

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE
ANDROPOGON LATERALIS NEES SUBSP. LATERALIS
(CAPIM-CANINHA):
VARIAÇÃO ECOTÍPICA OU PLASTICIDADE FENOTÍPICA?**

CLAUDIA BELTRAME PORTO

PORTO ALEGRE, SETEMBRO DE 2004.

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE ANDROPOGON LATERALIS NEES
SUBSP. LATERALIS (CAPIM-CANINHA):
VARIAÇÃO ECOTÍPICA OU PLASTICIDADE FENOTÍPICA?

Claudia Beltrame Porto
Bióloga – UFSM

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia, área de concentração em Ecofisiologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Luís Mauro Gonçalves Rosa

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Fábio Rubio Scarano – UFRJ

Profa. Dra. Lúcia Rebello Dillenburg – UFRGS

Prof. Dr. Valério De Patta Pillar – UFRGS

Porto Alegre, Setembro de 2004.

“Uma rápida e discreta perda da tropicalidade, sobretudo no que diz respeito às temperaturas médias, é a principal característica física do Brasil Meridional. Trata-se de uma condicionante climática que tornou possível a ampla e contínua instalação de um domínio de natureza extratropical, constituído por araucárias emergentes acima do dossel de matilhas subtropicais. O mato é baixo e relativamente descontínuo, com pinhais altos, esguios e imponentes – um tanto exóticos e homogêneos – em face da biodiversidade marcante dos sub-bosques regionais. De vez em quando, de permeio à altamente predada região das araucárias, surgem pequenos mosaicos de campos entremeados por bosquetes de pinhais, que oferecem uma das mais lindas paisagens do território brasileiro. Um cenário de marcante originalidade ecológica, que se distancia igualmente da retorcida e monótona paisagem dos cerrados centrais ou das grandes matas que outrora dominavam as terras do Brasil de Sudeste, estendendo-se por toda a fachada tropical-atlântica do país.”

AZIZ NACIB AB’SÁBER, 2003, p. 101.

*Dedicado a
Daniel e Maria Eduarda.*

AGRADECIMENTOS

Ao fim de mais uma importante etapa em minha formação, posso concluir que, além de crescimento profissional, as experiências vivenciadas durante o curso de mestrado me proporcionaram também um significativo crescimento pessoal. É com carinho que gostaria de agradecer a todas as pessoas que de uma maneira ou de outra participaram desse “processo de evolução”:

Ao meu orientador, Prof. Luís Mauro Rosa, pela oportunidade de trabalho, que me levou a conhecer e a admirar os Campos Sulinos e o mundo das gramíneas.

As minhas queridas bolsistas e amigas Ana Paula Moreira, Gabriela Asmus e Priscila Ferreira, que me acompanharam domingos e feriados, com chuva ou sol, no frio de São José dos Ausentes ou nos 49° C da casa de vegetação. Obrigada pela amizade, constante estímulo e dedicação.

Ao Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia (DPFA) da Faculdade de Agronomia, pela acolhida e pelo empréstimo de todos os equipamentos.

Ao querido Professor Miguel Dall'Agnoll, por seu interesse pelo projeto, pela indispensável ajuda em todas etapas do trabalho, pelo apoio financeiro, pelas valiosas dicas e pelo exemplo de profissionalismo.

Aos queridos amigos, Armando Martins e Gustavo Rabaioli, pelo companheirismo, incentivo, dicas importantes e pela ajuda com o trabalho pesado. Serei eternamente grata!

Ao Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia, pela cedência do espaço na casa de vegetação e ao Seu Zé, funcionário da casa, sempre gentil e disponível.

Ao Seu Elci, funcionário dedicado do DPFA, por toda inestimável ajuda, bom humor e pelas divertidas caronas de trator.

Ao Prof. Aino Jacques, pela amizade, pela viagem a São José dos Ausentes e por sempre estar disposto a “dar uma olhada” nas plantinhas.

As Profas. Lúcia Dillenburg e Ilsi Boldrini, pela gentileza ao atenderem os meus mais diversos pedidos de ajuda no decorrer do trabalho.

Ao querido Prof. Paulo Oliveira, pela sabedoria, experiência e pelas palavras certas no momento certo.

Ao Prof. Valério Pillar, pela confiança e “adoção” no Laboratório de Ecologia Quantitativa.

Aos colegas do ECOQUA e aos seus “aquereciados” pelo fraterno ambiente de trabalho.

A “companheira” Carolina Blanco, amiga de todas as horas, a “menina do dedo verde”. Foi a tua mão boa que fez as plantas finalmente crescerem.

Aos amigos Rafael Machado, Ênio Sosinski e Juliano Oliveira, pela amizade, companheirismo, bons conselhos, pela importantíssima assessoria em informática e análise estatística.

Ao Prof. Renato Medeiros, pelo empréstimo do medidor de clorofila.

Ao colega Mário Garbin pela inestimável ajuda no preparo das soluções e abastecimento dos tanques com nitrogênio.

Aos Srs. Antônio Lopes e família, Francisco Salib e família, Chico e Nilda (Fazenda Potreirinhos), pela hospitalidade em São José dos Ausentes.

Ao motorista Marcelo Saraiva, pela ótima companhia de viagem.

A Daniela Castiglioni (Lab. Carcinologia/ UFRGS), pela divisão das despesas de campo.

A UFRGS e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pela oportunidade e pelo privilégio de formação na universidade pública.

A CAPES, pelas bolsas de estudo concedidas no mestrado e graduação, que possibilitaram minha formação.

A Comissão examinadora, pelas contribuições ao trabalho.

Aos colegas do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pelos bons momentos e inesquecível convivência. Ao colega Patrick Colombo pela ajuda em campo.

Aos Profs. Carla Kotzian e Luiz Alexandre Schuch, orientadores de graduação na querida UFSM, pelo incentivo e estímulo à pesquisa.

As amigas Cláudia Fogaça e Ana Franco, minhas anfitriãs na UFRGS, por todo apoio no início do curso.

A Raquel Lüdtke, pela amizade e companheirismo no início da caminhada.

Aos meus familiares e a família Pellegrini, pelo apoio, interesse, incentivo e torcida. Ao primo Anderson, pelo carinho dedicado.

A família Marques, especialmente a tia Anna, pelo amor e carinho com que me recebeu em sua casa, e a Juliana, pelo companheirismo, amizade e incentivo.

Aos tios Guto e Regina, sempre atenciosos e dispostos a ajudar.

Aos meus lindos e dedicados pais, Nilson e Gilda, e ao meu companheiro e grande amigo Daniel, pela confiança, pelo amor e apoio incondicionais.

A Maria Eduarda, minha amada afilhadinha, por despertar em mim os melhores sentimentos e me tornar uma pessoa melhor.

A todos que de uma maneira ou de outra contribuíram para a realização deste trabalho.

Ao meu anjo da guarda, que me ouviu e atendeu inúmeras vezes.

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE ANDROPOGON LATERALIS NEES SUBSP. LATERALIS (CAPIM-CANINHA): VARIAÇÃO ECOTÍPICA OU PLASTICIDADE FENOTÍPICA?

Autora: Claudia Beltrame Porto

Orientador: Luís Mauro Gonçalves Rosa

RESUMO

Plasticidade fenotípica é a capacidade de um organismo alterar sua fisiologia e/ou morfologia em decorrência de suas interações com o meio, podendo resultar em uma maior tolerância às modificações ambientais. Tendo em vista que a seleção natural age sobre o fenótipo, a plasticidade fenotípica se caracteriza como um importante mecanismo gerador de variabilidade populacional. Em populações com grande potencial plástico pode ocorrer a formação de ecótipos, gerando populações geneticamente adaptadas às condições do seu local de origem. Este estudo teve como objetivo principal verificar a ocorrência de variações fenotípicas e a formação de ecótipos em duas populações de *Andropogon lateralis* subsp. *lateralis* do Rio Grande do Sul, provenientes de duas regiões fisiográficas, Depressão Central e Campos de Cima da Serra. As plantas foram cultivadas em casa de vegetação e avaliadas quanto a seus padrões de respostas fisiológicas, morfológicas e fenológicas a três níveis de adubação nitrogenada e a dois regimes hídricos. As populações apresentaram o mesmo padrão de resposta fotossintética, mas mostraram diferentes respostas quanto a atributos morfológicos, demonstrando diferenças em sua habilidade de responder às influências ambientais. Observou-se também uma assincronia temporal na floração das populações das duas regiões. Os resultados obtidos indicam a formação de ecótipos morfológicos para a espécie e a importância da variabilidade genética nos processos adaptativos e evolutivos nas regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul.

ECOPHYSIOLOGICAL RESPONSES OF ANDROPOGON LATERALIS NEES SUBSP. LATERALIS (CANINHA GRASS): ECOTYPIC VARIATION OR PHENOTYPIC PLASTICITY?

Author: Claudia Beltrame Porto

Advisor: Luís Mauro Gonçalves Rosa

ABSTRACT

Phenotypic plasticity is the capacity of an organism to modify its physiology and/or morphology as the result of interaction with the environment, which may result in an enhanced tolerance to environmental variation. Phenotypic plasticity generates populational variability, since natural selection acts on the phenotype. Ecotypes may appear among populations with significant plastic potential, which will then generate populations genetically adapted to the conditions of their habitats. The main aim of the present study was to verify the occurrence of phenotypic variations and the formation of ecotypes in two populations of *Andropogon lateralis* subsp. *lateralis* in Rio Grande do Sul, originating from two physiographic regions – the Depressão Central and Campos de Cima da Serra. The plants were grown in greenhouses and evaluated from the point of view of their physiological, morphological and phenological responses, first at three levels of nitrogen availability and second, under two sets of water availability conditions. The populations presented the same standard of photosynthetic response, but gave different responses regarding morphological attributes, thereby demonstrating differences in their ability to respond to environmental influences. Asynchronism of the flowering period was also noted in the populations from the two regions. The results obtained indicate the formation of morphological ecotypes with regard to the species and underline the importance of phenotypic plasticity in the adaptive and evolutive processes in the physiographic regions of Rio Grande do Sul.

SUMÁRIO

1. Marco Teórico	1
1.1 Os Campos Sulinos.....	1
1.2 Caracterização e Importância da Espécie em estudo.....	3
1.3 Plasticidade Fenotípica e Variação Ecotípica.....	5
1.4 Justificativa e Objetivos do Estudo	8
2. Respostas fisiológicas e morfológicas de duas populações de <i>Andropogon lateralis</i> Nees subsp. <i>lateralis</i> a três níveis de disponibilidade de nitrogênio no solo	10
2.1 Introdução.....	10
2.2 Material e Métodos.....	12
2.2.1 Descrição das regiões de origem das populações.....	12
2.2.2 Coleta e Plantio das Mudanças	14
2.2.3 Condições de cultivo	15
2.2.4 Conteúdo Gravimétrico de Água no Solo (θ_m) na Capacidade de Vaso	15
2.2.5 Delineamento Experimental e Tratamentos	16
2.2.6 Avaliação das Plantas	17
2.3 Resultados.....	25
2.3.1 Dados Fisiológicos	25
2.3.2 Dados Morfológicos	29
2.4 Discussão.....	39
3. Respostas morfológicas e fotossintéticas de duas populações de <i>Andropogon lateralis</i> Nees subsp. <i>lateralis</i> em função da disponibilidade de água no solo.....	43
3.1 Introdução.....	43
3.2 Material e Métodos.....	45
3.2.1 Coleta e Plantio das Mudanças	45
3.2.2 Condições de cultivo	45
3.2.3 Conteúdo Gravimétrico de Água no Solo (θ_m) na Capacidade de Vaso	46
3.2.4 Delineamento Experimental e Tratamentos	47
3.2.5 Avaliação das Plantas	47
3.2.6 Análise estatística dos dados	51
3.3 Resultados.....	51
3.3.1 Dados Fisiológicos	51
3.3.2 Dados Morfológicos	55
3.4 Discussão.....	64
4. Conclusões gerais	67
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa de distribuição do <i>Andropogon lateralis</i> subsp. <i>lateralis</i> nas regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul	3
Figura 2: Mapa das regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul	12
Figura 3: Aspecto geral de <i>Andropogon lateralis</i> Nees subsp. <i>lateralis</i>	17
Figura 4: Estágios fenológicos observados nos ramos floríferos de <i>Andropogon lateralis</i> Nees subsp. <i>lateralis</i>	18
Figura 5: Teores de clorofila encontrados para as duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada.....	27
Figura 6: Comparação dos atributos morfológicos de duas populações de <i>Andropogon lateralis</i> submetidas ao tratamento com adição de 10 mmolar de NH_4NO_3	31
Figura 7: Área foliar encontrada para as duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada	31
Figura 8: Massa seca da parte aérea encontrada para as duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada.....	32
Figura 9: Número de colmos principais encontrados para as duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada	32
Figura 10: Número de ramos floríferos encontrados para as duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada	34
Figura 11: Dendrograma da análise de agrupamento das 38 unidades amostrais submetidas aos tratamentos e descritas pelas quatro variáveis morfológicas	35
Figura 12: Diagrama de ordenação das 38 unidades amostrais submetidas aos tratamentos e descritas pelas quatro variáveis morfológicas	35
Figura 13: Dendrograma da análise de agrupamento das 38 unidades amostrais submetidas aos tratamentos e descritas pelos três estágios fenológicos.....	38
Figura 14: Relação entre o potencial hídrico e a taxa fotossintética nos indivíduos das populações de <i>A. lateralis</i>	54
Figura 15: Área foliar encontrada para as duas populações de <i>A. lateralis</i>	56
Figura 16: Massa seca da parte aérea encontrada para as duas populações de <i>A. lateralis</i> .	56
Figura 17: Número de colmos principais encontrados para as duas populações de <i>A. lateralis</i>	57
Figura 18: Número de ramos floríferos encontrados para as duas populações de <i>A. lateralis</i>	57
Figura 19: Dendrograma da análise de agrupamento das 35 unidades amostrais descritas pelas quatro variáveis morfológicas	59
Figura 20: Diagrama de ordenação das 35 unidades amostrais descritas pelas quatro variáveis morfológicas.....	60
Figura 21: Comparação dos atributos morfológicos de duas populações de <i>Andropogon lateralis</i> submetidas a dois regimes hídricos	61
Figura 22: Dendrograma da análise de agrupamento das 35 unidades amostrais descritas pelos três estágios fenológicos	63

