por exemplo, por unidade de massa de raiz, são consideradas mais eficientes na competição pelo recurso.

5.9-ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A distribuição dos dados foi testada pelo teste de Kolmogorov-Smirnov. Diferenças entre as médias foram testadas através de ANOVA e post-hoc de Tukey e foram consideradas significativas para $p < 0,05$. Em alguns casos, diferenças para $p < 0,1$ foram consideradas marginalmente significativas e apresentadas nos resultados ou discussão. Isso foi feito apenas no sentido de apontar tendências que foram mascaradas devido à grande variabilidade encontrada dentro dos tratamentos.

6-RESULTADOS

6.1-BIOMASSA E CRESCIMENTO DA PARTE AÉREA

A biomassa aérea média atingida ao final do experimento (13 meses desde a germinação da semente) pelas plântulas de *E. gummiferum* foi de 0,772 g, de *M. pubescens* 0,837 g e de *E. dysenterica* 0,333 g (figura 3).

De forma geral, tanto a presença da gramínea (competição interespecífica) com a ausência de fertilização nitrogenada, tenderam a reduzir biomassa aérea (folhas+caule e ramos) das plântulas das três espécies lenhosas quando comparada aos tratamentos de monocultura e de adição de N. Entretanto, a magnitude dos efeitos dos tratamentos separados e combinados de competição e adição de N diferenciou-se entre as espécies. Reduções significativas na biomassa da parte aérea em resposta à presença da gramínea foram encontradas somente em *E. dysenterica*, tanto sob os tratamentos com e sem adição de N. Tal diferença deveu-se, principalmente, a queda da biomassa de folhas desta espécie, que foi significativamente menor (34%) na presença da gramínea e sem adição de nitrogênio em comparação com todos os demais tratamentos, enquanto não foram observadas diferenças significativas entre a biomassa dos caules e ramos. Em *Magonia pubescens* e *Enterolobium gummiferum*, os menores valores de biomassa aérea também foram encontrados no tratamento +Gram-N, mas diferiram significativamente somente em relação aos vasos sem competição interespecífica e com adição de N (-Gram+N) (figura 3). Considerando $p < 0,1$, a biomassa de *Magonia pubescens* diferenciou-se significativamente no tratamento (-Gram+N) em relação aos que não receberam N.

Aparentemente, a adição de N contrabalançou o efeito negativo da competição com *E. inflexa* sobre a parte aérea, elevando sua biomassa aos níveis médios encontrados nos tratamentos de monocultura das plântulas de lenhosas. Efeito significativo da adição de N sobre a biomassa aérea foi encontrado apenas para *E. dysenterica* crescendo na presença da gramínea. Em monocultura (-Gram), a adição de N também tendeu a elevar a biomassa aérea, embora diferenças significativas não tenham sido encontradas.

Com relação à gramínea *E. inflexa*, sua biomassa aérea (figura 4) foi significativamente maior no tratamento de monocultura com adição de N, em relação aos tratamentos de monocultura sem N e na presença de *E. dysenterica* com N, demonstrando efeito sinérgico da

ausência de competição interespecífica e do aumento da disponibilidade de N via fertilização sobre estruturas fotossintetizantes. Nos tratamentos com *M. pubescens* e *E. gummiferum*, a biomassa aérea da gramínea em monocultura com adição de nitrogênio foi significativamente maior somente em relação ao tratamento com competição interespecífica sem adição de nitrogênio (Gram+Ent–N e Gram+Mag–N, $p<0,05$, figura 4). Entretanto, para $p<0,1$, a diferença observada foi em monocultura com N que diferenciou dos tratamentos de competição com ou sem N para *E. gummiferum*, e em *E. dysenterica*. A monocultura de gramínea com N se diferenciou de todos os outros tratamentos (figura 4).

A presença da gramínea também parece ter influenciado negativamente o crescimento em diâmetro do caule das plântulas das espécies lenhosas (figura 5), embora diferenças significativas entre os valores de diâmetro nos diferentes tratamentos tenha ocorrido apenas para a espécie *E. gummiferum*. A espécie *E. dysenterica* pareceu ser a espécie menos influenciada pela adição de N em termos de crescimento em diâmetro do caule não apresentando diferenciação entre os tratamentos. Ao final do experimento, a espécie *E. dysenterica* apresentou maior taxa de crescimento em diâmetro (33%), seguida das espécies *E. gummiferum* (27%) e *M. pubescens* (25%).

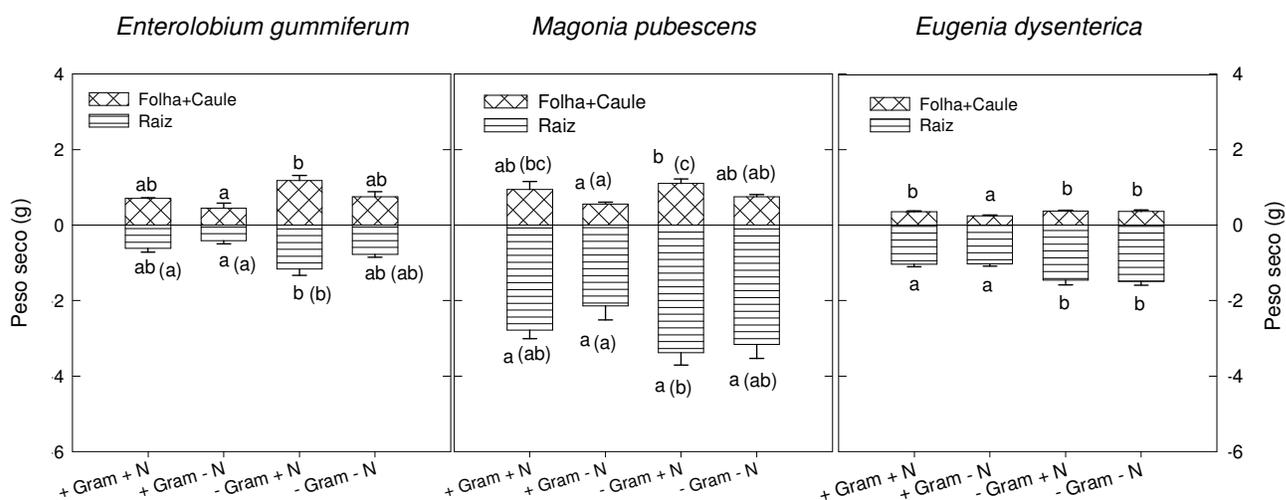


Figura 3. Peso seco da parte aérea e raízes das três espécies lenhosas crescendo em monocultura (–Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (–N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($p<0,05$). Letras diferentes dentro dos parênteses indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($p<0,1$).

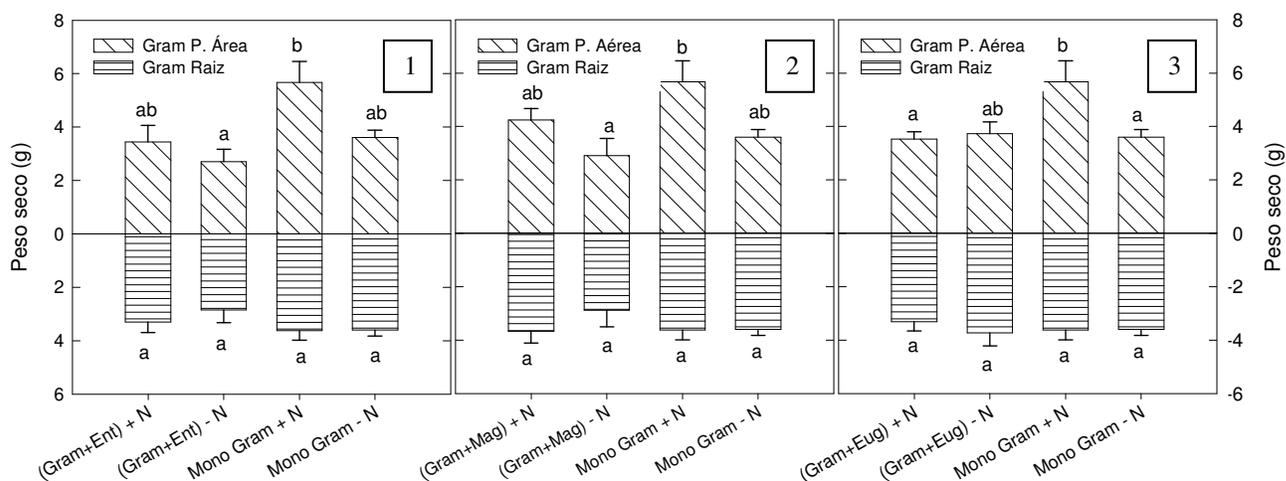


Figura 4. Peso seco da parte aérea e sistema radicular da gramínea *E. inflexa* em monocultura (Mono Gram) e em competição com as espécies lenhosas, (1) gramínea+*E. gummiferum*, (2) gramínea+*M. pubescens* e (3) gramínea+*E. dysenterica*. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$, letra entre parênteses são diferenças significativas para $p < 0,1$.

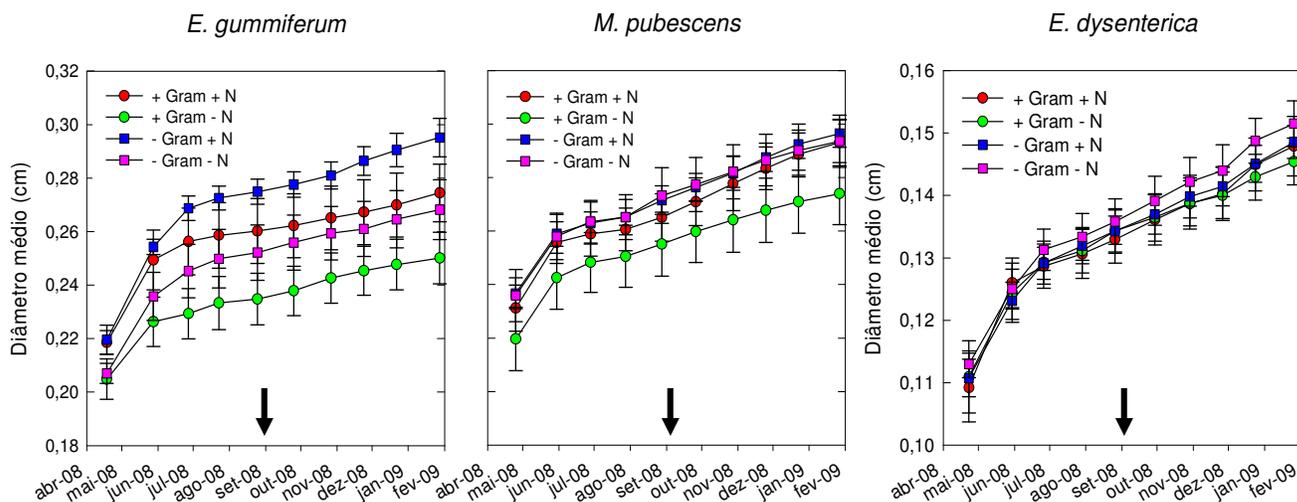


Figura 5. Diâmetro médio do caule das plântulas lenhosas ao longo dos meses crescendo em monocultura (-Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (-N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Seta indica o início da fertilização em setembro. Notar a diferença de escala do eixo y para *E. dysenterica* em relação as outras espécies.

Ao contrário do crescimento em diâmetro, o crescimento do caule em altura de *E. gummiferum* e *M. pubescens* foi estimulado pela fertilização nitrogenada, tanto na ausência como na presença da gramínea (Figura 6), aparentemente contrabalançando ou minimizando o

efeito da competição. Em *E. dysenterica*, a fertilização elevou os valores de altura do caule somente sob competição com *E. inflexa*. Nos tratamentos sem fertilização, o aumento do crescimento observado deveu-se a aplicação da solução de Hoagland nos meses de julho e agosto, em todos os vasos (ver material e métodos), o que estimulou o crescimento em altura em todos os tratamentos, principalmente a partir de agosto.

A queda dos valores de altura do caule de *M. pubescens* entre setembro e outubro ocorreu devido à senescência e perda das folhas dos indivíduos. Novas folhas foram lançadas e o crescimento apical do caule foi retomado a partir de outubro, o qual se apresentou mais vigoroso nos tratamentos com adição de N.

Ao final do experimento, verificou-se que *E. gummiferum* foi a espécie com maiores valores da taxa de crescimento médio em altura (74%), seguida de *E. dysenterica* (47%) e *M. pubescens* (17%).