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Parâmetros fotossintéticos obtidos com a aplicação dos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada nas duas populações de <i>Andropogon lateralis</i> subsp. <i>lateralis</i>	26
Tabela 2: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando as respostas das duas populações de <i>A. lateralis</i> aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada, para cada variável fisiológica	26
Tabela 3: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando os teores de clorofila encontrados para as duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada.....	28
Tabela 4: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando o padrão de floração das duas populações de <i>A. lateralis</i> em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada, considerando cada estágio fenológico.....	37
Tabela 5: Parâmetros fotossintéticos obtidos para as duas populações de <i>A. lateralis</i> submetidas a dois regimes hídricos	52
Tabela 6: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando as respostas fotossintéticas das duas populações de <i>A. lateralis</i> submetidas a dois regimes hídricos	53
Tabela 7: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando o padrão de floração das duas populações de <i>A. lateralis</i> cultivadas em casa de vegetação, considerando cada estágio fenológico	62

LISTA DE APÊNDICES

Apêndice 1: Tabela de mortalidade dos indivíduos de <i>Andropogon lateralis</i> para o experimento do capítulo 2	77
Apêndice 2: Tabela de mortalidade dos indivíduos de <i>Andropogon lateralis</i> para o experimento do capítulo 3.	77
Apêndice 3: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando as respostas das duas populações de <i>Andropogon lateralis</i> aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada para cada uma das quatro variáveis morfológicas.	78
Apêndice 4: Resultados das análises de ordenação e agrupamento de unidades amostrais descritas pelas quatro variáveis morfológicas em resposta aos diferentes tratamentos com adubação nitrogenada	79
Apêndice 5: Tabela de dados morfológicos brutos obtidos no experimento do capítulo 2..	80
Apêndice 6: Tabela de dados fisiológicos brutos obtidos no experimento do capítulo 2 ...	81
Apêndice 7: Tabela de dados fisiológicos brutos obtidos no experimento do capítulo 3..	82
Apêndice 8: Tabela de dados morfológicos brutos obtidos no experimento do capítulo 3.	83
Apêndice 9: Resultados das análises de ordenação e agrupamento de unidades amostrais descritas pelas quatro variáveis morfológicas.	84
Apêndice 10: Cronograma do tratamento de restrição hídrica aplicado as plantas a partir do 191° dia de experimento.....	84
Apêndice 11: Análise química das amostras de solo coletadas junto as raízes dos espécimes das duas populações e das amostras das misturas de solo utilizadas nos experimentos.. ...	85

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

θ_m	Conteúdo Gravimétrico de Água no Solo
CV	Capacidade de Vaso
m_{cv}	Massa de Solo na Capacidade de Vaso
m_s	Massa de Solo Seco
E0	População Eldorado, sem adição de NH_4NO_3
E1	População Eldorado, com adição de 1 mmolar de NH_4NO_3
E2	População Eldorado, com adição de 10 mmolar de NH_4NO_3
S0	População São José, sem adição de NH_4NO_3
S1	População São José, com adição de 1 mmolar de NH_4NO_3
S2	População São José, com adição de 10 mmolar de NH_4NO_3
EH	População Eldorado, Plantas Hidratadas
EE	População Eldorado, Plantas Estressadas
SH	População São José, Plantas Hidratadas
SE	População São José, Plantas Estressadas
Ψ_f	Potencial Hídrico Foliar
CP	Número de Colmos Principais
RF	Número de Ramos Floríferos
AF	Área Foliar
MS	Massa Seca da Parte Aérea
A_{CO_2}	Taxa Fotossintética
A_{max}	Capacidade Fotossintética
L	Limitação Estomática
$A_{max E}$	Capacidade Fotossintética Máxima Estimada
$EC E$	Eficiência de Carboxilação Estimada
$CO_2 E$	Ponto de Compensação de CO_2 Estimado
UA	Unidade Amostral

1. Marco Teórico

1.1 Os Campos Sulinos

O Estado do Rio Grande do Sul apresenta ecossistemas heterogêneos, devido ao grande número de tipos de solos e à variação de altitude e clima, refletindo-se na diversidade da composição florística das diferentes comunidades vegetais. Devido a essa grande diversidade, os campos do Estado são classificados pelos diferentes autores ora como estepes, ora como savanas, savanas-estépicas ou pradarias. Na ausência de um embasamento mais sólido e devido à falta de consenso, segundo MARCHIORI (2002), é preferível a denominação de campos, adotada por LINDMAN (1906) em seu estudo clássico sobre a vegetação sul-rio-grandense.

As formações campestres do Rio Grande do Sul ocupam aproximadamente 10,5 milhões de hectares da área do Estado, o que corresponde a 37% de sua superfície total. Mesmo com uma fisionomia aparentemente homogênea, o bioma Campos Sulinos caracteriza-se pela grande riqueza de espécies herbáceas e várias tipologias campestres, compondo em algumas regiões ambientes integrados com a Floresta com Araucária (BOLDRINI, 1997; OLIVEIRA, 2003).

Os Campos do sul do Brasil, ainda pouco conhecidos em relação às suas riquezas biológicas, apresentam também fauna bastante diversa, onde muitas espécies dependem tanto dos recursos oferecidos pelos Campos quanto dos recursos da Floresta Atlântica. No trabalho Avaliação e Identificação de Áreas e Ações Prioritárias para a conservação, do Ministério do Meio Ambiente, foram identificadas, nos Campos Sulinos, áreas de Alta, Muito Alta e Extrema importância biológica para conservação de vegetação, invertebrados, peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos (MMA, 2002).

A interferência do homem, de maneira mais acentuada a partir do final do século XIX, com a extração de madeira das florestas e uso do fogo para a implantação da

agricultura, e através da pecuária, com a introdução de animais exóticos como o gado bovino, equino e ovino, modificou a estrutura da paisagem deste bioma, alterando consideravelmente seus limites e composição florística. Desde então, houve uma substituição acentuada de espécies cespitosas altas por outras prostradas, mais adaptadas às condições de estresse como fogo e pastejo (ARAÚJO, 1971).

Atualmente, além dos efeitos diretos da agricultura e da pecuária, as formações campestres vêm sofrendo alterações significativas, com processos de arenização¹ no Sudoeste do estado (TRINDADE, 2003), com a introdução crescente de espécies exóticas, forrageiras ou não, como plantios de *Pinus* spp. nos Campos de Cima da Serra (BOLDRINI, 1997), e a rápida dispersão do capim-annoni (*Eragrostis plana* Nees) por toda região sul.

Mesmo apresentando grande importância econômica para a pecuária de vários países do Mercosul, somente há pouco mais de 20 anos observa-se um interesse crescente por parte de pesquisadores e produtores, pelo maior conhecimento das pastagens naturais, devido à sua revalorização, tanto em termos produtivos como ecológicos. A necessidade de conciliar os interesses agropecuários, ambientais e de conservação da natureza, tem determinado o aumento das pesquisas em campos naturais.

A conservação dos Campos Sulinos enfrenta grandes desafios, visto que apresenta alto índice de biodiversidade e de espécies endêmicas, e encontra-se em situação crítica de alteração da sua composição natural. A proteção desse bioma é necessária e urgente, dependendo assim, de ações e esforços integrados de estudantes, pesquisadores, produtores rurais e da sociedade em geral.

¹ Arenização - Processos erosivos de origem hídrica e/ou eólica agindo sobre substratos areníticos inconsolidados, no Sudoeste do Rio Grande do Sul, que levam a progressiva degradação conjunta de extensões de vegetação campestre e solo. Os processos erosivos, ao remobilizarem depósitos areníticos inconsolidados, criam áreas mais ou menos extensas de areia sem cobertura vegetal (TRINDADE, 2003).

1.2 Caracterização e Importância da Espécie em estudo

Vários levantamentos da composição botânica dos Campos Sulinos apontam o *Andropogon lateralis* subsp. *lateralis* como um componente de grande expressão. Segundo ARAÚJO (1971), esta é uma das espécies mais comuns no Estado e se destaca devido a sua ampla distribuição, ocorrendo em todas as regiões do Rio Grande do Sul (HERVÉ & VALLS, 1980; ZANIN, 2001) (Figura 1).



Figura 1: Mapa de distribuição do *Andropogon lateralis* subsp. *lateralis*, indicado por pontos, nas regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul. Adaptado de HERVÉ & VALLS (1980).

O gênero *Andropogon* pertence à subfamília Panicoideae, sendo um dos gêneros mais representativos da tribo Andropogoneae. Esta tribo é uma das maiores da família Poaceae, com 85 gêneros e 960 espécies, com ampla distribuição nas regiões tropicais e subtropicais do planeta. No Brasil, as Andropogoneae compreendem 10% do total de espécies da família e ocorrem em todas as regiões, sendo as espécies, em sua maior parte, perenes e de hábito cespitoso, destacando-se especialmente por suas inflorescências plumosas (ZANIN, 2001).

A. lateralis é popularmente conhecido no Rio Grande do Sul e em Santa Catarina como capim-caninha, mas de acordo com a região também é referido como capim-taquara ou capim-taquari, fura-bucho e ponta-de-lança (ARAÚJO, 1971; BACKES & NARDINO, 1999). Nos demais países da América do Sul é conhecido como “paja colorada” ou “pasto colorado” (BURKART, 1969). Apresenta ciclo estival, com florescimento tanto na primavera (outubro) como no verão-outono (até abril) (ZANIN, 2001; BOLDRINI, 1993).

HERVÉ & VALLS (1980) destacam a ocorrência de *A. lateralis* preferencialmente em áreas úmidas, como campos baixos da Depressão Central ou campos altos, mas com alta precipitação, nos Campos de Cima da Serra e em áreas inundáveis na região da Campanha. ZANIN (2001) observa a ocorrência dessa espécie em ambientes variados, incluindo solos secos, arenosos ou pedregosos, ressaltando, no entanto, ser mais comum em ambientes turfosos, margens de cursos d’água e baixadas úmidas dos terrenos.

Andropogon lateralis subsp. *lateralis* apresenta praticamente as mesmas características ecológicas da subespécie *cryptopus*, porém esta última ocorre em habitats semelhantes dos campos cerrados da região Centro-Oeste do Brasil, sendo mais comum no Distrito Federal, Goiás e Mato Grosso, tendo seu limite meridional em campos de altitude do estado de São Paulo. As subespécies diferem também quanto ao número de ramos floríferos por unidade de inflorescência, sendo na subespécie *cryptopus* mais numerosos.

Do ponto de vista fisiológico, o gênero apresenta-se bastante homogêneo. Todas as espécies apresentam metabolismo do tipo C₄, subtipo NADP-ME clássico (SAGE, 2004).

1.3 Plasticidade Fenotípica e Variação Ecotípica

As variações morfo-fisiológicas que ocorrem em diversas espécies de seres vivos podem ser decorrentes tanto de propriedades genéticas da população, quanto da influência do ambiente na expressão de seus genótipos. O efeito fenotípico provocado pela interação entre o ambiente e o genótipo é conhecido como plasticidade fenotípica.

Plasticidade fenotípica é, portanto, a habilidade de um organismo alterar sua fisiologia e/ou morfologia em resposta a diferentes condições ambientais, sem que seu genótipo seja alterado (KUIPER & KUIPER, 1988; FUZETO & LOMÔNACO, 2000; SULTAN, 2000). É esta característica que permite que indivíduos geneticamente iguais apresentem fenótipos tão diferentes (CALLAWAY, 2003).

Conforme LARCHER (2000), em qualquer ambiente em que plantas cresçam, estarão sempre sujeitas às condições de múltiplos estresses, os quais poderão limitar seu desenvolvimento e suas chances de sobrevivência. Por esse motivo, a plasticidade fenotípica é considerada o mecanismo de aclimação mais importante que as plantas possuem para responder a alterações no seu ambiente em curto prazo, uma vez que são destituídas dos complexos mecanismos de movimentação e de comportamento peculiares dos animais (KUIPER & KUIPER, 1988). TAIZ & ZEIGER (2004) salientam a importância da distinção dos termos aclimação e adaptação, visto que a adaptação se refere a um nível de resistência geneticamente determinado, adquirido por um processo de seleção durante muitas gerações. Ao contrário da adaptação, a aclimação consiste em uma mudança reversível na morfologia e/ou fisiologia de um organismo em resposta a uma mudança ambiental.

As respostas plásticas às variações ambientais eram até pouco tempo negligenciadas dentro da fisiologia vegetal (KUIPER & KUIPER, 1988), mas nos últimos 20 anos têm despertado interesse em pesquisadores de várias áreas, com trabalhos sendo desenvolvidos quanto à plasticidade fenotípica de algas, invertebrados marinhos, insetos, peixes, anfíbios, répteis e grandes mamíferos (SULTAN, 2000). Atualmente, reconhece-se que a plasticidade fenotípica é expressa continuamente em todas as plantas e na maioria das vezes é parte integrante dos mecanismos pelo qual as plantas sobrevivem, capturam recursos, repelem herbívoros e patógenos e deixam descendentes (GRIME & MACKAY, 2002).