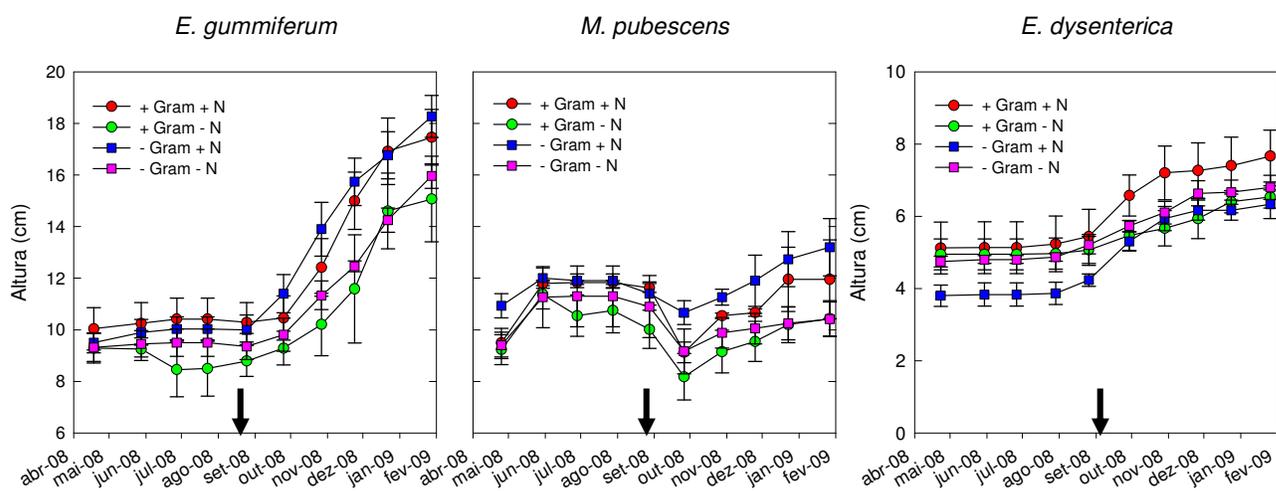


Figura 6. Altura média das plântulas lenhosas ao longo dos meses, crescendo em monocultura (–Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (–N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Seta indica o início da fertilização em setembro. Notar a diferença de escala do eixo y para *E. dysenterica* em relação as outras espécies.

O volume médio da copa de *E. gummiferum* e *M. pubescens* foi cerca de 5 vezes maior que o de *E. dysenterica* (figura 7). A espécie *E. dysenterica* apresentou valores de volume de copa maiores nos tratamentos onde foi adicionado N, independentemente da competição com *E. inflexa*, entretanto, as diferenças não foram significativas para $p < 0,05$. Para a espécie *E. gummiferum*, o volume da copa parece ter sido influenciado pela competição, apresentando volume menor nos tratamentos com competição independente da aplicação de N, porém, as

diferenças não foram significativas para $p < 0,05$. Em *M. pubescens*, o volume da copa tendeu a ser maior nos tratamentos com adição de N, competindo ou não, não havendo, entretanto, diferenças significativas para $p < 0,05$. Considerando-se $p < 0,1$, foi possível observar em *M. pubescens* diferença significativa entre os tratamentos com adição de N com e sem competição (+Gram e -Gram +N) em comparação ao tratamento com competição sem N (+Gram-N) (figura 7).

A razão do volume da copa pela biomassa aérea em *E. gummiferum* apresentou o menor valor no tratamento sem competição com N em relação aos demais tratamentos. Em *M. pubescens*, a adição de N aumentou tal razão independentemente da competição. Para *E. dysenterica* o maior valor foi observado no tratamento (-Gram+N). Entretanto nenhuma espécie apresentou diferenças significativas entre os tratamentos (figura 8).

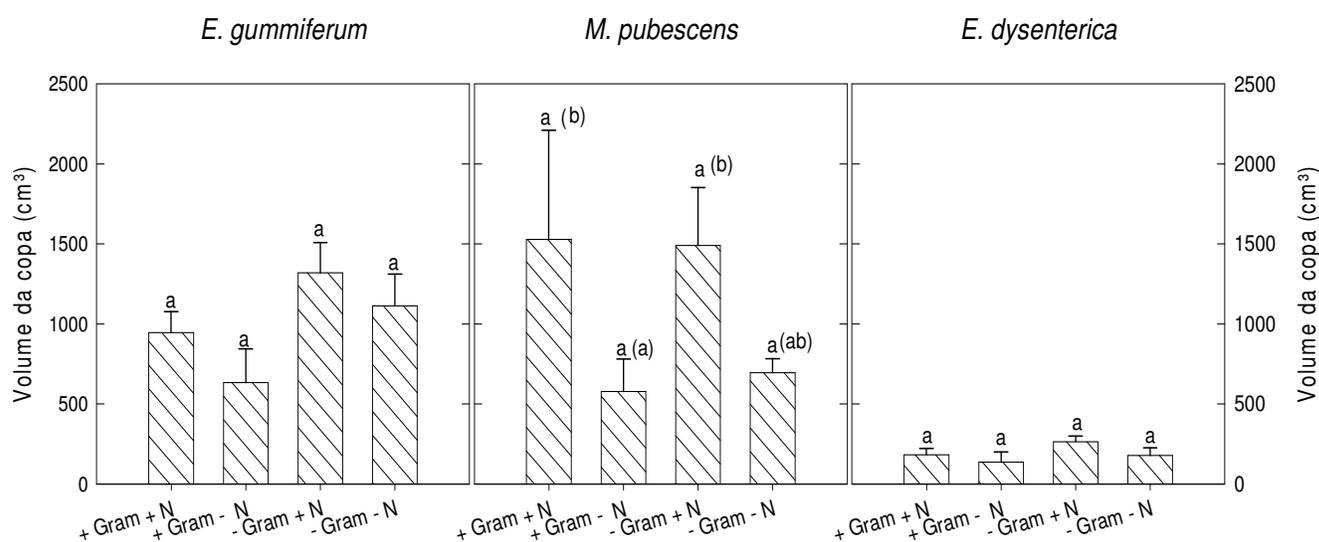


Figura 7. Volume médio da copa das espécies lenhosas crescendo em monocultura (-Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (-N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Letras iguais indicam que não houve diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$. Letras entre parênteses indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,1$.

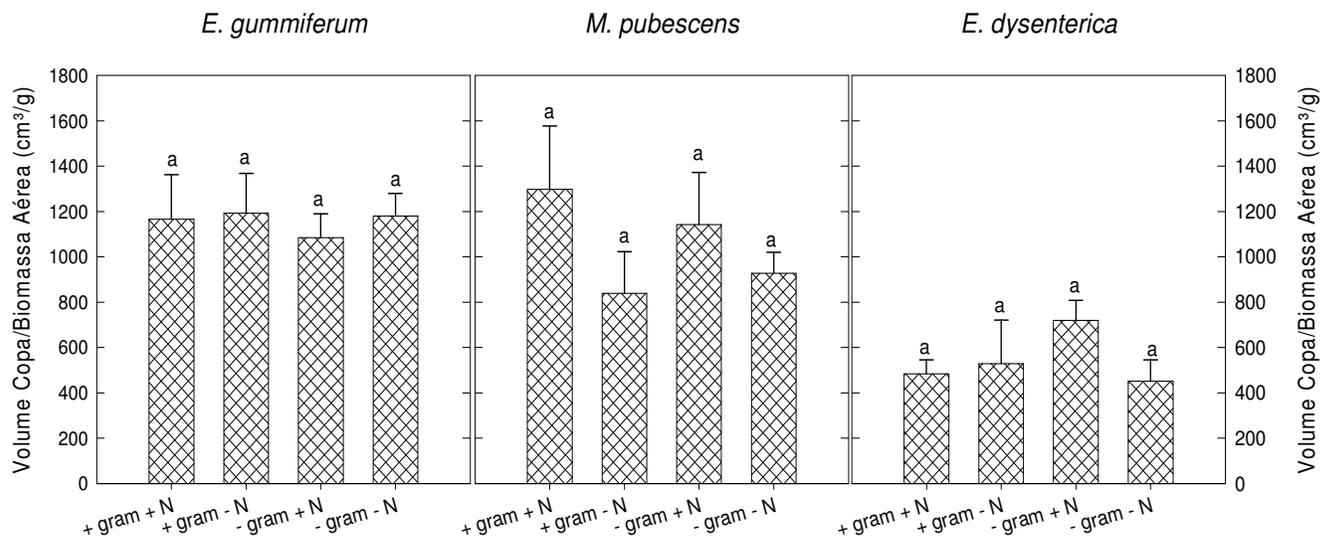


Figura 8. Razão volume médio da copa (cm^3) por biomassa da parte aérea (g) das plântulas crescendo em monocultura (-Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (-N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Não houve diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$.

6.2-SISTEMA RADICULAR

A competição com a gramínea reduziu a biomassa de raízes de *E. dysenterica* significativamente tanto nos tratamentos sem como com adição de N (figura 3). Em *M. pubescens*, a diferença só foi significativa para $p < 0,1$, onde a adição de N sem competição teve maior biomassa em comparação ao tratamento com competição sem N. Para *E. gummiferum*, o maior valor de biomassa radicular foi mensurado em -Gram+N para $p < 0,05$, sendo significativamente diferente do encontrado no tratamento com gramínea sem N (+Gram-N), quando analisado com $p < 0,1$, o tratamento -Gram+N foi significativamente maior do que no tratamento com competição independente da adição de N.

O efeito da competição interespecífica com *E. inflexa* foi ainda mais relevante sobre a morfologia das raízes das plântulas, que foram em média 12 e 28% mais curtas no tratamento +Gram-N, respectivamente para *E. gummiferum* e *M. pubescens*, para a espécie *E. dysenterica* foi mais curta no tratamento +Gram+N cerca de 14% (figura 9). A adição de N contrabalançou ou pelo menos minimizou o efeito da competição, resultando em diferenças entre os tratamentos com e sem *E. inflexa* na ordem de 14, 20 e 25%, respectivamente, para *E. gummiferum*, *M. pubescens* e *E. dysenterica*. O maior comprimento das raízes nas espécies *E.*

dysenterica e *E. gummiferum* foi encontrado no tratamento –Gram–N, sendo cerca de 40 Km e 35 Km, respectivamente. Em *M. pubescens*, o maior comprimento foi observado no tratamento –Gram+N de 41 Km, entretanto, não se diferenciando significativamente dos demais tratamentos. Considerando-se $p < 0,1$, o tratamento sem competição e sem N apresentou um maior comprimento das raízes em relação ao tratamento com competição com ou sem adição de N, nas espécies *E. gummiferum* e *E. dysenterica*.

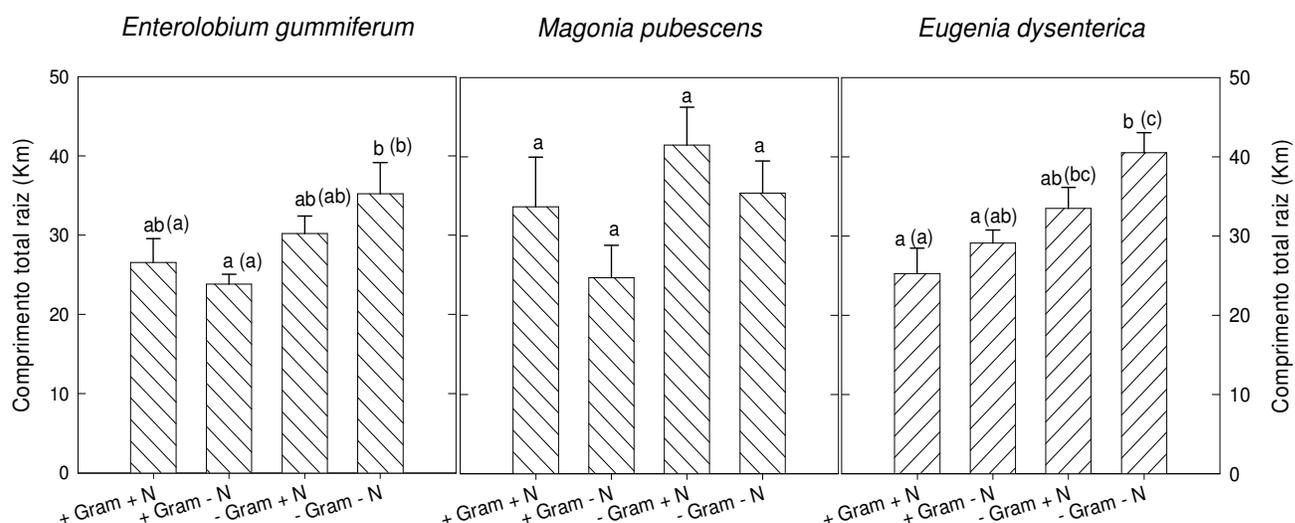


Figura 9. Comprimento total das raízes *E. gummiferum*, *M. pubescens* e *E. dysenterica* crescendo em monocultura (–Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (–N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$. Letras entre parênteses indicam diferença significativa para $p < 0,1$.