Em plantas, a plasticidade fenotípica pode ser expressa no crescimento em altura, na anatomia e morfologia das estruturas vegetativas e reprodutivas, na alocação absoluta e relativa de biomassa, na taxa fotossintética e fenologia (FUZETO & LOMÔNACO, 2000). A plasticidade fenotípica pode ser considerada um mecanismo gerador de variabilidade fenotípica e, uma vez que a seleção natural age sobre fenótipos, cria oportunidades para que mudanças genéticas ocorram. Além disto, se as divergências fenotípicas geradas entre populações forem mantidas, poderão surgir novas subespécies, raças ou ecótipos (THOMPSON, 1991; SULTAN, 2000; CARDOSO & LOMÔNACO, 2003).

Ecótipos são genótipos distintos (ou populações) dentro de uma espécie, geralmente de grande distribuição geográfica, que possuem graus ótimos e limites de tolerância resultantes das adaptações às condições locais, com capacidade de cruzar com outros ecótipos da mesma espécie (ODUM, 1972; HUFFORD & MAZER, 2003). Segundo DAEHLER *et al* (1999), ecótipos são subpopulações caracterizadas por bases geneticamente diferentes na morfologia, fisiologia ou história de vida em comparação com outras populações da mesma espécie, sendo estas diferenças genéticas geralmente atribuídas à seleção natural em diferentes ambientes.

Um ecótipo pode ser definido pelos padrões de respostas morfológicas e/ou fisiológicas que contrastam entre ambientes distintos. A metodologia mais utilizada para estudar a ocorrência de variação ecotípica em uma espécie são os “experimentos de jardins comuns”. Coleta-se sementes ou mudas de plantas de mesma espécie que vivem em ambientes distintos e estas são cultivadas lado a lado, em jardins comuns, sob condições idênticas. O crescimento das plantas e seus padrões de desenvolvimento são acompanhados e comparados.

Uma vez formados, os ecótipos podem evoluir, aumentando suas divergências, num processo que culminaria com o evento da especiação². A diferenciação ecotípica é comum dentro de espécies de plantas e tem sido relatada entre subpopulações separadas por distâncias de poucos metros. Já foram constatadas ocorrências de ecótipos em muitas espécies, incluindo gramíneas, muitos altamente adaptados às diferentes condições ambientais (DAEHLER *et al*, 1999; RAVEN, 2001; VOLIS *et al*, 2002).

A caracterização de ecótipos ou verificação de potencialidades para sua formação gera importantes subsídios para maximizar a preservação da variabilidade genética das comunidades vegetais nativas. Perda de parte da variabilidade genética de uma população pode ocorrer, caso áreas delimitadas sejam inferiores ao mínimo necessário para a manutenção dos ecótipos (FUZETO & LOMÔNACO, 2000). A preservação de comunidades nativas deve incluir sua conservação e restauração, mas atenção especial deve ser dedicada às translocações de espécies. Respostas plásticas a variações nos fatores abióticos, à herbivoria e à presença de vizinhos têm importantes conseqüências competitivas, além de conseqüências inesperadas que podem afetar as interações das plantas e prejudicar sua persistência nas comunidades (CALLAWAY, 2003; HUFFORD & MAZER, 2003).

² A especiação simpátrica é definida como sendo a formação de uma nova espécie por meio de mecanismos de isolamento dentro das áreas de dispersão de um deme, por seleção disruptiva (FUZETO & LOMÔNACO, 2000).

1.4 Justificativa e Objetivos do Estudo

Mesmo ainda sendo uma espécie dominante, é provável que a intensificação da exploração pecuária no Estado tenha diminuído a densidade e a altura do *Andropogon lateralis* nas pastagens naturais e que esta espécie venha perdendo espaço para espécies prostradas, mais adaptadas às condições de estresse como fogo e pastejo (ARAÚJO, 1971), além da crescente introdução de espécies forrageiras exóticas. HERVÉ & VALLS (1980) apontam algumas características do capim-caninha, como a resistência a geadas, rusticidade e rápida dispersão. A espécie é apreciada pelo gado somente quando jovem, o que a classifica como uma espécie de pobre valor forrageiro, característica indesejada na atividade pecuária. Em pastagens dominadas por espécies cespitosas, tolerantes à queima e com grande acumulação de biomassa, o fogo tem sido utilizado como um instrumento útil de controle das espécies indesejáveis presentes, para com isso melhorar a qualidade da dieta e aumentar a produtividade animal. Conforme PIZZIO *et al* (1997) citados por HERINGER & JACQUES (2002), em pastagem dominada por *A. lateralis* na Argentina, os ganhos anuais por animal passaram de 76 para 107 Kg, a partir da utilização anual do fogo para limpeza dos campos. Mesmo não estando indicado entre as gramíneas nativas de maior potencial, o capim-caninha pode apresentar maior valor forrageiro desde que bem manejado (CRUZ, 1998; HERINGER & JACQUES, 2002).

Para obter-se maior conhecimento dos processos envolvidos na produtividade das plantas forrageiras, é necessária a realização de medidas mais detalhadas, buscando o entendimento de suas relações com efeitos ambientais e de manejo. Segundo MORAES *et al* (1995), ainda hoje, há pouco conhecimento destas relações, sendo desconsiderado, quase por completo os fatores climáticos (luz, temperatura e umidade) e as condições de solo para o manejo dos campos. Portanto, uma abordagem ecofisiológica, quando relacionada

aos principais fatores do ambiente, permite a predição das variações estacionais na produtividade primária da pastagem, bem como a predição dos efeitos do manejo na sustentabilidade deste ecossistema. Uma importante contribuição para estes estudos ecofisiológicos reside na caracterização da variação inter-populacional das espécies frente às variações ambientais.

A caracterização das respostas do capim-caninha frente às variações ambientais permitirá uma melhor compreensão das relações da espécie com os fatores do ambiente, contribuindo para a elucidação do seu papel na dinâmica dos campos naturais. Tal caracterização poderá servir de subsídio para elaboração de programas sustentáveis de utilização de pastagens, buscando a melhor forma de preservação, conservação e manejo. Estes estudos devem fundamentar a experimentação de técnicas de melhoramento e manejo de pastagens naturais, além da seleção e melhoramento de ecótipos de espécies nativas para o estabelecimento em pastagens cultivadas.

De acordo com a revisão bibliográfica apresentada, espera-se que espécies que se distribuem por ambientes muito heterogêneos, como é o caso do capim-caninha, apresentem grande potencial plástico em suas características fisiológicas e/ou morfológicas. Este estudo tem como objetivo principal verificar se diferenças morfológicas previamente observadas na espécie a campo, em diversas regiões do estado, tem base genética, formando ecótipos, ou são variações fenotípicas para aclimatação a diferenças geográficas. Para tanto, indivíduos de duas populações distintas de *A. lateralis* foram submetidos a três níveis de adubação nitrogenada e a dois regimes hídricos, e seus padrões de respostas fisiológicas, morfológicas e fenológicas foram comparados.

2. Respostas fisiológicas e morfológicas de duas populações de *Andropogon lateralis* Nees subsp. *lateralis* a três níveis de disponibilidade de nitrogênio no solo

2.1 Introdução

Entre todos os elementos minerais determinados como essenciais para o crescimento vegetal, o nitrogênio é freqüentemente o nutriente mais limitante em muitos ecossistemas. A disponibilidade de nitrogênio é fator de grande importância no controle dos diferentes processos de crescimento e desenvolvimento da planta, pois é um elemento constituinte de aminoácidos, amidas e proteínas, nucleotídeos e ácidos nucléicos, enzimas e coenzimas, pigmentos e várias outras moléculas importantes para o metabolismo vegetal (NABINGER, 1996; TAIZ & ZEIGER, 2004).

Existe uma estreita relação de dependência entre o nitrogênio e o aumento de biomassa vegetal. A energia e a estrutura molecular para a incorporação do nitrogênio são supridas pelo metabolismo dos carboidratos, o qual, por sua vez, depende da fotossíntese. Por outro lado, o processo de fotossíntese depende de compostos nitrogenados, como diversas enzimas e a clorofila, para produção dos compostos de carbono que compõem a parte aérea. Por esse motivo, o crescimento em massa da planta é limitado, sobretudo, pela disponibilidade deste nutriente. Além da limitação do crescimento, as plantas podem apresentar outros sintomas de deficiência de nitrogênio, como clorose, espessamento de paredes pelo acúmulo de carboidratos e antecipação dos processos reprodutivos e de senescência (NABINGER, 1996; LARCHER, 2000).

As plantas verdes são autotróficas não só em relação ao carbono, mas também em relação ao nitrogênio. O nitrogênio é disponível às plantas nas formas de nitrato e amônio, resultantes dos processos de fixação do nitrogênio atmosférico e/ou oxidação de íons nitrito, respectivamente. Dentro da célula vegetal, o nitrogênio é transferido na forma de

amônio para compostos carbonados, onde é componente essencial de aminoácidos, nucleotídeos, enzimas, etc (LARCHER, 2000; TAIZ & ZEIGER, 2004).

Vários estudos têm demonstrado que a produtividade dos ecossistemas naturais e agrícolas aumenta linearmente com o aumento da quantidade de fertilizantes absorvida. O resultado das fertilizações depende, no entanto, das condições particulares de cada local, como o tipo de solo e as espécies componentes da vegetação, bem como sua capacidade de utilização do nitrogênio orgânico e inorgânico (ABREU, 2001; OKAMOTO & OKADA, 2004; TAIZ & ZEIGER, 2004). Qualquer adição de nutriente provoca variações no equilíbrio ecológico das comunidades, podendo se manifestar, de maneira benéfica, na melhoria do desempenho vegetativo e reprodutivo das espécies, no aumento da produção e da qualidade em espécies forrageiras e cultivadas, na variação da distribuição estacional da produção e no aumento dos períodos de crescimento de pastagens. No entanto, se por um lado a adubação pode amenizar deficiências nutricionais do ambiente, por outro lado seu uso indiscriminado pode determinar efeitos poluentes através da lixiviação de minerais excedentes e emissões gasosas, causando desequilíbrios nos ecossistemas (NABINGER, 1996; ABREU, 2001; TAIZ & ZEIGER, 2004).

No presente trabalho, buscou-se verificar a ocorrência, e descrever as respostas morfo-fisiológicas das duas populações de *A. lateralis* subsp. *lateralis* em resposta a três níveis de disponibilidade de nitrogênio no solo, e avaliar se essas respostas estão ligadas a variações ecotípicas desta espécie.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Descrição das regiões de origem das populações

Para avaliar as variações morfo-fisiológicas da espécie, foram escolhidas populações de duas regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul: Eldorado do Sul, na Depressão Central, e São José dos Ausentes, na região dos Campos de Cima da Serra (Figura 2). A escolha destas duas regiões foi feita com base nas características climáticas, muito distintas entre elas.

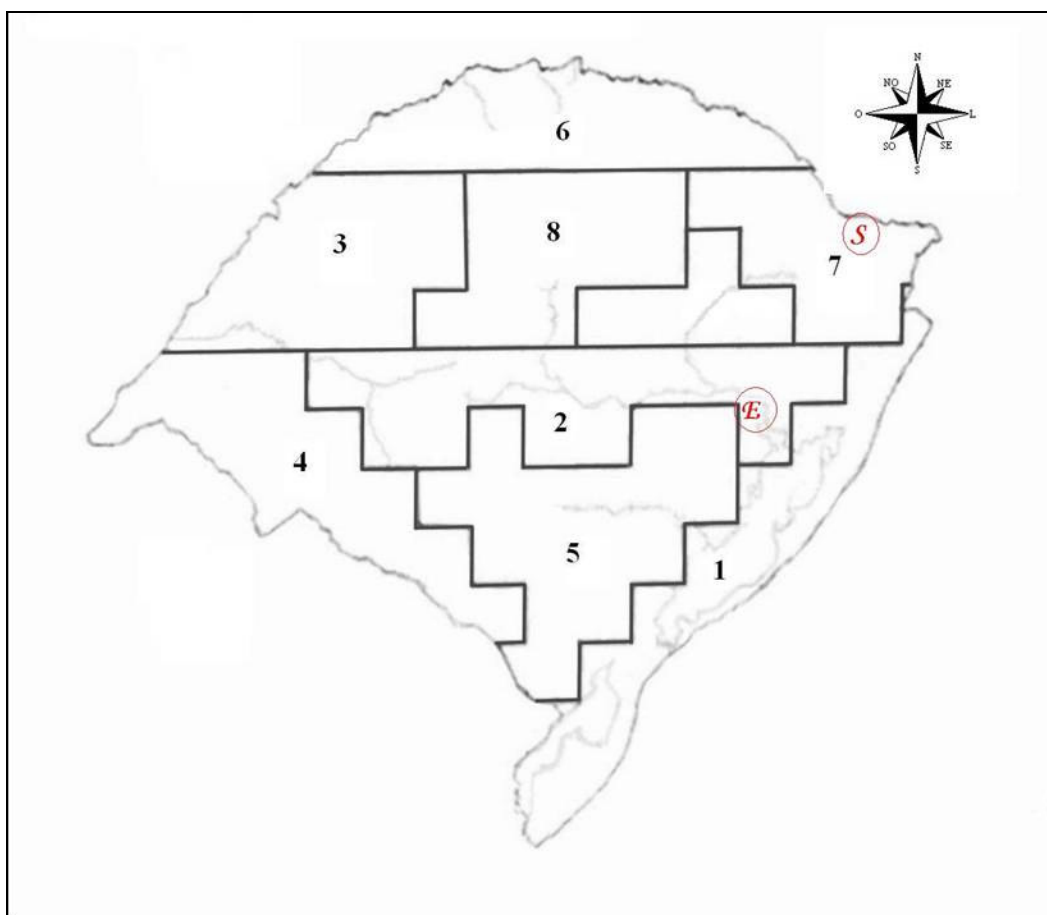


Figura 2: Regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul. 1. Litoral; 2. Depressão Central; 3. Missões; 4. Campanha; 5. Serra do Sudeste; 6. Alto Uruguai; 7. Campos de Cima da Serra; 8. Planalto Médio; 9. Encosta do Nordeste (BOLDRINI, 1997). **S** = São José dos Ausentes e **E** = Eldorado do Sul.

A **Depressão Central** situa-se entre o Planalto Médio e a Serra do sudeste, onde ocorrem campos mistos, com planícies aluviais extensas e contínuas elevações do relevo. A vegetação campestre é típica de transição entre os campos grossos do Planalto Médio (região n° 8) e os campos finos da região da Campanha (região n° 4), sendo constituída por plantas de porte cespitoso, herbáceo até arbustivas, com muitas espécies de Asteraceae. A região apresenta muitas espécies de Andropogôneas, sendo que em áreas úmidas o capim-caninha é a espécie de maior ocorrência (BOLDRINI, 1997).

O clima da Depressão Central é subtropical, com temperaturas médias de 19,4°C (mínima absoluta de -5,1°C e máxima absoluta de 42°C); precipitação anual superior a 1300 mm e inferior a 1700 mm, com regimes de chuvas hibernais e verões secos (MORENO, 1961). As altitudes decrescem gradativamente para leste, de 200 m para menos de 40 m. O domínio é de sedimentos gondwânicos. Os solos normalmente apresentam de média a baixa fertilidade (BOLDRINI, 1997) (Apêndice 11).

A região dos **Campos de Cima da Serra** está localizada na parte nordeste do Estado, sendo a região com maiores altitudes, alcançando até 1398 m nas escarpas orientais do planalto. É a região mais fria do Estado, sendo o clima classificado como temperado, com médias de temperatura em torno de 17°C, atingindo no inverno até -8°C, com formação freqüente de geadas e nevadas ocasionais. A precipitação anual varia de 1500 a 2000 mm, com chuvas bem distribuídas durante o ano (MORENO, 1961).

Os solos da região são muito ácidos e com altos teores de Al^{+3} (Vide Anexo 1). A região apresenta duas formações vegetacionais principais: a floresta com araucária e o campo. A floresta é constituída de vários elementos associados a *Araucaria angustifolia*, como a bracatinga (*Mimosa scabrella*), o pinheiro-bravo (*Podocarpus lambertii*) e várias espécies de Myrtaceae. Os campos, apesar da riqueza de espécies que o constituem, são fisionomicamente bem uniformes, especialmente no final do verão, quando o capim-

caninha está completando seu ciclo, dando uma coloração amarelada às extensas ondulações do relevo (BOLDRINI, 1997; OLIVEIRA, 2003).

Foi coletada uma amostra de solo aderido às raízes de uma das touceiras de São José dos Ausentes e uma amostra de solo aderido às raízes de uma das touceiras de Eldorado do Sul. Estas amostras foram submetidas a análise química no Laboratório de Análises de Solo da Faculdade de Agronomia da UFRGS e o laudo é apresentado no apêndice 11.

2.2.2 Coleta e Plantio das Mudanças

Os espécimes de *Andropogon lateralis* foram coletados no município de São José dos Ausentes e na Estação Experimental Agronômica da UFRGS, no município de Eldorado do Sul. A partir das touceiras coletadas, foram confeccionadas mudas contendo de três a cinco filhotes, nem todas provenientes da mesma planta-mãe, que foram plantadas no canteiro didático da Faculdade de Agronomia da UFRGS, onde permaneceram em crescimento de janeiro a agosto de 2003, quando foram coletadas para plantio em vasos.

Foram utilizados vasos plásticos com 25 cm de altura e 9,8 cm de diâmetro, com volume aproximado de 2 l, contendo cinco orifícios na parte inferior para drenagem da água. Os vasos foram recobertos com papel pardo a fim de evitar a proliferação de algas. O substrato utilizado para o plantio nos vasos foi constituído de uma mistura de areia com textura média, previamente lavada, e solo proveniente da Estação Experimental Agronômica, previamente corrigido para acidez, numa proporção 2:1 de areia e solo, respectivamente. O objetivo da grande proporção de areia no substrato utilizado foi diminuir a quantidade de nutrientes oferecida às plantas, para que os resultados da aplicação de nitrogênio pudessem ser mais claramente avaliados. A proporção de terra adicionada à mistura teve o objetivo de fornecer a quantidade mínima de nutrientes para que as plantas controle pudessem se desenvolver e ser igualmente avaliadas.

A amostra da mistura de solo utilizada no experimento foi submetida à análise química no Laboratório de Análises de Solo da Faculdade de Agronomia da UFRGS e o laudo da análise é apresentado no (apêndice 11).

O peso inicial dos vasos foi padronizado em 2340 g da mistura de solo seco, não considerando o peso do vaso e o peso da planta. Em cada vaso foi plantada uma muda medindo 7 cm de parte aérea.

2.2.3 Condições de cultivo

O experimento foi conduzido no município de Porto Alegre, nas dependências da Faculdade de Agronomia da UFRGS. As plantas foram cultivadas em casa de vegetação de 14 de agosto de 2003 a 28 de janeiro de 2004, totalizando 168 dias de experimento.

As plantas permaneceram sobre bancadas de madeira protegidas por uma cobertura plástica para evitar a irrigação acidental dos vasos, que poderia ocorrer devido a falhas na cobertura das estufas. A casa de vegetação estava protegida por uma cobertura de sombrite, a fim de amenizar a temperatura em seu interior durante o verão.

2.2.4 Conteúdo Gravimétrico de Água no Solo (θ_m) na Capacidade de Vaso

O θ_m na capacidade de vaso foi avaliado em teste preliminar, utilizando cinco recipientes iguais contendo a mesma mistura de solo utilizada no experimento. A metodologia do teste encontra-se descrita no capítulo 3.

O valor obtido pelo cálculo foi de 0,19 g H₂O.g solo⁻¹ ou 19%, e refere-se à média dos valores obtidos nos cinco recipientes testados. O teste de capacidade de vaso foi conduzido para definir a quantidade de solução a ser aplicada nos tratamentos.

2.2.5 Delineamento Experimental e Tratamentos

O delineamento experimental adotado foi o Completamente Casualizado, com os tratamentos organizados em duas populações (E = Eldorado do Sul e S= São José dos Ausentes) submetidas a três níveis de adubação nitrogenada (E0 e S0= plantas controle, E1 e S1= adição de um mmolar de NH_4NO_3 e E2 e S2= adição de dez mmolar de NH_4NO_3) com dez repetições por tratamento, totalizando 60 plantas. O objetivo foi verificar se os caracteres avaliados variam linearmente com a quantidade de nitrato de amônio adicionada. A escolha destes valores foi feita com base em outros trabalhos semelhantes já realizados. A tabela com a mortalidade dos indivíduos e o número de unidades amostrais consideradas é apresentada no apêndice 1.

As plantas foram adubadas semanalmente com 450 ml de nitrato de amônio, no período compreendido entre 24 de outubro de 2003 e 09 de janeiro de 2004, totalizando 11 aplicações. A solução foi diluída no momento das aplicações, a partir de uma solução estoque de um molar de NH_4NO_3 . Nas três primeiras aplicações, o valor médio encontrado para o pH das soluções (5,6) descartou a necessidade de correção das soluções antes das fertilizações. O pH das soluções foi medido em casa de vegetação com auxílio de um medidor portátil de pH (Oakton Instruments, USA). Nos demais dias da semana, as plantas foram irrigadas diariamente até atingirem a capacidade de vaso, não havendo restrição hídrica em nenhum momento do experimento.

A posição dos vasos nas bancadas foi alterada, em média, a cada três semanas, a fim de diluir os efeitos das diferenças de temperatura e luminosidade no interior da casa de vegetação, proporcionando a todas as plantas condições de cultivo similares.

2.2.6 Avaliação das Plantas

Para estimar as variações morfo-fisiológicas de *A. lateralis* em resposta à adição de nitrogênio, as plantas foram avaliadas quanto aos seguintes parâmetros reprodutivos, fisiológicos e vegetativos:

Número de Colmos Principais e Ramos Floríferos

Para cada vaso, foram contados o número de colmos principais (“caninhas”) e o número total de ramos floríferos (Figura 3). A contagem foi realizada nos dias 06 e 07 de Janeiro de 2004, aos 146 dias de experimento, com todas as plantas já totalmente florescidas.

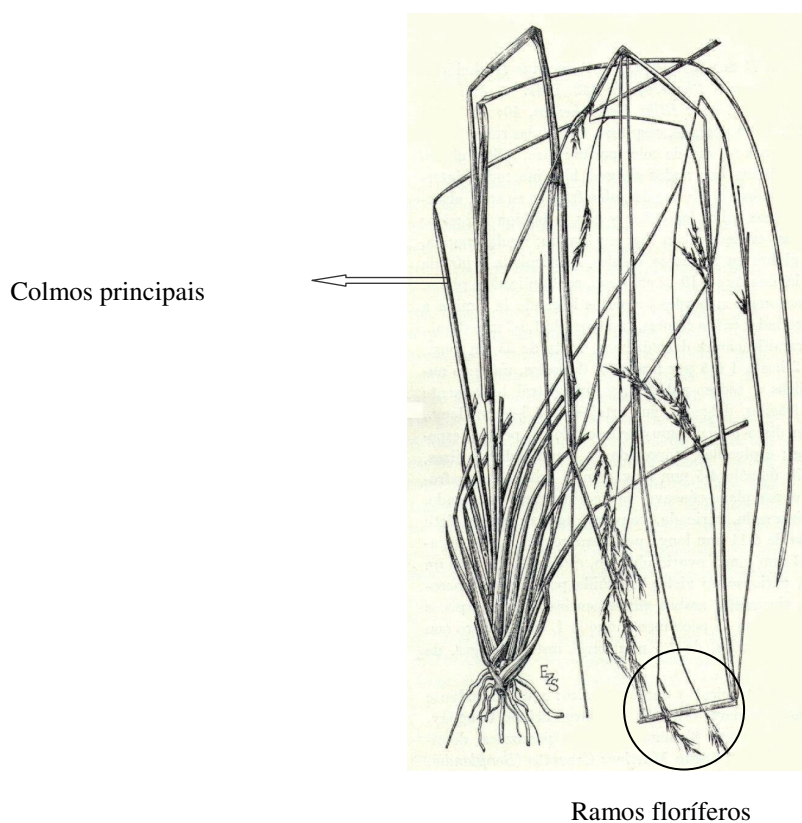


Figura 3: Aspecto geral de *Andropogon lateralis* Nees subsp. *lateralis*. Em detalhe as estruturas reprodutivas (colmos principais e ramos floríferos). Adaptado de BURKART, 1969.

Sincronia Temporal na Floração

Durante a contagem dos ramos floríferos, foram observados os estágios de maturidade das estruturas reprodutivas dos indivíduos. De acordo com o grau de maturidade, as estruturas foram classificadas em três estágios:

Botão → Corresponde aos ramos floríferos de segunda floração em abertura ou recém abertos.

Flor → Corresponde ao estágio onde é possível identificar as estruturas florais. Nessa categoria foram incluídas desde as flores mais jovens até aquelas próximas ao estágio de semente.

Semente → Corresponde ao estágio onde é possível identificar claramente a presença de sementes.

Foram registrados os estágios presentes em cada vaso, podendo a planta conter, simultaneamente, estruturas nos três estágios de desenvolvimento. Os dados foram organizados em uma tabela de dados binários onde foi atribuído valor zero (0) para ausência da fase fenológica e valor um (1) para presença da fase fenológica.



Figura 4: Estágios fenológicos observados nos ramos floríferos de *Andropogon lateralis* Nees subsp. *lateralis*. A) Botão B) Flor C) Semente.

Teores de Clorofila

O teor de clorofila nas folhas é utilizado para estimar o nível nutricional de plantas, devido ao fato de a quantidade desse pigmento correlacionar-se positivamente com o teor de nitrogênio (N) na planta, além de estar diretamente associado com o potencial de atividade fotossintética, que depende da qualidade e quantidade de clorofila (ARGENTA, 2001; TAIZ & ZEIGER, 2004; ZOTARELLI, 2003).

As leituras efetuadas com auxílio do Medidor Portátil de Clorofila SPAD-502 (Minolta Camera Co., Japão) correspondem ao teor de clorofila presente nas folhas da planta. Os valores são calculados pelo equipamento com base na quantidade de luz transmitida pela folha, em dois comprimentos de ondas, com diferentes absorbâncias da clorofila. O medidor de clorofila possui diodos que emitem luz a 650 nm (vermelho) e a 940 nm (infravermelho). A luz em 650 nm situa-se próxima dos dois comprimentos primários de ondas associados à atividade da clorofila (645 e 663 nm). O comprimento de onda de 940 nm serve como referência interna para compensar diferenças na espessura ou no conteúdo de água da folha ou diferenças devido a outros fatores. A luz que passa através da folha atinge um receptor (fotodiodo de silicone) que converte a luz transmitida em sinais elétricos analógicos. Por meio de um conversor A/D, esses sinais são amplificados e convertidos em sinais digitais, sendo usados por um microprocessador para calcular os valores SPAD (*Soil Plant Analysis Development*), que são mostrados num visor (MINOLTA, 1989; ARGENTA, 2001). Este aparelho tem sido bastante utilizado na quantificação de clorofila por possibilitar uma avaliação rápida e não destrutiva do tecido foliar.

Neste experimento foram medidas cinco folhas por indivíduo, sendo três folhas jovens e duas folhas maduras, visto que nem todos os vasos apresentavam cinco folhas jovens para medição. Foi realizada uma leitura para cada folha para todas as unidades amostrais. O valor da leitura de cada vaso foi composto pela média aritmética das leituras

das cinco folhas medidas em cada indivíduo. As leituras no medidor de clorofila foram feitas em pontos situados na metade a dois terços do comprimento da folha amostrada, a partir da base, excluindo a bainha.