De forma geral, o diâmetro médio das raízes não foi influenciado, significativamente, pelos tratamentos (figura 10), entretanto, *E. gummiferum* apresentou valor significativamente mais elevado de diâmetro no tratamento –Gram+N comparando-se com os encontrados em sem adição de N independentemente da competição. Em *E. dysenterica*, o diâmetro médio das raízes foi significativamente maior em +Gram+N que em –Gram–N.

Nos indivíduos de *E. dysenterica*, *M. pubescens* e *E. gummiferum*, as respostas combinadas de comprimento e diâmetro das raízes resultaram em áreas superficiais totais do sistema radicular cerca de 18, 23 e 25% menores na presença da gramínea, independentemente da adição ou não de N (figura 11).

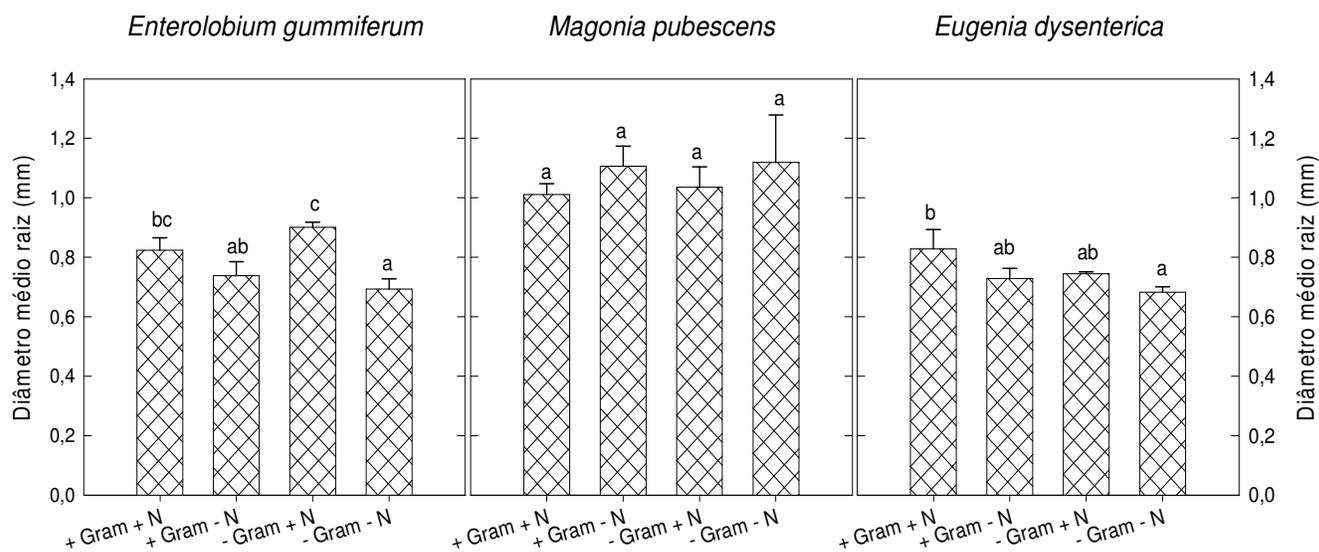


Figura 10. Diâmetro médio das raízes de *E. gummiferum*, *M. pubescens* e *E. dysenterica* crescendo em monocultura (-Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (-N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$.

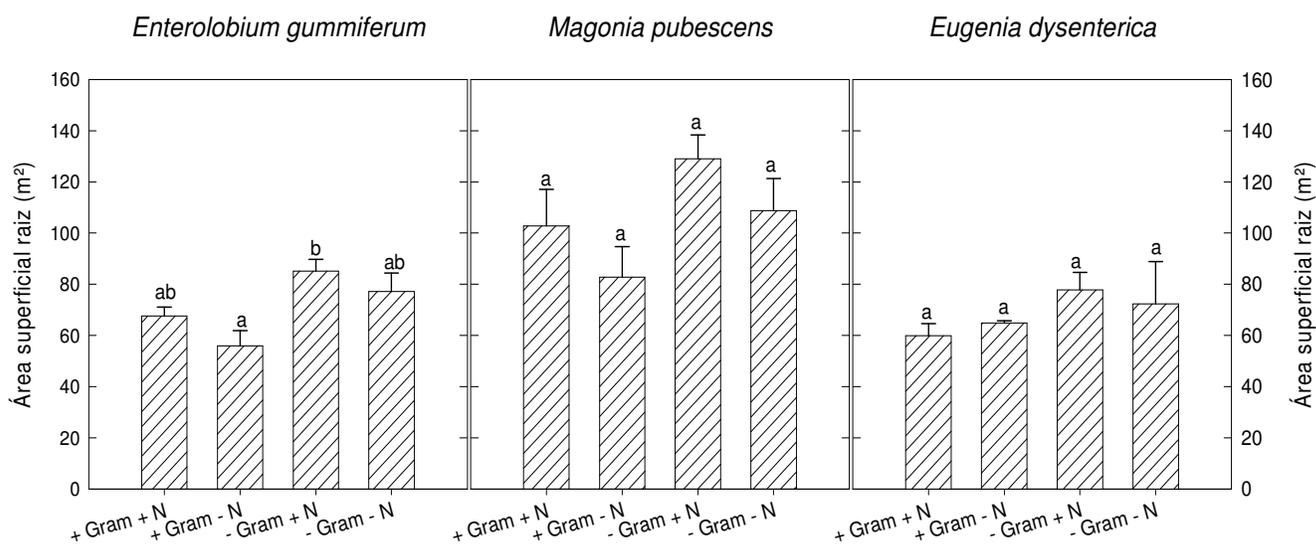


Figura 11. Área superficial média das raízes *E. dysenterica*, *E. gummiferum* e *M. pubescens* crescendo em monocultura (-Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (-N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$.

E. dysenterica e *E. gummiferum* apresentaram maior comprimento total de raízes finas (diâmetro de até 0,5mm) na ausência da gramínea e de N (-Gram-N) (figura 12), cujos valores foram, respectivamente, 28,7 Km e 24,8 Km. Para *M. pubescens* o maior comprimento total de raiz fina, 17,7 Km, foi encontrado em -Gram+N, sem, entretanto, se diferenciar significativamente dos demais tratamentos.

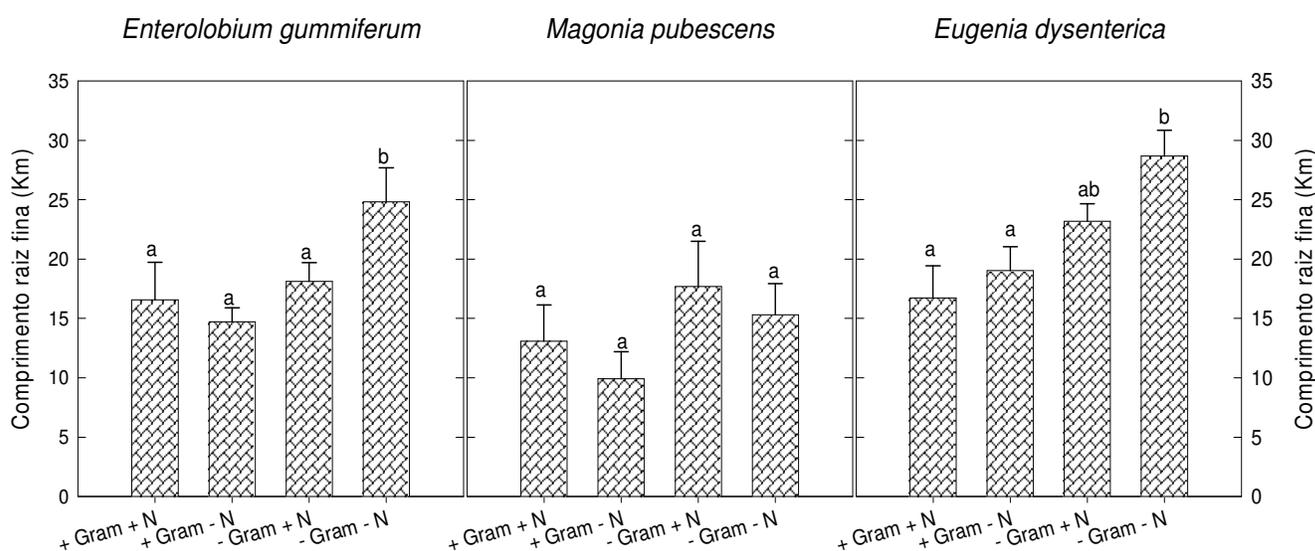


Figura 12. Comprimento médio de raízes finas (até 0,5 mm de diâmetro), das três espécies crescendo em monocultura (-Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (-N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$.

A competição interespecífica com *E. dysenterica*, *M. pubescens* e *E. gummiferum* reduziu o comprimento total de raízes de *E. inflexa*, em cerca de 30, 52 e 66 % respectivamente, comparando-se com os valores em monocultura da gramínea (Tabela 2). Entretanto, tais diferenças não foram significativas. Padrão semelhante foi observado para o comprimento total de raízes finas (Tabela 2). Quando crescendo com *M. pubescens* e *E. dysenterica*, aparentemente a adição de N tendeu a elevar os valores de comprimento das raízes finas (tabela 2).

Tabela 2. Comparação dos parâmetros das raízes de gramíneas, comprimento total, área superficial e comprimento da raiz fina (até 0,5 mm de diâmetro). Em competição com as lenhosas (*E. gummiferum*, *E.dysenterica* e *M. pubescens*) e em Monocultura, com e sem adição de N. A análise estatística foi feita comparando os tratamentos de competição com Monocultura. Não houve diferença significativa entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$.

Gramíneas	Parâmetros	Gram+<i>E. gummiferum</i>	Gram+<i>E.dysenterica</i>	Gram+<i>M. pubescens</i>	Monocultura Gramínea
Sem adição N15	Comprim. Total Raiz (Km)	391,80±145,59	525,08±121,15	360,84±116,31	749,38±122,06
p<0,05	Área Superficial (m ²)	554,03±140,0	694,75±110,93	550,73±151,13	849,70±74,12
	Comprim. Raiz Fina (Km)	294,26±125,39	413,06±109,74	262,58±90,20	609,10±117,82
Com adição N15	Comprim. Total Raiz (Km)	334,65±102,87	654,75±123,27	517,12±94,80	729,07±134,82
p<0,05	Área Superficial (m ²)	527,12±149,01	754,14±110,43	745,24±120,64	900,29±125,59
	Comprim. Raiz Fina (Km)	245,52±84,44	538,62±110,94	392,76±77,49	582,22±120,14

A área superficial das raízes de gramíneas tendeu a ser maior nos tratamentos de monocultura (tabela 2), embora não tenham ocorrido diferenças significativas entre os tratamentos. Os valores médios de área superficial foram de 875 m² em monocultura e 540 m² (crescendo com *E. gummiferum*), 647 m² (com *M. pubescens*) e 724 m² (com *E. dysenterica*).

A média do diâmetro das raízes das gramíneas em monocultura tendeu a ser menor do que sob competição interespecífica, especialmente na ausência de N, para $p < 0,05$. Entretanto, considerando-se $p < 0,1$, observou-se diferença em *E. gummiferum* entre os tratamentos de competição interespecífica com adição de N em comparação a monocultura sem N, e em *M. pubescens*, entre cultura mista e monocultura sem N (figura 13). Não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos para a espécie *E. dysenterica* (figura 13).