Medidas de Trocas Gasosas

As medições das trocas gasosas foram realizadas no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS. Essas medidas foram feitas com o auxílio de um sistema portátil para a medição de trocas gasosas Li-Cor 6400 (Li-Cor Inc., USA). O Li-Cor 6400 é um sistema aberto no qual as medidas de fotossíntese e transpiração são calculadas pelas diferenças nas concentrações de CO₂ e H₂O dentro da câmara no momento da medição e as pré-condições da câmara (LI-COR Inc., 1998). Todas as medições foram feitas em ambiente climatizado para diminuir as diferenças do ambiente durante os dias em que estas foram realizadas.

Antes das medições, as plantas foram expostas à radiação de uma lâmpada de vapor de mercúrio (400 watts, General Electric) por um período médio de 90 minutos. Para a medição das curvas de resposta da fotossíntese à concentração de CO₂ (Curvas A/C_i), a concentração de CO₂ dentro da câmara foi controlada através da utilização de ampolas de CO₂ (CO₂ injector 6400-01, Licor Inc., USA) e variou entre 50 e 800±1 µmol CO₂ mol⁻¹. Para a confecção das curvas, o aparelho foi programado para coletar os dados de assimilação nas seguintes concentrações: 400, 300, 200, 100, 50, 400, 400, 600 e 800±1 µmol CO₂ mol⁻¹, nesta ordem. A quantidade de luz recebida pela folha no momento da medição foi fixada em 1500±5 µmol PAR m⁻² s⁻¹, sendo controlada através de uma fonte artificial (6400-02 LED, Licor Inc., USA) acoplada à câmara de medição do aparelho. A temperatura da folha no interior da câmara foi fixada em 25±1°C e a umidade relativa foi mantida entre 55 e 85%. Confeccionou-se uma curva de resposta à concentração de CO₂

por indivíduo e para isso foi selecionada uma folha jovem e completamente expandida em cada vaso. Após a medição, a área da folha inserida na câmara era medida para obtermos parâmetros fotossintéticos recalculados em função da área foliar real e não da área da câmara, com dimensão de 6 cm².

Dos dados brutos obtidos pelo Li-Cor 6400, foram analisadas a taxa fotossintética (A_{CO_2} – corresponde à taxa de fotossíntese obtida a uma concentração ambiente de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) e a capacidade fotossintética (A_{max} – corresponde à taxa de fotossíntese obtida a uma concentração ambiente de 800 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$). A A_{CO_2} foi obtida pelo cálculo da média aritmética do primeiro e terceiro pontos de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ da curva A/C_i de cada unidade amostral. A análise desses dados permite inferir um terceiro parâmetro conhecido como Limitação Estomática (L) (FARQUHAR & SHARQUEY, 1992), que estima a limitação imposta pelos estômatos no decréscimo da fotossíntese. A equação que permite o cálculo é a seguinte:

$$L = (A_{800} \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1} - A_{400} \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}) / A_{800} \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$$

Onde: $A_{800} = A_{\text{max}}$ e $A_{400} = A_{CO_2}$

Os dados obtidos das curvas foram submetidos à Análise Empírica de Curva A/C_i no software *Photosyn Assistant* (Dundee Scientific, UK, 1998). Desta análise foi obtida a Eficiência de Carboxilação Estimada (EC E). É importante salientar que a espécie em estudo apresenta metabolismo C_4 e, nesse caso, o parâmetro EC refere-se à eficiência de carboxilação das enzimas RUBISCO e PEP-Carboxilase, e não apenas da enzima RUBISCO, como é o caso das plantas de metabolismo C_3 .

Área foliar e Massa Seca da parte aérea

Após as medições de fotossíntese, os vasos foram desmontados e todas as folhas verdes de cada vaso foram retiradas e armazenadas em sacos plásticos e mantidos em geladeira por 24 horas. Com o auxílio de um medidor de área foliar (modelo LI-3100, Licor Inc., USA), foi feita a medição da área foliar total de cada planta.

Após esses procedimentos as folhas foram armazenadas em sacos de papel e levadas à estufa a 70°C até atingirem massa constante. A pesagem do material foi realizada em balança de precisão (modelo P1200, Mettler).

Análise estatística dos dados

Os dados foram inicialmente submetidos a uma Análise de Variância via Testes de Aleatorização (PILLAR & ORLÓCI, 1996) para cada variável em estudo, com o objetivo de testar a Hipótese Nula (H_0) da não existência de diferenças significativas entre os tratamentos. Cada vaso foi considerado como uma unidade amostral. Com o mesmo objetivo e visando detectar padrões de respostas aos tratamentos, os dados foram separados em dois grupos (dados morfológicos e dados fisiológicos) e submetidos a uma Análise de Variância Multivariada via Testes de Aleatorização para o grupo de variáveis. A medida de semelhança adotada entre unidades amostrais foi a Distância Euclidiana e o limiar de probabilidade utilizado para a interpretação dos resultados foi $P=0,05$.

Com o objetivo de reunir a totalidade dos dados em conjuntos que refletissem o grau de similaridade entre eles e buscando evidenciar as variáveis mais relevantes para o estudo, empregou-se a análise exploratória dos dados baseada em técnicas multivariadas de agrupamento e ordenação, respectivamente.

A Análise de Agrupamento consiste em reconhecer, entre os objetos em estudo, similaridades suficientes para reuni-los num mesmo conjunto (VALENTIN, 2000). A ordenação é um conjunto de técnicas pelas quais os objetos são posicionados em relação a

um ou mais eixos em função de vários critérios, de maneira que suas posições relativas aos eixos, e entre eles, proporcionem o máximo de informação sobre sua similaridade (VALENTIN, 2000).

Para o procedimento das análises de variância e exploratória, os dados originais foram submetidos a uma transformação vetorial, optando-se por Padronização pela Amplitude entre variáveis. A medida de semelhança adotada entre unidades amostrais foi a Distância Euclidiana. Os métodos utilizados para o agrupamento e a ordenação das unidades amostrais foram, respectivamente, Variância Mínima ou Soma de Quadrados (WARD, 1963; ORLÓCI, 1967) e Análise de Coordenadas Principais (GOWER, 1966).

Para avaliar a nitidez dos grupos gerados, a estabilidade dos eixos de ordenação, e a suficiência amostral dos padrões revelados em ambas as análises, foram realizados testes de auto-reamostragem *bootstrap* (PILLAR, 1998; 1999a; 1999b). O teste consiste na comparação dos padrões observados aos resultados obtidos através de uma amostragem aleatória (com reposição) dentro do mesmo universo amostral. A amostra gerada aleatoriamente é chamada de amostra *bootstrap* e o processo após inúmeras iterações resulta em um valor de probabilidade que indica a significância dos padrões. A interpretação do resultado é feita pelo estabelecimento de um limiar de probabilidade pelo pesquisador, que pode aceitar ou rejeitar a H_0 . No caso de avaliação de nitidez de grupos, probabilidades acima do limite de confiança indicam a nitidez dos grupos (PILLAR, 1999a), enquanto que para a avaliação da estabilidade dos eixos de ordenação, as probabilidades situadas abaixo do limite de confiança indicam que os eixos de ordenação são significativos (PILLAR, 1999b). Para rejeição da H_0 de que os grupos formados são nítidos e que os eixos não são estáveis, considerou-se $P= 0,1$ como limiar de probabilidade na interpretação dos testes de auto-reamostragem.

As análises de variância e agrupamentos, bem como os dendrogramas, foram realizados com o auxílio do aplicativo computacional MULTIV (PILLAR, 2004, versão

para MacIntosh). As ordenações e seus respectivos diagramas de ordenação foram realizadas com auxílio do aplicativo computacional SYNCOSA (PILLAR, 2002, versão para MacIntosh), utilizando a matriz de dados transformados e a partição de grupos previamente gerados no aplicativo MULTIV. O aplicativo SYNCOSA permite a melhor visualização dos dados obtidos visto que oferece a ferramenta *Biplot*, que permite plotar em um mesmo diagrama de ordenação as unidades amostrais (com opção de partição em grupos) e as variáveis mais correlacionadas com os eixos de ordenação.

2.3 Resultados

2.3.1 Dados Fisiológicos

Parâmetros fotossintéticos

Avaliando-se todos os contrastes gerados pela ANOVA (tabela 2), nota-se que a imposição de tratamentos de adubação nitrogenada não revelou diferenças significativas entre as populações para os quatro parâmetros fotossintéticos avaliados, apesar dos dados médios (tabela 1) indicarem diferenças entre elas. A população Eldorado, de maneira geral, responde mais visivelmente a adição de nitrogênio no solo.

A taxa fotossintética (A_{CO_2}) da população Eldorado aumenta com a adição de um mmolar de NH_4NO_3 e se mantém constante mesmo com a adição de 10 mmolar de NH_4NO_3 . A população São José apresenta aumento de sua taxa somente com a adição de 10 mmolar de NH_4NO_3 .

A capacidade fotossintética (A_{max}) da população Eldorado aumentou com a adição de um mmolar de NH_4NO_3 e manteve-se constante, enquanto a capacidade fotossintética da população São José não foi alterada com adição de nitrogênio.

Os resultados das análises de variância univariadas (tabela 2) demonstram que a espécie respondeu discretamente aos tratamentos e que as duas populações apresentaram o mesmo padrão de resposta para as quatro variáveis fisiológicas analisadas.

Tabela 1: Parâmetros fotossintéticos (EC E = Eficiência de carboxilação, A_{CO_2} = Taxa fotossintética, A_{max} = Capacidade fotossintética e L = Limitação estomática) obtidos com a aplicação dos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada nas duas populações de *Andropogon lateralis*. Os dados apresentados representam as médias das unidades amostrais \pm erro padrão da média.

Tratamentos	EC E	A_{CO_2} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	L
E0	7,80 \pm 2,47	11,29 \pm 0,74	13,36 \pm 0,87	0,17 \pm 0,05
E1	20,90 \pm 9,21	14,81 \pm 1,21	17,42 \pm 1,29	0,15 \pm 0,05
E2	22,47 \pm 9,66	14,10 \pm 1,49	17,40 \pm 1,08	0,19 \pm 0,04
S0	5,98 \pm 1,91	12,09 \pm 1,55	14,14 \pm 1,06	0,17 \pm 0,08
S1	9,73 \pm 5,49	10,03 \pm 1,15	14,52 \pm 0,85	0,30 \pm 0,08
S2	6,68 \pm 2,19	15,05 \pm 0,78	13,51 \pm 2,35	0,07 \pm 0,04

Tabela 2: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando as respostas fotossintéticas das duas populações de *Andropogon lateralis* aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada para cada uma das quatro variáveis fisiológicas. As probabilidades foram geradas em 1000 permutações aleatórias dos dados (P= 0,05).

Fonte de Variação	A_{CO_2}	A_{max}	L	EC E
Entre Grupos	0,041	0,104	0,354	0,285
Contrastes				
E0 versus E1	0,018	0,030	0,734	0,162
E0 versus E2	0,157	0,014	0,885	0,196
E0 versus S0	0,657	0,604	0,971	0,600
E0 versus S1	0,365	0,361	0,174	0,791
E0 versus S2	0,015	0,969	0,159	0,769
E1 versus E2	0,718	0,990	0,712	0,913
E1 versus S0	0,231	0,105	0,874	0,139
E1 versus S1	0,023	0,124	0,159	0,395
E1 versus S2	0,903	0,189	0,330	0,139
E2 versus S0	0,414	0,088	0,887	0,240
E2 versus S1	0,078	0,061	0,298	0,341
E2 versus S2	0,655	0,133	0,248	0,204
S0 versus S1	0,318	0,814	0,291	0,766
S0 versus S2	0,138	0,843	0,404	0,768
S1 versus S2	0,014	0,741	0,030	0,734

Teor de Clorofila

Em relação ao teor de clorofila expresso em valores SPAD, a análise dos dados demonstrou que as duas populações são sensíveis aos tratamentos, aumentando o teor de clorofila foliar em função da concentração de nitrogênio adicionado (Figura 5).

A população Eldorado aumentou o seu teor de clorofila nas folhas de maneira proporcional ao aumento da adubação, enquanto a população São José apresentou aumento somente com a adição de 10 mmolar de NH_4NO_3 (Figura 5; Tabela 2). A concentração de clorofila foi semelhante entre as duas populações para os tratamentos E0 e S0, e E2 e S2. Para os tratamentos E1 e S1 foram encontradas diferenças significativas entre as plantas das duas regiões, indicando que a população Eldorado investiu mais nitrogênio na concentração de clorofila foliar do que a população São José quando adubadas com 1 mmolar de NH_4NO_3 (Figura 5; Tabela 2).

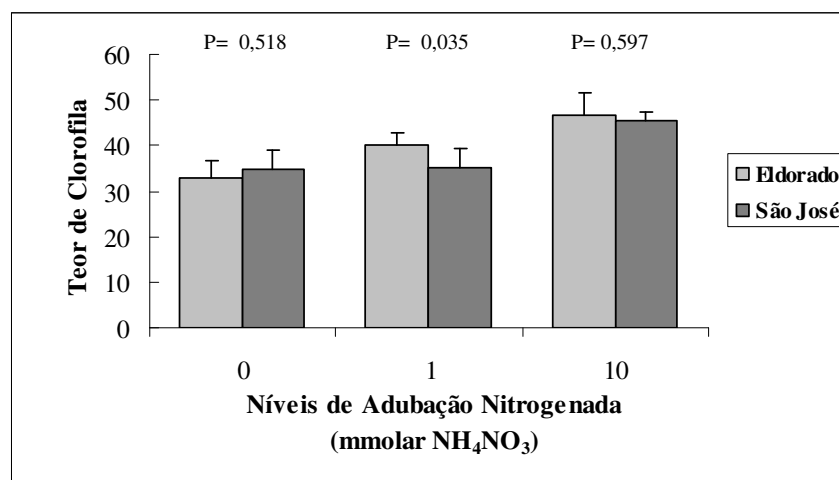


Figura 5: Teores de clorofila para as duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

Tabela 3: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando os teores de clorofila encontrados para as duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada. As probabilidades foram geradas em 1000 permutações aleatórias. Os valores de probabilidade assinalados em negrito indicam diferenças significativas ($P = 0,05$).