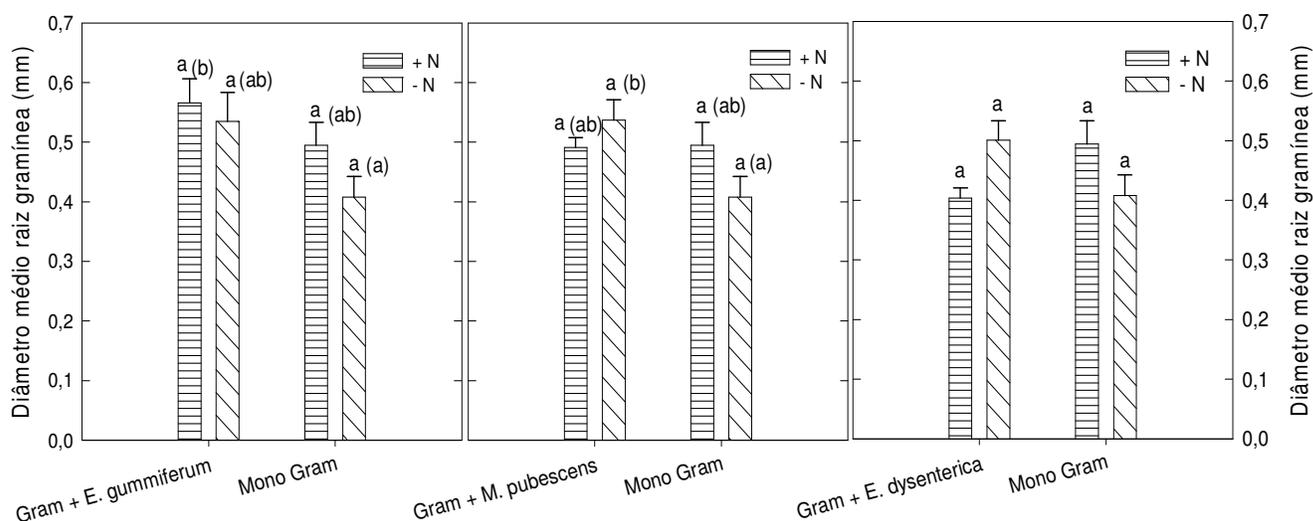


Figura 13. Diâmetro médio das raízes de gramínea em monocultura (Mono Gram) e em competição com as espécies lenhosas (Gram+ *E. gummiferum*, Gram+ *M. pubescens* e Gram+ *E. dysenterica*). Não houve diferença significativa entre os tratamentos, $p < 0,05$. Letra entre parenteses indicam diferença significativa $p < 0,1$.

A razão entre o comprimento das raízes e sua biomassa seca não se diferenciou significativa entre os tratamentos em *M. pubescens* e *E. dysenterica*. Por outro lado, para *E. gummiferum*, houve diferença significativa entre os tratamentos sem aplicação de N, independentemente da competição, em comparação ao tratamento sem competição com N, para $p < 0,05$. Considerando $p < 0,1$, a diferença foi observada no tratamento com competição

com N, em relação aos tratamentos com adição de N independente da competição (figura 14). Os valores médio encontrados em *M. pubescens*, *E. dysenterica* e *E. gummiferum* foram de 12,5, 26,3 e 62,6 Km/g, respectivamente.

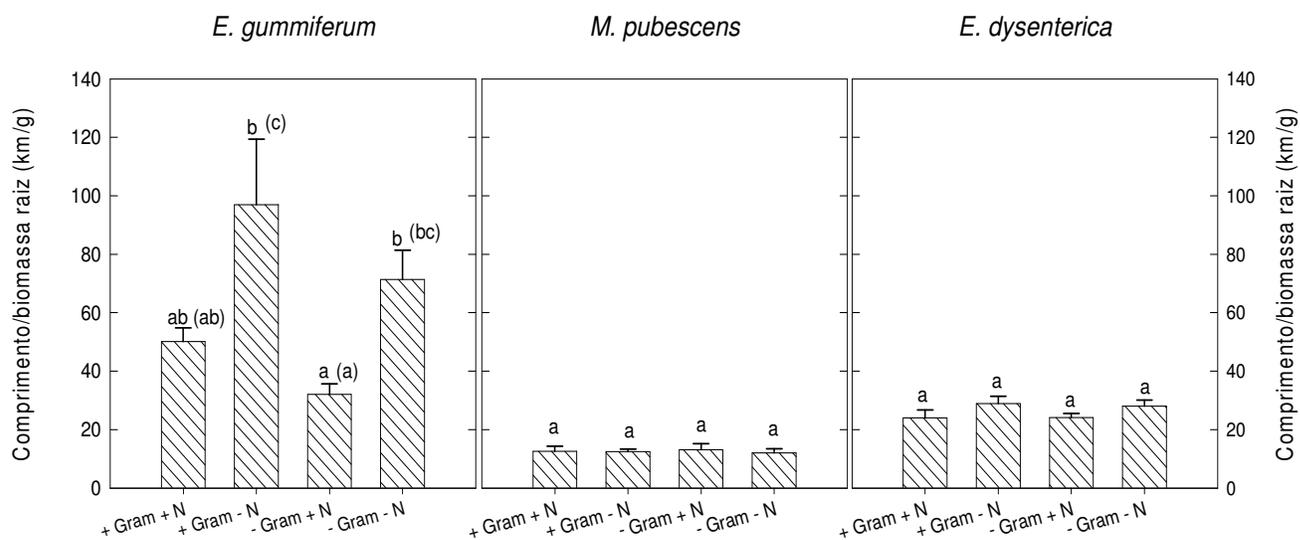


Figura 14. Razão do comprimento total das raízes e sua biomassa seca, das três espécies crescendo em monocultura (-Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (-N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, $p < 0,05$. Letras entre parentes indicam diferença significativa $p < 0,1$.

A concentração de N total e de N^{15} analisada em diferentes partes das plântulas, está apresentada na tabela 3. A concentração de N total não apresentou diferença significativa entre os tratamentos em nenhuma das espécies. Comparando-se os tratamentos que receberam adição de N^{15} , maiores diferenças em porcentagem foram encontradas, nas folhas dos tratamentos com competição, para as três espécies. No caule, o maior valor foi no tratamento sem competição em *E. dysenterica* e *E. gummiferum*, exceto para *M. pubescens*, que não diferiu entre os tratamentos. Nas raízes, o maior valor foi mensurado no tratamento sem competição nos indivíduos *E. dysenterica* e *E. gummiferum*. O contrario se observou para *M. pubescens*, cujo maior valor na raiz foi medido no tratamento com competição (tabela 3).

A concentração de N total na parte aérea das gramíneas, nos tratamentos que receberam adição de N^{15} , tendeu a ser mais elevada em monocultura do que competindo, sem, entretanto, diferirem significativamente. Nas raízes das gramíneas, maiores valores de N total foram encontrados, em tendência, nos indivíduos que estavam competindo com a espécie *M.*

pubescens do que em monocultura. A concentração de N¹⁵ na parte aérea das gramíneas, para os tratamentos que receberam N¹⁵, foi maior no tratamento em competição com *M. pubescens*. Nas raízes o maior valor foi mensurado em monocultura, e não em competição (tabela 4).

Nos tratamentos que não receberam adição de N¹⁵, parte aérea e as raízes da gramínea apresentaram maior concentração de N total no tratamento de competição com *E. dysenterica*. A concentração de N¹⁵ na parte aérea das gramíneas não foi analisada devido a possíveis contaminações. Nas raízes, o maior valor foi encontrado no tratamento de competição com *E. gummiferum*, em relação a monocultura, apresentando diferença significativa, $p < 0,05$ (tabela 4).

Tabela 3. Concentração de N total e N¹⁵ em diferentes partes da plântula, em relação aos tratamentos em monocultura (-Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (-N) e com (+N) fertilização nitrogenada, para as três espécies de lenhosas. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, p<0,05. Letras diferentes em vermelho indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, p<0,1.

		+ Gram + N		+ Gram - N		- Gram + N		- Gram - N	
Espécies		N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)
<i>E. gummiferum</i> p<0,05	FOLHA	3,23±0,28	7,38±0,85 (b)	3,48±0,48	1,16±0,23 (a)	2,52±0,18	6,59±0,52 (b)	3,02±0,30	1,27±0,16 (a)
	CAULE	1,64±0,06	6,15±0,29 (b)	1,71±0,01	1,25±0,30 (a)	1,70±0,25	6,49±0,06 (b)	1,50±0,11	1,34±0,30 (a)
	RAIZ	1,42±0,12	4,94±0,97 (b)	1,48±0,08	0,90±0,09 (a)	1,27±0,11	5,29±0,67 (b)	1,47±0,10	1,01±0,13 (a)
<i>E. dysenterica</i> p<0,05	FOLHA	1,83±0,04	9,73±1,17 (b)	1,51±0,21	2,33±0,12 (a)	1,64±0,32	8,49±0,25 (b)	1,68±0,06	4,06±0,97 (a)
	CAULE	1,07±0,07	7,55±1,01 (b)	0,95±0,11	2,56±0,13 (a)	1,29±0,27	8,12±1,00 (b)	1,01±0,10	3,48±0,55 (a)
	RAIZ	0,74±0,04	4,40±1,81 (ab)	0,83±0,07	1,61±0,16 (a)	0,77±0,03	5,57±0,26 (b)	0,77±0,05	1,74±0,46 (a)
<i>M. pubescens</i> p<0,05	FOLHA	1,54±0,10	6,05±0,45 (c)	1,53±0,11	2,26±0,22 (a)	1,51±0,04	5,33±1,06 (bc)	1,45±0,11	2,98±0,52 (ab)
	CAULE	0,52±0,03	5,2±0,02 (b)	0,43±0,01	2,81±0,05 (a)	0,50±0,02	5,20±0,76 (b)	0,53±0,08	2,69±0,46 (a)
	RAIZ	0,60±0,01	4,89±0,36 (b)	0,61±0,10	1,99±0,22 (a)	0,53±0,08	4,51±0,48 (b)	0,70±0,03	1,87±0,31 (a)

Tabela 4. Concentração de N total e N¹⁵ nas gramíneas (parte aérea e raiz), em competição com as lenhosas (Gram+*E. gummiferum*, Gram+*E. dysenterica* e Gram+*M. pubescens*) e em Monocultura, com e sem adição de N. A análise estatística foi feita comparando os tratamentos de competição com Monocultura. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, p<0,05. Letras em vermelho indicam diferença significativa p<0,1. O (*) representa os dados da concentração de N¹⁵ na parte aérea das gramíneas, cujas amostras foram contaminadas, e não pode ser considerada.

Com aplicação de N ¹⁵		Gram+ <i>E. gummiferum</i>		Gram+ <i>E. dysenterica</i>		Gram+ <i>M. pubescens</i>		Monocultura	
Espécie		N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)
<i>E. inflexa</i> p<0,05	P. Aérea	0,73±0,05	5,32±0,37	0,81±0,05	7,20±1,31	0,81±0,09	7,46±0,20	0,89±0,05	6,49±0,74
	RAIZ	0,73±0,05	4,48±0,51	0,71±0,06	5,07±1,12	0,85±0,13	5,55±0,43	0,76±0,07	5,76±0,93
Sem aplicação de N ¹⁵		Gram+ <i>E. gummiferum</i>		Gram+ <i>E. dysenterica</i>		Gram+ <i>M. pubescens</i>		Monocultura	
Espécie		N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)	N TOTAL (%)	N ¹⁵ (%)
<i>E. inflexa</i> p<0,05	P. Aérea	0,65±0,05	*	0,81±0,06	*	0,63±0,05	*	0,48±0,01	*
	RAIZ	0,77±0,14	2,69±0,50 (b)	0,95±0,04	1,50±0,12 (ab)	0,81±0,06	1,60±0,24 (ab)	0,61±0,02	0,73±0,05 (a)

A quantidade de N total (mg) nas plântulas das três espécies de lenhosas não apresentou diferença significativa entre os tratamentos. Os valores médios de N total nos tecidos foram de 61,2 mg, 35,2 mg e 25,6 mg nos indivíduos de *E. gummiferum*, seguidas da *E.dysenterica* e *M. pubescens*. Os valores médios de N¹⁵ nos tecidos foram de 1,2 mg, 1,1 mg e 0,7 mg para *E. gummiferum*, seguida de *M. pubescens* e *E.dysenterica*, respectivamente, entretanto sem apresentar diferenças significativas entre os tratamentos (figura 15 e 16).

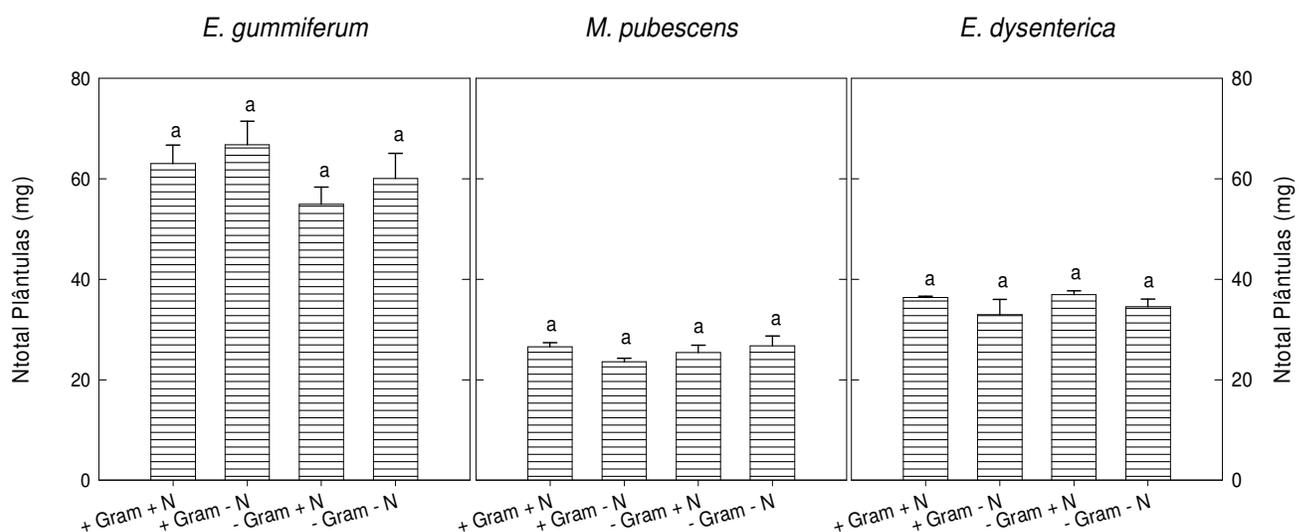


Figura 15. Quantidade de N total nos tecidos das três espécies crescendo em monocultura (– Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (–N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Não houve diferença significativa, $p < 0,05$.

Foi observada uma maior quantidade de N total por (g) de biomassa de raiz investida, para a espécie *E. gummiferum*, em comparação com *M. pubescens* e *E.dysenterica*, sem apresentar diferença significativa entre os tratamentos (figura 17).

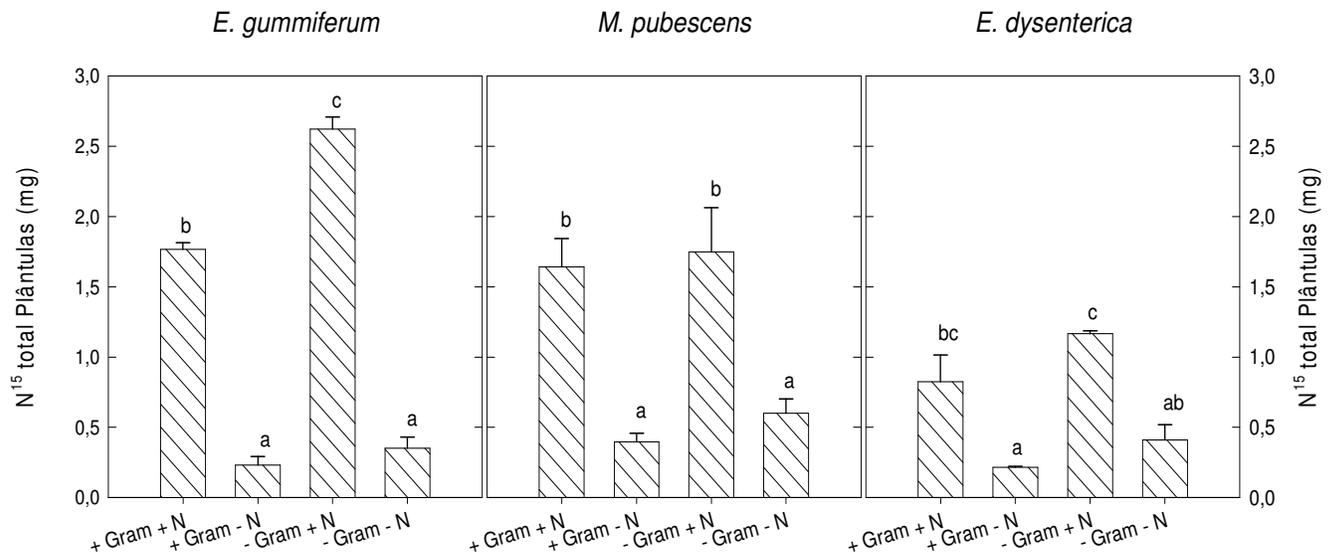


Figura 16. Concentração de N¹⁵ total nos tecidos das plântulas das três espécies crescendo em monocultura (–Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (–N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as médias dos tratamentos, p<0,05

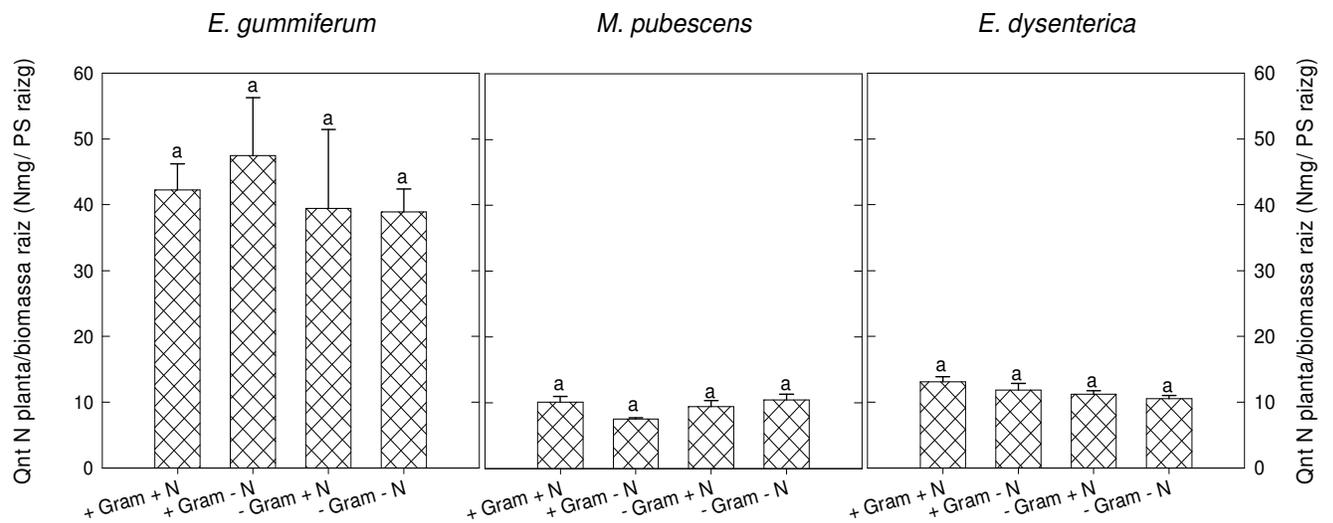


Figura 17. Razão da quantidade de N total (mg) nas plântulas e peso seco das raízes (g) das três espécies crescendo em monocultura (–Gram) e na presença da gramínea (+Gram), sem (–N) e com (+N) fertilização nitrogenada. Não houve diferença significativa entre os tratamentos, p<0,05.

Entre as gramíneas a razão da quantidade de N total por peso seco das raízes, foi maior em monocultura com adição de N (Mono Gram+N), em relação aos tratamentos de competição com *E. gummiferum* (Gram+ *E. gummiferum*) e com *E.dysenterica* (Gram+*E.dysenterica*) ($p<0,05$). Considerando $p<0,1$, a quantidade de N total por biomassa de raiz de gramíneas, foi maior nos tratamentos que receberam adição de N, em competição com *M. pubescens* e em monocultura. (figura 18).

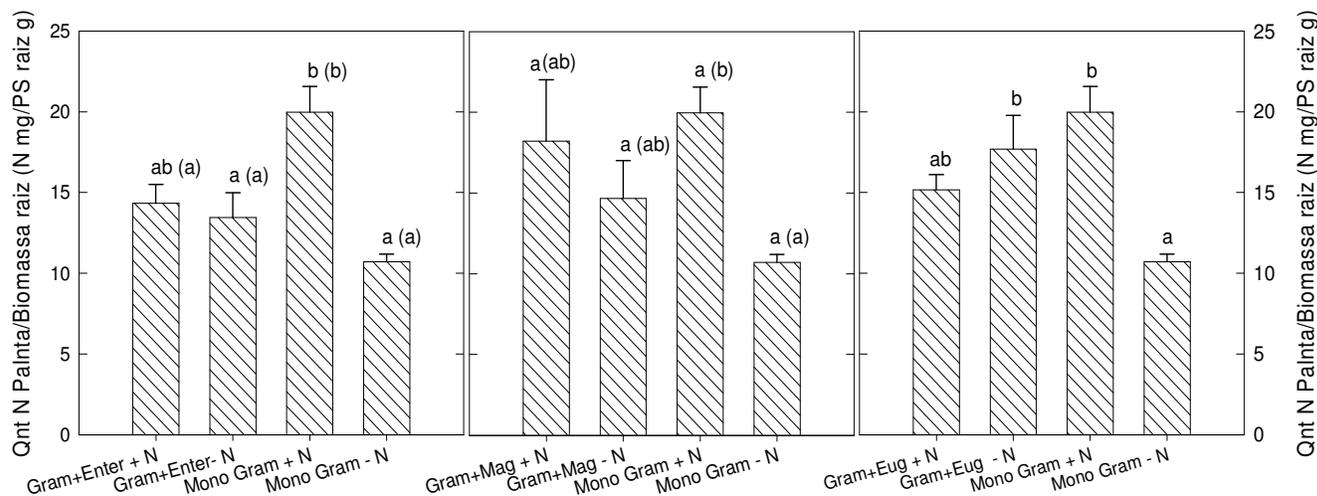


Figura 18. Razão da quantidade de N total (mg) e peso seco das raízes (g) de gramínea em monocultura (Mono Gram) e em competição com as espécies lenhosas (Gram+*E. gummiferum*, Gram+*M. pubescens* e Gram+*E. dysenterica*). Não houve diferença significativa entre os tratamentos, $p<0,05$. Letra entre parentes indicam diferença significativa $p<0,1$.

A razão do comprimento das raízes de gramíneas por sua biomassa não apresentou diferença significativa entre os tratamentos. Aparentemente, maiores valores foram encontrados nos tratamentos de monocultura com adição de N para as três espécies (figura 19).

A quantidade de N total (mg) nas gramíneas em monocultura (Mono Gram) e em competição com a *E. gummiferum* (Gram+ *E. gummiferum*), foi maior em monocultura com N (Mono Gram+N) em relação a monocultura sem N ($p<0,05$). Em competição com *E.dysenterica* (Gram+*E.dysenterica*), a diferença foi observada entre o tratamento monocultura sem N (Mono Gram–N) em comparação aos demais tratamentos ($p<0,05$). Em *M. pubescens* não houve diferença significativa entre os tratamentos para $p<0,05$. Considerando-se $p<0,1$, este diferenciou-se nos tratamentos com adição de N independente da competição, em comparação ao tratamento monocultura sem N (figura 20).

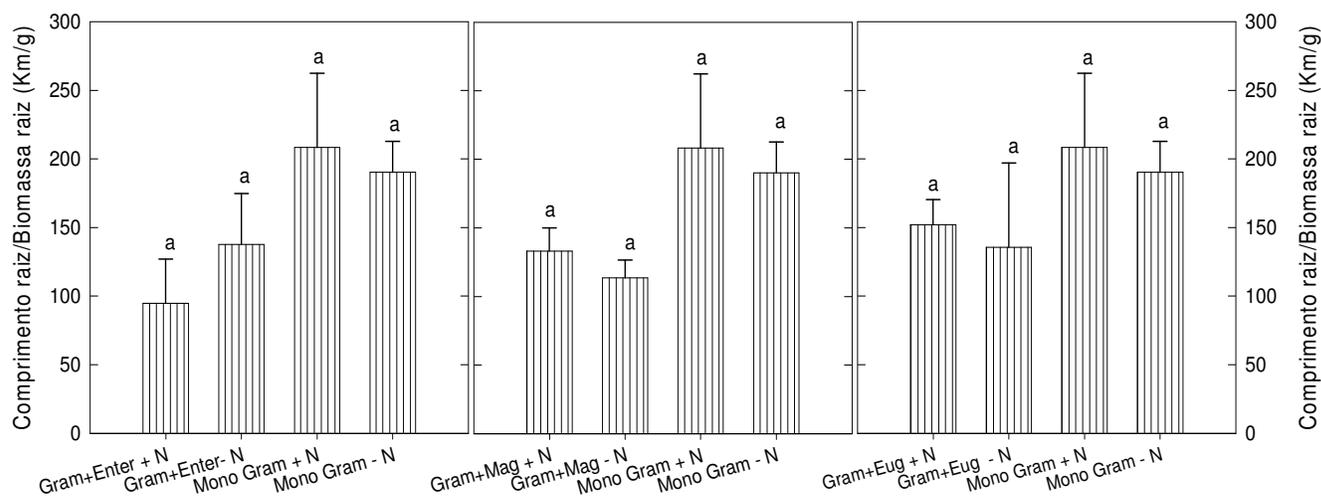


Figura 19. Comprimento e peso seco da biomassa de raiz de gramínea em monocultura (Mono Gram) e em competição com as espécies lenhosas (Gram+ *E. gummiferum*, Gram+ *M. pubescens* e Gram+ *E. dysenterica*). Não houve diferença significativa entre os tratamentos, $p < 0,05$.