Fonte de Variação	Soma de Quadrados (Qb)	P ($Qb^{\circ} \geq Qb$)
Entre grupos	1141,00	0,001
Contrastes:		
E0 versus E1	160,14	0,001
E0 versus E2	692,51	0,002
E0 versus S0	8,40	0,518
E0 versus S1	15,98	0,323
E0 versus S2	501,35	0,001
E1 versus E2	148,41	0,009
E1 versus S0	77,87	0,035
E1 versus S1	69,60	0,035
E1 versus S2	88,02	0,008
E2 versus S0	437,37	0,004
E2 versus S1	445,25	0,001
E2 versus S2	4,63	0,597
S0 versus S1	0,76	0,850
S0 versus S2	315,76	0,006
S1 versus S2	314,16	0,003
Dentro de grupos	469,91	
Total	1610,90	

2.3.2 Dados Morfológicos

Comportamento Vegetativo

As plantas das duas regiões do Estado demonstraram diferentes padrões de respostas aos tratamentos quanto às características vegetativas. Os valores médios para os atributos AF e MS são apresentados nas figuras 7 e 8. A população Eldorado não respondeu aos níveis de adubação nitrogenada, mostrando apenas uma tendência ao aumento da AF e MS quando submetida ao tratamento E2. De maneira contrária, a população São José demonstrou resposta linear à adição de nitrogênio para o tamanho da AF e aumento da MS a partir da adição de 1 mmolar de NH_4NO_3 (Apêndice 3). Para todos os tratamentos, a população São José demonstrou possuir valores de AF e MS significativamente maiores que os da população Eldorado (Figuras 7 e 8).

Comportamento Reprodutivo

As duas populações responderam de maneira diferente aos tratamentos quando comparadas através de seus caracteres reprodutivos. As médias das variáveis CP e RF são apresentadas nas figuras 9 e 10. Foi verificado, para ambas as variáveis, que a população Eldorado apresentou um número significativamente maior de estruturas reprodutivas em relação às plantas de São José, sugerindo maior investimento do nitrogênio absorvido nessas estruturas. Quanto ao atributo RF, a população Eldorado respondeu ao tratamento E1, mas não diferiu significativamente em número do tratamento E2, demonstrando um possível limite de investimento do nutriente em RF. A população São José não respondeu significativamente à adubação para nenhum dos caracteres reprodutivos avaliados, sugerindo que o nitrogênio absorvido deve ser alocado para o desenvolvimento de outras estruturas da planta (Apêndice 3).

A figura 6 ilustra claramente o comportamento morfológico das duas populações.



Figura 6: Comparação dos atributos morfológicos de duas populações de *Andropogon lateralis* submetidas ao tratamento com adição de 10 mmolar de NH_4NO_3 . A população Eldorado caracterizou-se por desenvolver um maior número de estruturas reprodutivas, enquanto a população São José caracterizou-se pelo maior desenvolvimento das estruturas vegetativas.

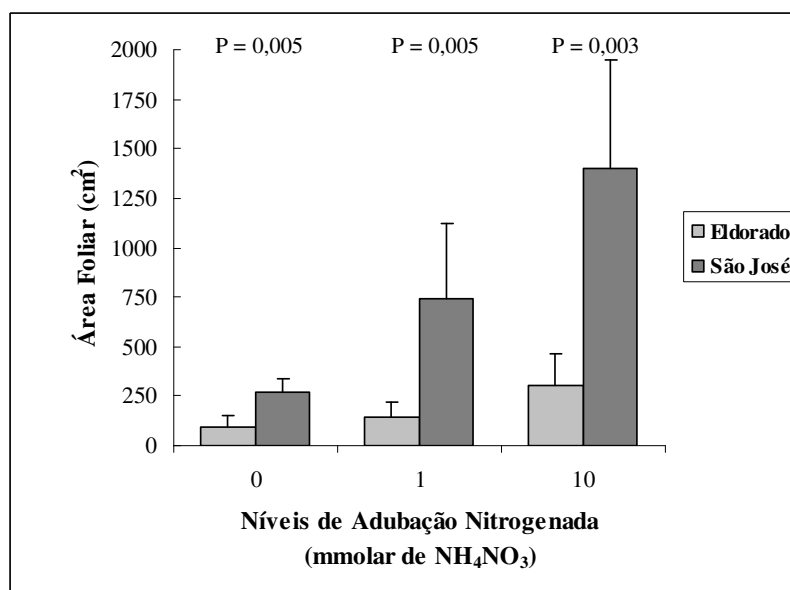


Figura 7: Área foliar das duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

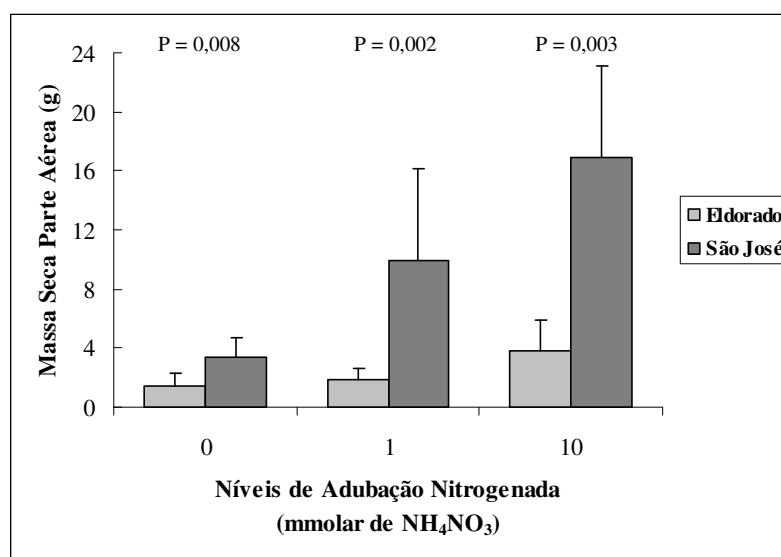


Figura 8: Massa seca da parte aérea das duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

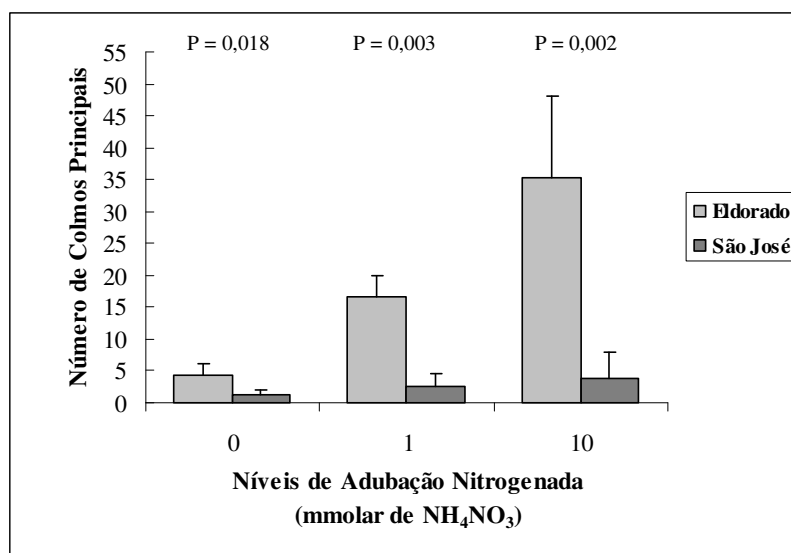


Figura 9: Número de colmos principais das duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

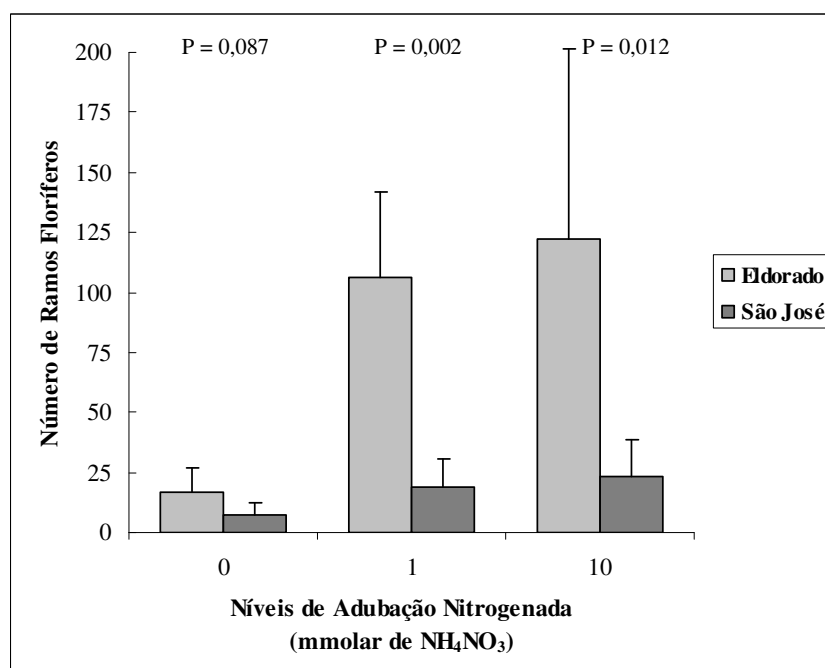


Figura 10: Número de ramos floríferos das duas populações em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

A análise de variância realizada com as quatro variáveis morfológicas (AF, MS, CP e RF) consideradas em conjunto (Tabela 3) indicou diferenças significativas nas respostas das duas populações aos tratamentos. Este resultado confirmou os distintos padrões de respostas das duas populações submetidas aos tratamentos com diferentes disponibilidades de nitrogênio no solo.

A análise de agrupamento das unidades amostrais resultou na formação de quatro grupos nítidos (Figura 11) conforme indica o teste de auto-reamostragem *bootstrap* (Apêndice 4). Os dados foram ordenados com base na partição em grupos obtida pela análise de agrupamentos. A análise de ordenação sintetizou a variação das unidades amostrais das duas populações e as variáveis mais correlacionadas a elas em dois eixos principais (Figura 12), contendo estes cerca de 96,2% da variância total (Apêndice 4).

O Grupo 4 foi formado pelas plantas da população São José que apresentaram os maiores valores de AF e MS. Os outros três grupos foram caracterizados basicamente pelo número de estruturas reprodutivas. Os Grupos 3 e 2 foram compostos pelas unidades amostrais da população Eldorado que apresentaram os maiores valores de CP e RF, ou seja, unidades que receberam adição de nitrogênio. No Grupo 1 concentraram-se as plantas das duas populações com menores valores de CP e RF e valores de AF e MS inferiores aos apresentados pelas plantas do Grupo 4 (Figura 11).

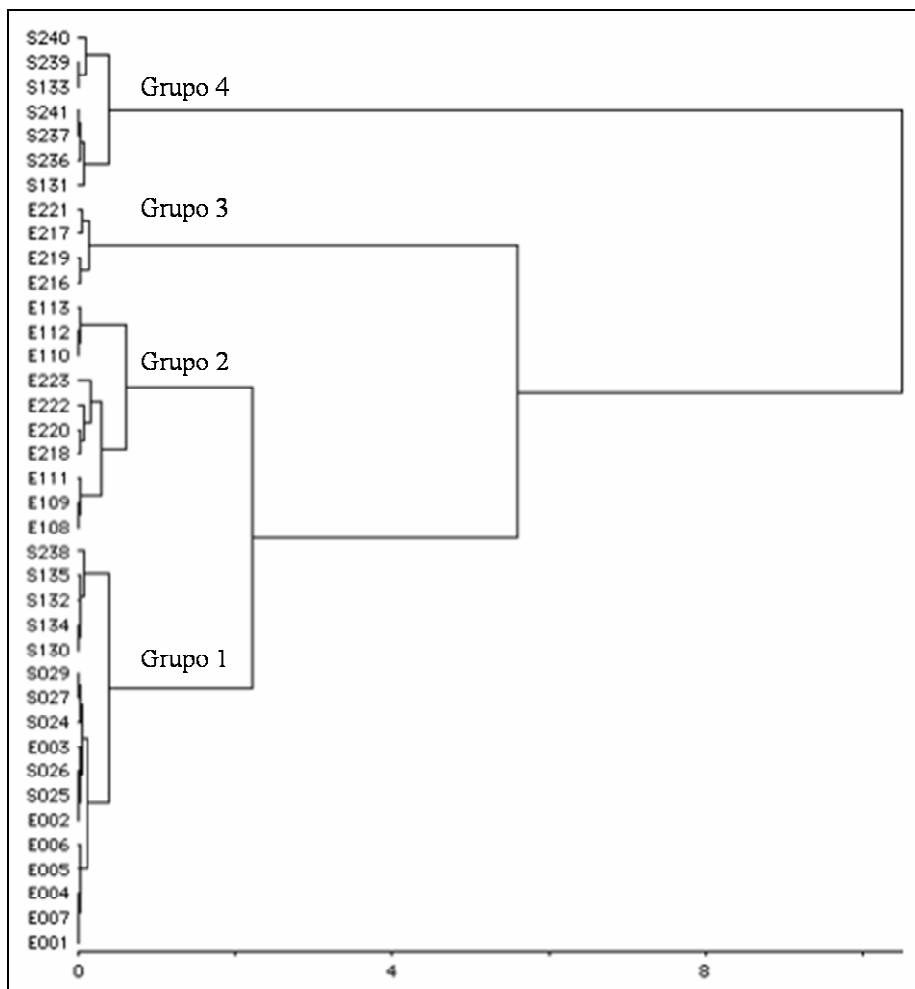


Figura 11: Dendrograma da análise de agrupamento das 38 unidades amostrais submetidas aos tratamentos. As unidades foram descritas pelas quatro variáveis morfológicas padronizadas pela amplitude. O agrupamento foi realizado pelo método de variância mínima baseada em distâncias Euclidianas.