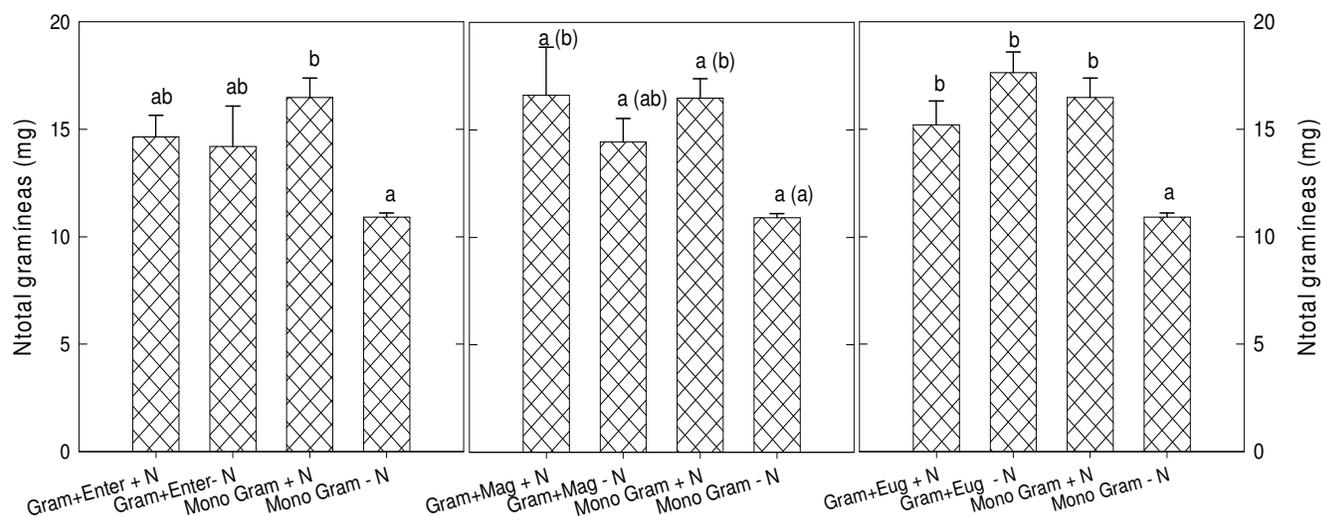


Figura 20. Quantidade de N total em (mg) nas gramíneas, em monocultura (Mono Gram) e em competição com as espécies lenhosas (Gram+*E. gummiferum*, Gram+*M. pubescens* e Gram+*E. dysenterica*). Letras diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos, $p < 0,05$. Letra entre parentes indicam diferença significativa $p < 0,1$.

7-DISCUSSÃO

A disponibilidade de N em solos de cerrado é considerada um fator limitante para o crescimento e desenvolvimento da vegetação, e grande variação nos mecanismos de aquisição e na eficiência do uso deste elemento é esperada entre as espécies (Nardoto et al 2006). Em contraste, em ambientes onde ocorre maior disponibilidade de recursos no solo, a tendência é que a competição acima do solo seja mais intensa e relevante que abaixo, para melhor captação e interceptação da luz (Aerts 1999).

De forma geral, gramíneas são consideradas boas competidoras, e a sua remoção pode aumentar a disponibilidade de recursos para outras espécies (Simmons et al. 2007, Hoffmann et al. 2004). Dentre os grupos funcionais de plantas lenhosas com relação ao uso de N, espera-se que espécies com associações com fixadores de N, sejam menos sensíveis à competição por este nutriente, mesmo ocorrendo junto a gramínea. Embora o conhecimento sobre respostas isoladas de plantas nativas do cerrado à variação de nutrientes (Haridasan 2000, Kozovits et al. 2007), e à competição com outras espécies (Pivello 2008) tenha aumentado, em décadas recentes, a interação entre as diferentes estratégias de uso de N em solos distróficos e aspectos competitivos, entretanto, não é conhecida. E ainda mais desafiadora é a tentativa de se compreender as respostas ecofisiológicas relacionadas à habilidade competitiva da vegetação sob condições de aumento da disponibilidade de N. Neste contexto, e a partir das hipóteses levantadas no presente trabalho, iniciar-se-á a discussão dos resultados.

Hipótese 1: As plântulas de espécies lenhosas são mais eficientes na captura de N que a gramínea, o que será evidenciado pela redução do conteúdo de ^{15}N nos tecidos de gramíneas em competição com as lenhosas em comparação com gramíneas em monocultura, enquanto o conteúdo de ^{15}N nas lenhosas será mantido ou aumentado na presença da gramínea.

Os resultados obtidos não confirmaram tal expectativa, pois, não foram encontradas diferenças significativas na concentração de ^{15}N e na porcentagem de N total nos tecidos vegetais tanto da gramínea quanto das plântulas de lenhosas em monocultura em relação às culturas mistas (Tabelas 3 e 4). À exceção e ao contrário do esperado, nos tratamentos sem adição de N, maior concentração de ^{15}N foi mensurada em raízes de *E. inflexa* crescendo com *E. gummiferum* em comparação com a monocultura.

Valores mais elevados de ^{15}N nas raízes da gramínea na presença da leguminosa *E. gummiferum* podem ser explicados pela atividade de fixação de N dos nódulos. Ao contrário da maior parte das enzimas, o complexo nitrogenase não discrimina contra o isótopo pesado (^{15}N), aumentando o seu conteúdo nos tecidos e solo em relação ao isótopo leve (^{14}N) (Handley and Raven 1992). Entretanto, a porcentagem de ^{15}N nos tecidos da própria leguminosa foi inferior a encontrada nos tecidos da não-leguminosa *E. dysenterica*, o que pode estar relacionado a maior capacidade de absorção das raízes desta última espécie. Em adição, estudos recentes demonstraram que a concentração de ^{15}N foliar em sistemas tropicais pode não diferir entre leguminosas e não leguminosas, embora as primeiras apresentem sempre maior concentração de N total (Nardoto et al. 2008), como também observado no presente trabalho. Outros fatores relacionados às interações bióticas com micorrizas, habilidade de captação de N, disponibilidade de N no solo, proporção de NH_4/NO_3 , temperatura, pluviometria, entre outros, podem gerar grande variação na razão isotópica de tecidos vegetais (Craine et al. 2009). A concentração média de ^{15}N nas amostras de solo que não receberam adição de N foi semelhante aos resultados das análises feitas em solos de cerrado por (Martinelli et al. 2009).

Com relação à ausência de diferenciação na concentração total de N nas plantas em monocultura e em cultura mista, diversos experimentos demonstraram que mesmo sob concentrações limitantes de N, muitas espécies são capazes de manter a concentração de N em seus tecidos praticamente inalterada, mas para isso, reduzem seu crescimento e a biomassa total (Craine et al. 2008). Tal ajuste de crescimento permitiria manter o funcionamento dos tecidos e órgãos dentro da faixa mínima ou ideal, não comprometendo a fisiologia da planta (Wright and Westoby 2000). De fato, foram observadas biomassas aéreas significativamente menores em *E. dysenterica* (e seguindo a mesma tendência, em *E. gummiferum* e *M. pubescens*) sob competição interespecífica. A biomassa radicular foi menor também em *E. dysenterica* (com e sem adição de N) e em *E. gummiferum* (com adição de N) sob competição interespecífica ao final do experimento (Fig. 3). A biomassa aérea de *E. inflexa* também tendeu a ser diminuída sob competição com as plântulas, sendo tal redução significativa na presença de *E. dysenterica* (tratamento+N) (Fig. 4).

A combinação da variação no conteúdo de N e a biomassa dos tecidos resultaram em equiparação dos conteúdos totais de N nas plântulas crescendo em monocultura e em cultura

mista (Fig. 15). O mesmo foi encontrado para *E. inflexa*, exceto no tratamento sem adição de N, em cuja cultura na presença de *E. dysenterica*, observou-se maior conteúdo total de N em relação à monocultura.

Parte da aparente desvantagem em termos de biomassa total das plântulas em competição com a gramínea pode estar relacionada à sua maior demanda por N que *E. inflexa*, como pode ser visto em termos da concentração (Tabelas 3 e 4) e de conteúdo total (Figs. 15 e 20) de N e ^{15}N nas plantas. Gramíneas C_4 possuem normalmente menores concentrações de N devido à menor demanda foliar para construção de Rubisco (Taiz and Zeiger 2004). Apesar de *E. inflexa* (capim flexinha) ser uma espécie C_3 (Klink and Joly 1989, Medina et al. 1999), e requerer uma maior aquisição relativa de nutrientes em comparação com gramíneas C_4 , especialmente invasoras no cerrado, ainda assim possui valores menores de N foliar que outros grupos de plantas (Silva and Haridasan 2007).

Desta forma, manter as exigências nutricionais mínimas dos tecidos da gramínea deve ser uma tarefa “mais fácil” em comparação com plantas com maiores necessidades, principalmente em solos com baixa disponibilidade de N como os cerrado (Luedemann 2001). Tilman (1988) propõe o conceito de R^* para investigar relações competitivas entre espécies de plantas. Tal símbolo representa a quantidade de mínima de determinado recurso para manter a taxa de crescimento da população igual a zero. Segundo o autor, espécies com menores R^* devem ter vantagem competitiva sobre as outras, podendo retirar do ambiente, por exemplo, sua quantidade mínima de N, e desta forma, reduzir o estoque de solo a valores abaixo do mínimo necessário (R^*) para outras espécies. Por outro lado, as plântulas lenhosas conseguiram construir biomassa contendo quantidades de N cerca de duas vezes superiores à da gramínea, isto, associado a um menor comprimento de raízes, pode indicar maior eficiência de captação do N (Kozovits et al. 2005).

Hipótese 2: *O aumento da disponibilidade de N deve favorecer o crescimento das espécies com maiores requerimentos nutricionais ou de crescimento mais rápido.*

De fato, *E. gummiferum*, é a espécie que possui naturalmente maiores concentrações de N total em seus tecidos (Tab. 3), demonstrando ser mais sensível à adição de N, apresentando as maiores taxas de crescimento em altura e diâmetro em resposta ao aumento da disponibilidade

do recurso, quando comparadas àquelas dos tratamentos sem fertilização, tanto em monocultura como em cultura mista (Fig. 6). Entretanto, a competição não afetou a habilidade de absorção das raízes entre as lenhosas (Fig. 15), sendo encontrada praticamente a mesma quantidade de N total nos tecidos por grama de biomassa de raiz das plântulas entre os tratamentos. Os 40% a mais do N total foliar em *E. gummiferum* comparado as outras espécies, pode, em grande parte, ser explicado pela associação simbiótica com as bactérias fixadoras de N₂ atmosférico (Moreira and Siqueira 2006). Outros estudos, entretanto, apontam que embora leguminosas possuam esta fonte atmosférica de N que as colocam em vantagem em relação à espécies não leguminosas, elas também respondem fortemente à variação de N no solo, alterando sua morfologia e taxa de crescimento (Spehn et al. 2002).

Embora a biomassa aérea e radicular de *E. gummiferum* tenha mostrado a mesma tendência de resposta que as taxas de crescimento, um efeito positivo significativo da adição de N foi observado somente na parte aérea de *M. pubescens* em monocultura e em cultura mista, e em *E. dysenterica* na parte aérea em monocultura e cultura mista e radicular em monocultura. Aparentemente, o aumento da disponibilidade de N foi suficiente para elevar a biomassa das plântulas a valores semelhantes aos encontrados na ausência de competição interespecífica (Fig. 3), minimizando ou mesmo contrabalançando os efeitos negativos da competição com *E. inflexa*. Nesta, por sua vez, a adição de N elevou a biomassa aérea apenas em monocultura (Fig. 4). Aerts (1999) verificou que a adição de N pode reverter os efeitos da competição no solo, e alterar a importância relativa da competição por recursos acima e abaixo da superfície do solo. Segundo o autor, em ambientes mais férteis, com adição de N e outros nutrientes, a competição acima do solo (por luz) se tornou mais intensa do que abaixo do solo (por nutrientes). Resultados semelhantes foram encontrados por (Thomsen et al. 2006) trabalhando com gramíneas nativas e exóticas perenes do norte da Califórnia, e por (Cahill 2002), trabalhando com vegetação dos campos na Pensilvânia. Nos dois estudos, as plantas responderam ao aumento da disponibilidade de N, elevando a produção de biomassa aérea, especialmente na ausência de competição.

Respostas das plantas à variações na disponibilidade de recursos devido à competição e/ou adição de N, entretanto, nem sempre são refletidas pela biomassa (Cramer et al. 2007). Como discutido acima, *E. gummiferum* pareceu ser mais sensível à fertilização somente em termos de crescimento do caule, e não de biomassa. Alguns autores (Casper and Jackson 1997,

Grams and Andersen 2007) sugerem que modificações morfológicas de partes da planta, mantendo a mesma biomassa, podem ser, muitas vezes, mais relevantes como estratégia de captação de recursos tanto aéreos como no solo. Dessa forma, considerando a morfologia das raízes, *E. gummiferum* mostrou-se novamente mais afetada pela fertilização que as outras espécies, tendo um aumento do diâmetro médio das raízes (Fig. 10) e, conseqüentemente, uma redução do comprimento total de raízes finas (Fig. 12) em monocultura. Essas respostas não foram significativas sob competição interespecífica.

De fato, os resultados em geral sugerem que em situação de competição por recursos no solo, plantas apresentam estratégias de ajustes alométricos e morfológicos mais relevantes no sistema radicular que na parte aérea, como sugerida na hipótese 3: *Plântulas de espécies lenhosas responderão à adição de N aumentando o crescimento relativo da parte aérea, mas continuarão investindo proporcionalmente mais no sistema radicular que as gramíneas.*

Como discutido anteriormente, *M. pubescens* e *E. dysenterica* apresentaram aumento de biomassa aérea, e *E. gummiferum* apresentou maiores taxas de crescimento do caule em resposta ao aumento da disponibilidade de N, confirmando o esperado pela primeira parte da hipótese. Adicionalmente, as duas espécies não leguminosas, não sofreram modificações na razão raiz:parte aérea em resposta à adição de N (Fig. 3), mantendo investimentos proporcionalmente maiores no sistema radicular que na parte aérea em comparação com *E. inflexa*, e confirmando, assim, o predito na segunda parte da hipótese 3.

Apesar da competição entre as plantas e da adição de N normalmente causarem modificações nas relações alométricas e morfológicas de plantas como demonstrado em diversos trabalhos (Weiner and Thomas 1992, Kubota and Hara 1996, Aerts 1999, Cahill 1999, Rajaniemi et al. 2003, Kozovits et al. 2005, Grams and Andersen 2007, Novoplansky 2009), os resultados encontrados no presente trabalho se resumiram a poucas diferenças significativas entre tratamentos de competição e fertilização. Por exemplo, apesar das tendências, não foram verificados efeitos significativos da adição de N sobre a biomassa radicular ou área superficial de plântulas (Figs. 3 e 11). O período de adição de N neste experimento, seis meses, aparentemente foi insuficiente para que a maioria dos parâmetros avaliados se diferenciasssem significativamente entre as plantas do tratamento controle (-N) e fertilizado (+N). Outros estudos conduzidos por período de tempo mais longo de fertilização nitrogenada, mostraram, efeitos mais evidentes do tratamento sobre a quantidade de nitrogênio

foliar (Aber et al. 1993, Huang et al. 2008), capacidade fotossintética, crescimento e alocação de biomassa (Cordell et al. 2001b, Barger et al. 2002, Simpson 2002), relações hídricas (Bucci et al. 2006), retranslocação interna de N, razão C:N (Kozovits et al. 2007), eficiência do uso de N (Cordell et al. 2001a).

Segundo (Grams and Andersen 2007), em adição à respostas alométricas e morfológicas, muitas vezes plantas precisam ajustar sua fisiologia para garantir maior eficiência na aquisição de recursos ou maior habilidade competitiva. Entretanto, a maneira de se mensurar, a habilidade competitiva em plantas tem sido discutida nos últimos anos (Grams et al. 2002, Kozovits et al. 2005, Novoplansky 2009). Estes autores sugerem parâmetros de eficiência competitiva, relacionados quase sempre à razões de custo/benefício entre os investimentos destinados à construção de órgãos de captura de recursos (folhas e raízes), e aos tecidos que posicionem esses órgãos no espaço (caule, galhos, raízes grossas), e ao ganho de novos recursos através deles. Assim, a hipótese 4 resume essa idéia: *Espécies que conseguirem ocupar o espaço aéreo e subterrâneo com os menores custos relativos de investimento de biomassa serão melhores competidoras por luz, nutrientes e água, e apresentarão maiores valores de crescimento relativo.*

A eficiência na ocupação do espaço aéreo pelas as espécies lenhosas (volume da copa por biomassa investida em caule, ramos e folhas) não se diferenciou significativamente entre os tratamentos de competição e fertilização (Fig. 8). Embora o volume da copa de *M. pubescens* tenha aumentado em resposta à adição de N na presença da gramínea (Fig. 7), o concomitante incremento em biomassa aérea nesse tratamento foi suficiente para compensar o maior volume da copa. Apesar da ausência de significância, em geral, a adição de N tendeu a aumentar a eficiência de ocupação de espaço aéreo em *M. pubescens* e *E. gummiferum*, o que significaria que nestas condições, com o mesmo gasto de carbono, tais plântulas conseguiriam maior superfície fotossinteticamente ativa, com concentrações de N semelhantes as encontradas nos indivíduos não fertilizados, sendo, portanto, mais eficientes. Em concordância com essa tendência, essas duas espécies foram as que responderam à adição de N aumentando suas taxas de crescimento do caule, como discutido anteriormente. Em um trabalho sobre competição entre plântulas de duas espécies lenhosas nativas da Europa Central, Kozovits et al (2005) encontraram que a espécie que nitidamente foi menos competitiva apresentou valores significativamente menores de volume da copa por investimento de biomassa da parte aérea

que a espécie beneficiada pela cultura mista. Outros estudos, como os de (Kubota and Hara 1996, Simpson 2002), também demonstraram tais tendências de aumento de taxas de crescimento sob fertilização nitrogenada. No presente estudo, não foi mensurada a área da “copa” da gramínea.

Considerando-se o ganho de espaço subterrâneo, expresso pelo parâmetro de eficiência de ocupação do solo e determinado pela razão entre o comprimento total e o investimento em biomassa da raiz, não houve diferença significativa entre os tratamentos de competição e fertilização tanto nas plântulas como na gramínea. Os resultados sugerem que, uma vez que os gastos em carbono para se atingir comprimentos totais de raízes não diferiram entre os tratamentos, raízes de *E. inflexa* tenham sido mais eficientes em absorver N total por unidade de massa na presença de *E. dysenterica* e sem fertilização e, ao contrário, menos eficientes, na presença de *E. gummiferum* e com adição de N (Fig. 18). Tal parâmetro de eficiência de aquisição de recursos não foi modificado pela competição ou disponibilidade de N nas plântulas de espécies lenhosas (Fig. 17), como observado em outro estudo de competição entre plântulas de espécies lenhosas (Kozovits et al. 2005). Esses resultados somam-se aos anteriores para demonstrar que espécies com maiores requerimentos de N apresentem maiores vantagens sob competição quanto ao aumento da disponibilidade de N (Galloway et al. 2004), podendo até mesmo, levar à redução da absorção por gramíneas. Estudos de absorção de N em grupos funcionais de plantas têm mostrado que as leguminosas aumentam a disponibilidade de nitrogênio no solo, através da associação simbiótica, para outras plantas (gramíneas e herbáceas) (Spehn et al. 2002).

O sistema radicular das plantas é muito importante para a exploração do solo e absorção de água e nutrientes (Taiz and Zeiger 2004, Hodge 2009). A habilidade de ocupação do espaço subterrâneo do solo depende de diversas características das raízes, incluindo taxa de crescimento relativo, densidade raiz fina, biomassa e área superficial total da raiz (Casper and Jackson 1997, Hodge 2009). As gramíneas apresentaram um comprimento total de raiz cerca de 15 vezes maior em comparação com as lenhosas. Aerts (1999) demonstrou em experimento com arbustos e gramíneas *Molinia caerulea*, que as gramíneas são competidoras superiores, com biomassa de raiz três vezes maior do que os arbustos. Se no lugar de biomassa de raiz, entretanto, a quantidade de N total na planta fosse dividida pelo comprimento total de raízes, as plântulas de lenhosas mostrar-se-iam mais eficientes na captação de N que as gramíneas,

apresentando uma maior quantidade de N em seus tecidos por unidade métrica de raiz construída. Plântulas seriam ainda mais eficientes sob competição com *E. inflexa*, devido aos seus menores comprimentos totais de raízes (Figs. 9 e 12) e valores semelhantes de N total na plântula (Fig. 15).

Esse resultado pode sugerir, mais uma vez, que a mensuração de respostas morfológicas e fisiológicas de plantas possam ser mais relevante para a compreensão das habilidades competitivas em solos mais ou menos distróficos que a observação da biomassa, somente (Casper et al. 1998, Grams and Andersen 2007).

8-CONCLUSÃO

As interações entre as formas de competição acima e abaixo do solo são muito complexas, e essas interações podem afetar o crescimento das plantas. Cada espécie apresenta habilidade competitiva distinta, respondendo de forma diferente a essas interações.

Considerando-se os resultados de biomassa, a gramínea *E. inflexa* pareceu ser uma melhor competidora por recursos minerais que as plântulas de lenhosas, sendo *E. dysenterica* a espécie menos competitiva, sofrendo reduções significativas tanto na biomassa de folhas como em raízes na presença da gramínea. Em contrapartida, *E. gummiferum*, respondeu mais pronta e fortemente à adição de N, demonstrando possível vantagem em situações futuras de aumento da disponibilidade de N via deposição atmosférica.

A plasticidade morfológica sozinha pode não ser suficiente para garantir a aquisição adequada de nutrientes sob condições de competição, sendo muitas vezes, necessários ajustes fisiológicos e ecofisiológicos, inclusive nas taxas de crescimento relativo, para se manter níveis mínimos de N nas folhas (Grams & Andersen 2007). Considerando a manutenção da mais alta concentração de N nos tecidos das plântulas por unidade de massa ou métrica de raiz construída em relação à gramínea, especialmente sob competição, parece claro que as plântulas possuem mecanismos eficientes de aquisição de N do solo, mesmo com menores taxas de crescimento. Sendo assim, a redução do crescimento em determinado momento pode resultar em sobrevivência e permanência no ambiente. De fato, plântulas inseridas na matriz graminosa podem apresentar taxas de crescimento relativo bastante baixas, até que suas copas ultrapassem a zona de sombreamento (Hoffmann et al 2004). Deve-se, entretanto, considerar também que a redução e modificação arquitetônica de estruturas de captação de recursos aéreos (caule, ramos e folhas) e subterrâneos (raízes) podem comprometer, em médio prazo, a competitividade destas plantas (Kozovits et al 2005).

As respostas de biomassa e de morfologia observadas neste estudo indicam ajustes que poderiam levar à exclusão ou à permanência das plântulas no sistema em competição com *E. inflexa* ainda devem ser cuidadosamente analisadas. A adição de N, de fato, tendeu a minimizar o efeito da competição, mesmo sobre a leguminosa, mas deve-se considerar que respostas de plantas à competição e à adição de N devem variar a depender da disponibilidade de outros nutrientes limitantes no solo, especialmente P, e que as gramíneas devem também ter vantagens na captação deste nutriente sobre lenhosas (Craine et al 2008, Kozovits et al 2007).

Os parâmetros de eficiência competitiva aqui analisados refletiram, de modo geral, as semelhanças entre os valores de biomassa e morfologia encontradas entre os tratamentos, mostrando-se bons para a caracterização da competitividade das espécies. Por outro lado, novos parâmetros que levem em conta questões mais funcionais como comprimento de raízes ao invés de biomassa, talvez tragam informações mais mecanísticas sobre as habilidades competitivas de plantas. Novos estudos devem ser realizados, preferencialmente, de duração superior ao do presente trabalho, para que os efeitos da competição e da adição de N sejam percebidos mais nitidamente ao longo das estações de crescimento.

9-REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aber, J. D., A. Magill, M. J. M. Boone, P. Sterdler, and R. Bowden. 1993. Plant and soil responses to chronic nitrogen additions at the harvard forest, Massachusetts. *Ecological Applications* **3(1)**:156-166.
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* **50**:29-37.
- Asman, W. A. H., M. A. Sutton, and J. K. Schørring. 1998. Ammonia: emission, atmospheric transport and deposition. *New Phytologist* **139**:27-48.
- Barger, N. N., C. M. D'Antonio, T. Ghneim, K. Brink, and E. Cuevas. 2002. Nutrient limitation to primary productivity in a secondary savanna in Venezuela. *Biotropica* **34**: 493-501.
- Bobbink, R., M. Hornung, and J. G. M. Roelofs. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* **86**:717-738.
- Bucci, S. J., F. G. Scholz, G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. C. Franco, P. I. Campanello, R. Villalobos-Vega, M. M. C. Bustamante, and F. Miralles-Wilhelm. 2006. Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savanna trees. *Plant, Cell and Environment* **29**:2153-2167.
- Cahill, J. F. J. 1999. Fertilization Effects on Interactions between above- and Belowground Competition in an Old Field. *Ecology* **80(2)**:466-480.
- Cahill, J. F. J. 2002. Interactions between root and shoot competition vary among species. *OIKOS* **99**:101-112.
- Casper, B. B., and R. B. Jackson. 1997. Plant Competition Underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28**:545-570.
- Casper, B. B., J. James F. Cahill, and L. A. Hyatt. 1998. Above-ground competition does not alter biomass allocated to roots in *Abutilon theophrasti*. *New Phytol.* **140**:231-238.
- Cordell, S., G. Goldstein, F. C. Meinzer, and P. M. Vitousek. 2001a. Morphological and physiological adjustment to N and P fertilization in nutrient-limited *Metrosideros polymorpha* canopy trees in Hawaii. *Tree Physiology* **21**:43-50.