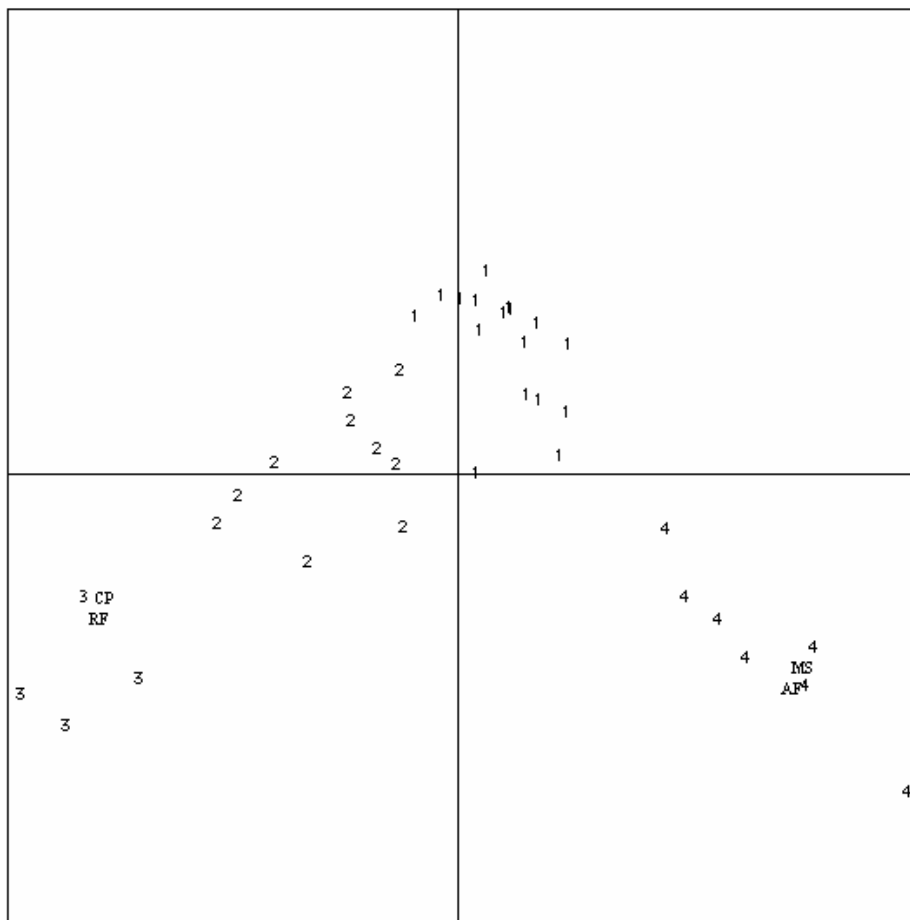


Figura 12: Diagrama de ordenação das 38 unidades amostrais submetidas aos tratamentos. As unidades amostrais, identificadas pelos grupos formados na análise de agrupamentos (figura 11) foram descritas pelas quatro variáveis morfológicas padronizadas pela amplitude. O método utilizado foi o de análise de coordenadas principais baseado em distâncias Euclidianas.

Sincronia Temporal na Floração

A análise dos estágios fenológicos (Tabela 4) confirmou a ocorrência de uma pequena assincronia temporal na floração entre as duas populações observada na casa de vegetação durante a realização do experimento. As primeiras estruturas reprodutivas foram observadas nas plantas da população São José em 03 de outubro de 2003, enquanto na população Eldorado as mesmas estruturas só foram observadas em 24 de outubro do mesmo ano, o que indica uma assincronia de aproximadamente 20 dias na floração entre as populações.

Os resultados das análises de variância realizadas para cada estágio fenológico (Tabela 4) indicam que a população São José apresentou um longo período de floração, confirmando as observações feitas durante o experimento, enquanto a população Eldorado apresentou dois períodos em um curto espaço de tempo. As análises evidenciaram que, para ambas as populações, os estágios fenológicos são dependentes da quantidade de nitrogênio disponível.

Para os estágios Botão e Flor, foram verificadas diferenças significativas entre os tratamentos E0 e S0. Enquanto todas as plantas de Eldorado encontravam-se floridas e com botões da segunda floração, essas estruturas estavam presentes em poucas plantas de São José. Não foram detectadas diferenças significativas entre as populações para os tratamentos E1 e S1, mas as plantas demonstraram o mesmo padrão de resposta observado para os tratamentos E0 e S0. Com o aumento da adubação, todas as unidades amostrais do tratamento S2 apresentaram botões e flores (Apêndice 5).

No período em que os estágios fenológicos foram avaliados, as plantas de São José dos Ausentes já apresentavam sementes, em quantidade similar para os três tratamentos, enquanto a presença dessas estruturas nas plantas da Depressão Central só foi registrada para o tratamento E2.

Tabela 4: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando o padrão de floração das duas populações de *A. lateralis* em resposta aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada, considerando cada estágio fenológico. As probabilidades foram geradas em 1000 permutações aleatórias dos dados. Os valores de probabilidade assinalados em negrito indicam diferenças significativas ($P = 0,05$).

Fonte de Variação	Botão	Flor	Semente
Entre Grupos	0,001	0,001	0,008
Contrastes			
E0 versus E1	0,001	0,001	0,001
E0 versus E2	0,001	0,001	0,461
E0 versus S0	0,010	0,013	0,068
E0 versus S1	0,031	0,058	0,006
E0 versus S2	0,213	0,001	0,181
E1 versus E2	0,001	0,001	0,487
E1 versus S0	0,014	0,023	0,089
E1 versus S1	0,081	0,187	0,014
E1 versus S2	0,485	0,001	0,435
E2 versus S0	0,011	0,007	0,333
E2 versus S1	0,025	0,060	0,121
E2 versus S2	0,206	0,001	1,000
S0 versus S1	1,000	0,563	0,530
S0 versus S2	0,218	0,016	0,590
S1 versus S2	0,584	0,175	0,250

A análise de agrupamentos realizada considerando os três estágios fenológicos reuniu os indivíduos das duas populações em dois grupos nítidos, conforme indica o teste de auto-reamostragem *bootstrap* ($P= 0,289$). O Grupo 2 foi formado exclusivamente por unidades amostrais da população São José, sendo o Grupo 1 formado por unidades amostrais da população Eldorado e unidades da população São José que apresentaram plantas nos três estágios fenológicos (Figura 13). Esses resultados indicam os distintos padrões de respostas fenológicas entre as duas populações.

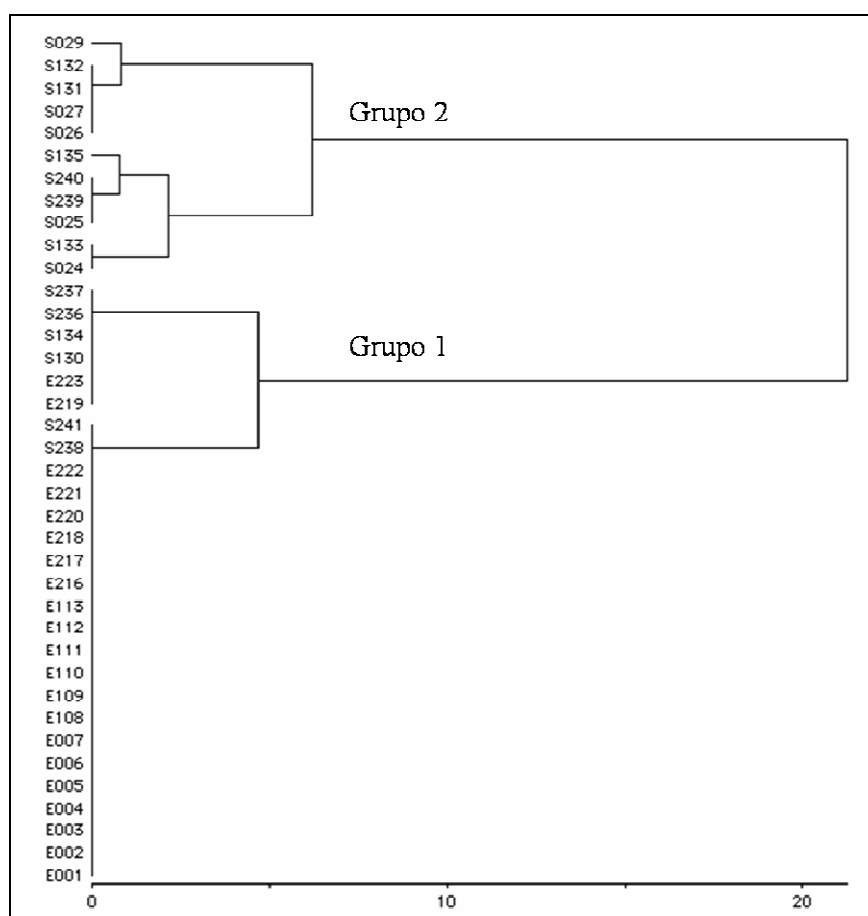


Figura 13: Dendrograma da análise de agrupamento das 38 unidades amostrais submetidas aos tratamentos. As unidades foram descritas pelos três estágios fenológicos. O agrupamento foi realizado pelo método de variância mínima baseada em distâncias Euclidianas.

2.4 Discussão

De acordo com CHAPIN (1991) e SULTAN (2000), a variação nas respostas plásticas entre as espécies tem geralmente sido considerada como reflexo da sua ação ecológica, onde diferentes estratégias são requeridas pelas plantas para garantir seu desenvolvimento em ambientes limitantes. A especificidade quanto aos ajustes morfológicos e fisiológicos das espécies aos diferentes tipos de estresse tende a proporcionar uma maior captura dos recursos limitantes, além de compensar, funcionalmente, as reduções no acúmulo de massa total e no crescimento, que inevitavelmente ocorrem quando as plantas encontram-se sob determinado(s) estresse(s).

O resultado das análises das variáveis morfológicas obtidas neste experimento sugere duas estratégias de sobrevivência adotadas pelas populações de *Andropogon lateralis* estudadas. A população São José investiu mais recursos em estruturas vegetativas, enquanto a população Eldorado investiu mais recursos em estruturas reprodutivas.

Para todos os tratamentos com adubação nitrogenada, a população São José apresentou valores maiores de área foliar e massa seca da parte aérea. Essa estratégia é característica de populações que se desenvolvem em habitats com clima constante e/ou predizível e ciclo de vida longo (PIANKA, 1970; ODUM, 1988). A característica de menor crescimento das plantas em resposta a situações de estresse é amplamente relatado na literatura, tanto para déficit hídrico (CHAPIN, 1991; BRAY, 1997; FERNÁNDEZ *et al*, 2002; GUENNI *et al*, 2002; FRANCO, 2003), estresse nutricional (CHAPIN, 1991; VOLIS *et al*, 2002), quanto para a herbivoria (DÍAZ *et al*, 1992; NABINGER, 1996; TRINDADE, 2002; CALLAWAY, 2003). O menor crescimento vegetativo apresentado pelos indivíduos da população Eldorado pode ser uma adaptação aos períodos de menor disponibilidade hídrica comumente enfrentados pelas comunidades vegetais da Depressão Central do Rio Grande do Sul. Outro fator que pode explicar o menor porte dos indivíduos da população Eldorado é a maior pressão de pastejo utilizada nos campos da Depressão

Central (DÍAZ *et al*, 1992). Na região dos Campos de Cima da Serra a carga animal é considerada baixa, entre 0,3 a 0,5 unidade animal por hectare (BOLDRINI, 1997), enquanto a pressão de carga animal na Depressão Central é considerada alta, com uma média de 0,8 unidade animal por hectare. Segundo TRINDADE E ROCHA (2002), *A. lateralis* adota como estratégias de adaptação ao pastejo à emissão de folhas de menor tamanho, maior taxa de aparecimento de folhas, menor filocrono e menor senescência de lamina foliares. De acordo com QUADROS (1999), essas características reforçam a hipótese de que as gramíneas componentes da comunidade campestre desenvolveram, ao longo de sua história evolutiva, mecanismos de tolerância aos distúrbios.

A população Eldorado, por sua vez, demonstrou investir grande parte de seus recursos em estruturas reprodutivas, apresentando um maior número de colmos principais e ramos floríferos por indivíduo para os três tratamentos com adubação nitrogenada. Essa estratégia é característica de populações que se desenvolvem em habitats com clima variável e incerto, com ciclo de vida curto, ou que estejam expostas a outros tipos de distúrbios (PIANKA, 1970; ODUM, 1988). O clima variável e a maior pressão por carga animal são características presentes nas comunidades vegetais da Depressão Central do Rio Grande do Sul (BOLDRINI, 1997; QUADROS & PILLAR, 2002).