- Cordell, S., G. Goldstein, F. C. Meinzer, and P. M. Vitousek. 2001b. Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia* **127**:198-206.
- Craine, J.M., Morrow, C. Stock, W.D. 2008. Nutrient concentration ratios and co-limitation in South African grasslands. *New Phytologist* **179**:829-836.
- Craine, J. M., A. J. Elmore, M. P. M. Aidar, M. Bustamante, T. E. Dawson, E. A. Hobbie, A. Kahmen, M. C. Mack, K. K. McLauchlan, A. Michelsen, G. B. Nardoto, L. H. Pardo, J. Peñuelas, P. B. Reich, E. A. G. Schuur, W. D. Stock, P. H. Templer, R. A. Virginia, J. M. Welker, and I. J. Wright. 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytol.* **183(4)**:980-992.
- Cramer, M. D., S. B. M. Chimphango, A. V. Cauter, M. S. Waldram, and W. J. Bond. 2007. Grass competition induces N₂ fixation in some species of African Acacia. *Journal of Ecology* **95**:1123-1133.
- Fabian, P., M. Kohlpaintner, and R. Rollenbeck. 2005. Biomass Burning in the Amazon-Fertilizer for the Mountaineous Rain Forest in Ecuador. *Environmental Science and Polution Research* **12(5)**:290-296.
- Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C., Green, P., Holland, E., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A. & Vorösmarty, C. 2004. Nitrogen cycles: past and future. *Biogeochemistry* **70**: 153–226.
- Goulding, K. W. T., N. J. Bailey, N. J. Bradbury, P. Hargreaves, M. Howe, D. V. Murphy, P. R. Poulton, and T. W. Willison. 1998. Nitrogen deposition and its contribution to nitrogen cycling and associated soil processes. *New Phytologist* **139**:49-58.
- Grams, T. E. E., A. R. Kozovits, I. M. Reiter, J. B. Winkler, M. Sommerkorn, H. Blaschke, K.-H. Häberle, and R. Matyssek. 2002. Quantifying competitiveness in woody plants. *Plant Biology* **4**:153-158.
- Grams T. E. E., Andersen C.P. 2007. Competition for resources in trees: Physiological versus morphological plasticity. *Progress in Botany* **68**: 356-381.
- Grime, J. P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, Second edition. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

- Handley, L. L., and J. A. Raven. 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant, Cell and Environment* **15**:965-985.
- Haridasan, M. 2000. Nutrição Mineral de Plantas Nativas do Cerrado. *R. Bras. Fisiol.Veg.* **12(1)**:54-64.
- Harmens, H., C. M. Stirling, C. Marshall, and J. F. Farrar. 2000. Is Partitioning of dry weight and Leaf Area within *Dactylis glomerata* affected by N and CO₂ Enrichment? *Annals of Botany* **86**:833-839
- Hipondoka, M. H. T., J. N. Aranibar, C. Chirara, M. Lihavha, and S. A. Macko. 2003. Vertical distribution of grass and tree roots in arid ecosystems of Southern Africa: niche differentiation or competition? *Journal of Arid Environments* **54**:319-325.
- Hoagland, D. R., and D. I. Arnon. 1950. The water culture method for growing plants without soils. Berkeley: California Agricultural Experimental Station:347p.
- Hodge, A. 2009. Root decisions. *Plant, Cell and Environment* **32**:628-640.
- Hoffmann, W. A., B. Orthen, and A. C. Franco. 2004 Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* **140**:252-260.
- Huang, J.-Y., X.-G. Zhu, Z.-Y. Yuan, S.-H. Song, X. Li, and L.-H. Li. 2008. Changes in nitrogen resorption traits of six temperate grassland species along a multi-level N addition gradient. *Plant Soil* (2008) 306: **306**:149-158.
- Klink, C. A., and C. A. Joly. 1989. Identification and distribution of C₃ and C₄ grasses in open and shaded habitats in São Paulo State, Brazil. *Biotropica* **21**:30-34.
- Kozovits, A. R., R. Matyssek, J. B. Winkler, A. Göttlein, H. Blaschke, and T. E. E. Grams. 2005. Above-ground space sequestration determines competitive success in juvenile beech and spruce trees. *New Phytologist* **167**:181-196.
- Kozovits, A. R., M. M. C. Bustamante, C. R. Garofalo, S. Bucci, A. C. Franco, G. Goldstein, and F. C. Meinzer. 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology* **21**:1034-1043.
- Kubota, Y., and T. Hara. 1996. Allometry and competition between saplings of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* in a sub-boreal coniferous forest, northern Japan. *Annals of Botany* **77**:529-537.

- Luedemann, G. 2001. Efeito da adição de nutrientes ao solo pobre plantas rasteiras de um cerrado *stricto sensu*. Dissertação de Mestrado, Departamento de Ecologia - Universidade de Brasília. 52p.
- Martinelli, L. A., J. P. H. B. Ometto, E. S. Ferraz, R. L. Victoria, P. B. d. Camargo, and M. Z. Moreira. 2009. Desvendando Questões Ambientais com Isótopos Estáveis. São Paulo: Oficina de Texto. 144 pp.
- Martinotto, C., R. Paiva, B. R. Santos, F. P. Soares, R. C. Nogueira, and A. N. Silva. 2007. Efeito da Escarificação e Luminosidade na Germinação *in Vitro* de Sementes de Cagateira. Ciênc. agrotec. **31(6)**:1668-1171.
- Matson, P., K. A. Lohse, and S. J. Hall. 2002. The Globalization of Nitrogen Deposition: Consequences for Terrestrial Ecosystems. *Ambio* **31(2)**:113-119.
- Medina, E., L. A. Martinelli, and E. Barbosa. 1999. Natural abundance of ^{13}C in tropical grasses from the INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, herbarium. *Revista Brasileira de Botânica* **22**: :44-51.
- Moreira, F. M. S., and J. O. Siqueira. 2006. Microbiologia e Bioquímica do Solo. 2º ed. atual. ampl. Lavras: UFLA 729 pp.
- Nardoto, G. B., M. P. Souza, and A. C. Franco. 1998 Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e do sombreamento. *Rev. bras. Bot.* **21(3)**.
- Nardoto G.B et al. 2006 Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology* 22:1-11
- Nardoto, G. B., J. P. H. B. Ometto, J. R. Ehleringer, N. Higuchi, M. M. D. Bustamante, and L. A. Martinelli. 2008. Understanding the Influences of Spatial Patterns on N Availability Within the Brazilian Amazon Forest. *Ecosystems* **11**:1234-1246
- Novoplansky, A. 2009. Picking battles wisely: Plant behaviour under competition. *Plant, Cell and Environment* **32**:726-741.
- Peltzer, D. A., and M. Köchy. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* **89**:519-527.
- Pivello, V. R. 2008. Invasões Biológicas no Cerrado Brasileiro: Efeitos da Introdução de Espécies Exóticas sobre a Biodiversidade. *Ecologia.info* 33, disponível em (<http://www.ecologia.info/cerrado.htm>).

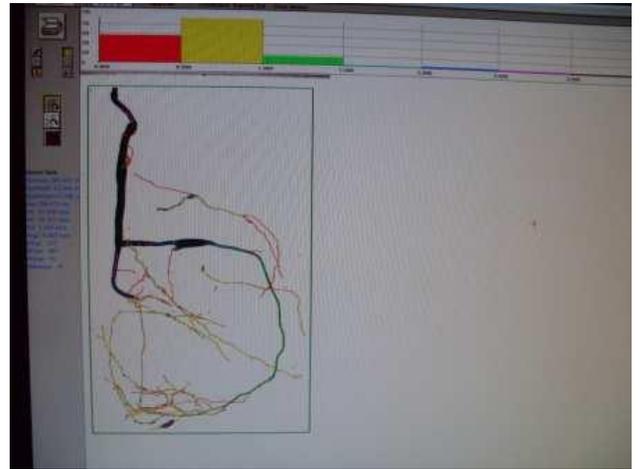
- Rajaniemi, T. K. 2002. Why Does Fertilization Reduce Plant Species Diversity? Testing Three Competition-Based Hypotheses. *The Journal of Ecology* **90**(2):316-324.
- Rajaniemi, T. K., V. J. Allison, and D. E. Goldberg. 2003. Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity. *Journal of Ecology* **91**:407-416.
- Rizzini, C. T. 1970. Efeito Tegumentar na Germinação de *Eugenia dysenterica* DC. (Myrtaceae). *Rev. Bras. Biol.* **30**(3):381-402.
- Salomão, A. N., J. C. Sousa-Silva, A. C. Davide, S. Gonzáles, R. A. A. Torres, M. M. V. S. Wetzel, F. Firetti, and L. S. Caldas. 2003. Germinação de Sementes e Produção de Mudanças de Plantas do Cerrado. Page 96.
- Silva, J. S. O., and M. Haridasan. 2007. Acúmulo de biomassa aérea e concentração de nutrientes em *Melinis minutiflora* P. Beauv. e gramíneas nativas do cerrado. *Revista Brasil. Bot.* **30**:337-344.
- Silva, M. C. J., G. C. Santos, P. E. Nogueira, R. C. B. Munhoz, and A. E. Ramos. 2005. 100 Árvores do Cerrado: guia de campo. , Brasília. pp.278
- Simmons, M. T., S. R. Archer, R. J. Ansley, and W. R. Teague. 2007. Grass effects on tree (*Prosopis glandulosa*) growth in a temperate savanna. *Journal of Arid Environments* **69**:212-227.
- Simpson, P. L. J. 2002. Crescimento e fenologia foliar de espécies lenhosas de uma área de cerrado stricto sensu submetida a fertilização. Tese de mestrado. Universidade de Brasília.
- Spehn, E. M., M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, A. Hector, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, A. Jumpponen, G. O'Donovan, J. S. Pereira, E.-D. Schulze, A. Y. Troumbis, and C. Körner. 2002. The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen. *OIKOS* **98**:205-218.
- Stulen, I., M. Perez-Soba, L. J. D. Kok, and L. V. D. Eerden. 1998. Impact of gaseous nitrogen deposition on plant functioning. *New Phytologist* **139**: 61-70.
- Taiz, L., and E. Zeiger. 2004. *Fisiologia Vegetal*. Editora Artmed, 3ª Edição, 720p.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies ant the dynamics and structure of plant communities*. Princiton University, 360p.
- Tilman, D. 1994. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* **75**(1):2-16.

- Tilman, D., and D. Wedin. 1991. Dynamics of nitrogen competition between successional grass. *Ecology* **72(3)**:1038-1049.
- Thomsen, M. A., J. D. Corbin, and C. M. D'Antonio. 2006. The effect of soil nitrogen on competition between native and exotic perennial grasses from northern coastal California. *Plant Ecology* **186**:23-35.
- Vitousek, P. M., J. D. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger, and D. G. Tilman. 1997. Human Alteration Of The Global Nitrogen Cycle: Sources And Consequences. *Ecological Applications* **7(3)**:737-750.
- Weiner, J., and S. C. Thomas. 1992. Competition and Allometry in Three Species of Annual Plants. *Ecology* **73(2)**:648-656.
- Wilson, J. B. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* **25**:279-296.
- Wright, I. J., and M. Westoby. 2000. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* **14**:97-107.
- Zak, D. R., K. S. Pregitzer, P. S. Curtis, C. S. Vogel, W. E. Holmes, and J. Lussenhop. 2000. Atmospheric CO₂, soil-n availability, and allocation of biomass and nitrogen by *populus tremuloides*. *Ecological Applications* **10(1)**:34-46.

10-ANEXOS



1- Raiz de *M. pubescens* em placa de acrílico com água para ser escaneada.



3- Análise da imagem da raiz pelo Programa WinRhizo 2008a.



2- Scanner para leitura da imagem da raiz.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)