A assincronia temporal no processo de floração entre as populações de *A. lateralis* poderia ser resultante da quantidade de água disponível no solo das regiões de origem dos indivíduos. Assincronias na floração também foram constatadas por CARDOSO & LOMÔNACO (2003) para *Eugenia calycina* (Myrtaceae), e por FUZETO & LOMÔNACO (2000) para *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Meliaceae) em área de transição cerrado-vereda no estado de Minas Gerais. Essas diferenças temporais foram atribuídas ao início das chuvas na região, que fizeram com que os solos de vereda, localizados em porções mais baixas, concentrassem maior teor de umidade, que somente mais tardiamente estaria presente nos solos do cerrado, com o acúmulo da água

pluviométrica (CARDOSO & LOMÔNACO, 2003). Seguindo esta lógica, a população São José poderia ter florescido antes da população Eldorado devido à quantidade de chuvas ser mais bem distribuídas durante todo o ano nos Campos de Cima da Serra, enquanto o regime de chuvas na Depressão Central é caracterizado como hibernal e com verões secos. Outras evidências precisam ser obtidas para se afirmar esse fenômeno, visto que variações no padrão fenológico das espécies podem não ser constantes com o decorrer dos anos. A determinação do período de floração pode também ocorrer em resposta a diferentes quantidades de outros nutrientes no solo (LARCHER, 2000; TAIZ & ZEIGER, 2004).

Os valores obtidos para os parâmetros fotossintéticos avaliados foram discretamente diferentes entre as duas populações nem entre os três tratamentos com diferentes níveis de disponibilidade de nitrogênio. A análise dos valores SPAD indicou, para as duas populações de *A. lateralis*, um aumento no teor de clorofila em função da quantidade de nitrogênio adicionada. Esses resultados sugerem, no entanto, que o aumento no teor de clorofila não exerceu grande influência significativa na assimilação de CO₂. Isso pode ter ocorrido devido às condições de baixa luminosidade e o tempo que as plantas permaneceram na casa de vegetação. As plantas podem ter se aclimatado a essas condições, de maneira que a quantidade de clorofila não foi refletida na fotossíntese. O nitrogênio absorvido não foi investido de maneira a aumentar o desempenho fotossintético da espécie, sendo alocado para o desenvolvimento de outras estruturas da planta. Resultados semelhantes foram encontrados por ABREU (2001) para uma população de *A. lateralis* da Depressão Central submetida a diferentes níveis de adubação nitrogenada a campo, e por AZZARINI (2001), para *Paspalum urvillei* submetido a diferentes doses de nitrogênio, em laboratório.

Este experimento revelou que os organismos das duas populações de *Andropogon lateralis* apresentaram diferenças na sua habilidade em responder às variações ambientais, e adotaram distintas estratégias de alocação de recursos assimilados. Uma vez que todos os

indivíduos desenvolveram-se sob as mesmas condições microclimáticas (temperatura, umidade relativa do ar, suprimento hídrico e luminoso) e sob o mesmo substrato, as variações fenotípicas apresentadas só poderiam ter sido causadas por uma base genética, e que elas deveriam ter resultado de diferenciação evolutiva dentro da espécie de acordo com o habitat (CARDOSO & LOMÔNACO, 2003; RICKLEFS, 2003).

Apesar de não terem sido verificadas diferenças fotossintéticas por unidade de área foliar entre as populações, as grandes diferenças morfológicas encontradas evidenciaram a variação ecotípica para a espécie. Os resultados sugerem que as variações fenotípicas são um importante mecanismo gerador de variabilidade genética nos Campos Sulinos atuando nos processos adaptativos e evolutivos das espécies nativas nas regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul.

3. Respostas morfológicas e fotossintéticas de duas populações de *Andropogon lateralis* Nees subsp. *lateralis* em função da disponibilidade de água no solo

3.1 Introdução

A água é uma substância essencial para a existência de todas as formas de vida, influenciando na abundância e distribuição geográfica dos seres vivos. A importância ecológica da água é resultado da sua importância fisiológica. A atividade metabólica das células vegetais está restrita à quantidade de água disponível e esse fato influencia direta ou indiretamente a maioria dos processos ecológicos. De todos os recursos que a planta necessita, a água é o mais abundante, mas, ao mesmo tempo, o mais limitante para a produtividade de ecossistemas naturais, agrícolas e pastoris (ODUM, 1988; NABINGER, 1996; LARCHER, 2000).

Dada a importância ecofisiológica da água, as plantas desenvolveram alguns mecanismos de resistência a períodos de baixa disponibilidade hídrica que tendem a manter a sua sobrevivência e produtividade. Estes mecanismos podem variar intra e interespecificamente, de acordo com diferenças no genótipo da espécie, na idade e estágio de desenvolvimento ou órgão afetado do indivíduo, bem como na duração, potencialidade e frequência do estresse (BRAY, 1997; TAIZ & ZEIGER, 2004).

Com a diminuição do conteúdo de água da planta, as células tipicamente contraem-se e as paredes afrouxam, resultando na queda da pressão de turgor. Desta maneira, os processos mais sensíveis ao estresse hídrico, dependentes da pressão de turgor, como a expansão celular e foliar, são rapidamente afetados. Logo, os efeitos mais gerais do estresse hídrico são a redução da área foliar e do crescimento da planta (CHAPIN, 1991; FERNÁNDEZ *et al*, 2002). A expansão foliar é um processo mais sensível à pressão de turgor do que a fotossíntese. No entanto, com níveis de estresse hídrico moderado a severo,

o metabolismo do mesófilo é prejudicado e a eficiência do uso da água decresce, inibindo a condutância estomática e os processos fotossintéticos. O déficit hídrico reduz tanto a fotossíntese quanto o consumo de assimilados nas folhas em expansão e, como consequência, diminui indiretamente a quantidade de fotossintatos exportados para outros órgãos da planta (LAWLOR & GORNIC, 2002; FRANÇA, 2003; TAIZ & ZEIGER, 2004).

Um outro mecanismo de resistência à seca envolve uma mudança na alocação de assimilados da parte aérea para a raiz. A inibição da expansão foliar reduz o consumo de carbono e energia nas folhas, e uma proporção maior de assimilados vegetais pode ser distribuída ao sistema subterrâneo, levando a um crescimento preferencial das raízes em direção a zonas de solo que permanecem úmidas (GUENNI *et al*, 2002; TAIZ & ZEIGER, 2004). Neste experimento não foram observados parâmetros radiculares.

O fechamento estomático pode ser considerado como o mecanismo mais imediato de aclimação contra a desidratação. As células-guarda dos estômatos perdem água diretamente para a atmosfera por evaporação, resultando na queda da pressão de turgor e o consequente fechamento dos estômatos. Desta maneira, o fechamento estomático reduz a evaporação de toda a área foliar, podendo ser considerado uma terceira linha de defesa contra a seca (TAIZ & ZEIGER, 2004).

Mesmo não impedindo que a taxa fotossintética seja reduzida, os mecanismos de aclimação visam manter a pressão de turgor, fazendo com que a fotossíntese e outras atividades fisiológicas importantes sejam mantidas, mesmo que baixas, possibilitando a redistribuição de fotossintatos (TAIZ & ZEIGER, 2004).

O capim-caninha é uma espécie altamente plástica, estando distribuída por ambientes climaticamente variados. Apesar de ser mais abundante em solos com boa disponibilidade hídrica, também ocorre com frequência em regiões arenosas e de solos secos.

Este experimento teve como objetivo verificar e descrever as prováveis variações morfológicas e fotossintéticas em duas populações de *A. lateralis* cultivadas em casa de vegetação sob dois regimes de disponibilidade hídrica no solo, e avaliar se essas respostas ocorrem em função de alterações fenotípicas ou de variação genética da espécie.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Coleta e Plantio das Mudanças

Toda a coleta e plantio das mudas utilizadas neste segundo experimento seguem a mesma metodologia descrita no capítulo 2, página 14. No entanto, neste experimento, o substrato utilizado para o plantio foi constituído por uma proporção diferente de terra e areia, 2:1, respectivamente. A areia foi misturada a terra para diminuir a concentração de água nos vasos, visto que as plantas seriam submetidas a períodos de déficit hídrico.

O peso inicial dos vasos foi padronizado em 1820 g da mistura de solo seco, não considerando o peso do vaso e o peso da planta. Em cada vaso foi plantada uma muda medindo 7 cm de parte aérea.

3.2.2 Condições de cultivo

As plantas foram cultivadas em casa de vegetação da Faculdade de Agronomia da UFRGS, de 14 de agosto a 03 de abril de 2004, totalizando 233 dias de experimento.

A cobertura plástica sobre as bancadas de madeira também foi utilizada neste experimento para evitar a irrigação acidental dos vasos, bem como a cobertura de sombrite sobre à casa de vegetação, para amenizar a temperatura em seu interior durante o verão.

3.2.3 Conteúdo Gravimétrico de Água no Solo (θ_m) na Capacidade de Vaso

Este parâmetro indica o conteúdo de água presente por unidade de massa seca de solo. Para determinação do θ_m , calculou-se, inicialmente, a capacidade de vaso utilizada neste experimento. A Capacidade de Vaso (ou Capacidade de Campo) é o conteúdo de água de um solo após ele ter sido saturado e o excesso de água ter sido drenado, refletindo o percentual de água que cada tipo de solo retém contra a gravidade (RAVEN, 2001; TAIZ & ZEIGER, 2004).

O θ_m na capacidade de vaso foi avaliado em teste preliminar, utilizando cinco recipientes iguais contendo a mesma mistura de solo utilizada no experimento. Essa massa de solo foi irrigada até saturação e deixada para drenar por 24 horas. Após, a mistura foi colocada em bandejas de alumínio com peso conhecido e pesada para a obtenção da massa de solo na capacidade de vaso. Essas bandejas foram conservadas em estufa a 70°C até adquirirem massa constante, que corresponde ao valor de massa de solo seco.

A equação que permitiu o cálculo do θ_m foi a seguinte:

$$\theta_m = [(m_{cv} - m_s) / m_s] \times 100$$

Onde: m_{cv} = massa de solo na capacidade de vaso

m_s = massa de solo seco

O valor obtido pelo cálculo foi de 0,40g H₂O.g solo⁻¹ ou 40%, e refere-se à média dos valores obtidos nos cinco recipientes testados. Este teste foi conduzido com o objetivo de definir a quantidade de água a ser disponibilizada para as plantas durante o tratamento de restrição hídrica.

3.2.4 Delineamento Experimental e Tratamentos

O delineamento experimental adotado foi o Completamente Casualizado, com os tratamentos organizados em duas populações (E = Eldorado do Sul e S= São José dos Ausentes) submetidas a dois regimes hídricos (EH e SH= plantas hidratadas, EE e SE= plantas estressadas) com dez repetições por tratamento, totalizando 40 plantas. A tabela com a mortalidade dos indivíduos é apresentada no apêndice 2.

A partir do 191º dia de experimento as plantas foram submetidas a um período de 41 dias de restrição hídrica (Apêndice 10). A quantidade de água adicionada aos vasos foi diminuída gradativamente a cada três dias, a fim de evitar uma queda brusca no teor de água do vaso, que poderia resultar em um estresse de curto prazo muito acentuado, até a restrição hídrica total pelo período de uma semana. No intervalo de sete dias entre o primeiro e o segundo período de estresse, as plantas foram hidratadas a 100% da capacidade de vaso, simulando períodos de alta e baixa disponibilidade de água que normalmente ocorrem em ambiente natural. O segundo período de estresse também ocorreu de maneira gradativa, porém em um intervalo de tempo menor.

A posição dos vasos nas bancadas foi alterada, em média, a cada três semanas, a fim de diluir os efeitos das diferenças de temperatura e luminosidade no interior da casa de vegetação, proporcionando a todas as plantas condições de cultivo similares.

3.2.5 Avaliação das Plantas

As plantas foram avaliadas quanto aos seguintes parâmetros reprodutivos, fisiológicos e vegetativos:

Número de Colmos Principais e Ramos Floríferos

Para cada vaso foram contados o número de colmos principais e o número total de ramos floríferos. A contagem foi realizada nos dias seis e sete de Janeiro de 2004, aos 146

dias de experimento, com todas as plantas já totalmente florescidas e ainda não submetidas a qualquer tipo de tratamento.

Sincronia Temporal na Floração

Durante a contagem dos ramos floríferos, foram observados os estágios de maturidade das estruturas reprodutivas das unidades amostrais. De acordo com o grau de maturidade, as estruturas foram classificadas em três estágios, botão, flor e semente (capítulo 2).

Foram registrados os estágios presentes em cada vaso, podendo a planta conter, simultaneamente, estruturas nos três estágios de desenvolvimento. Os dados foram organizados em uma tabela de dados binários onde foi atribuído valor zero (0) para ausência da fase fenológica e valor um (1) para presença da fase fenológica.

Potencial Hídrico Foliar (ψ_f)

O grau de déficit hídrico das plantas submetidas à restrição de irrigação foi avaliado através de medições do potencial hídrico foliar (ψ_f). O potencial hídrico (ψ_w) é o parâmetro termodinâmico comumente usado para descrever a condição de energia da água na planta (PEARCY *et al*, 1989). Em outras palavras, avalia a disponibilidade da água para realizar trabalho e tem se mostrado um bom indicador da saúde da planta (TAIZ & ZEIGER, 1998).

O potencial hídrico das folhas foi medido com o auxílio de uma câmara de pressão do tipo Scholander (modelo 3005, Soil moisture Equipment Co., EUA). Este é o aparelho considerado mais prático e preciso para medições do potencial hídrico da planta (PEARCY *et al*, 1989). A utilização da câmara de pressão está baseada no conceito de que o potencial hídrico desenvolve uma tensão nas paredes da célula capaz de conduzir a água desde o solo até as folhas através do xilema. O rompimento da coluna d'água pela excisão de parte da

planta, em geral uma folha ou um ramo, faz com que água seja conduzida para o interior do xilema. A aplicação de uma pressão sobre o tecido analisado aumenta o potencial hídrico nas células e restabelece a coluna d'água anteriormente rompida (BOYER, 1995). A pressão necessária para o restabelecimento da coluna d'água é, segundo SCHOLANDER *et al* (1965), igual à tensão da água no xilema antes da excisão. A obtenção desta pressão é possível a partir da exudação da seiva através da superfície seccionada exposta no lado externo da câmara. Este valor de pressão equivale ao potencial hídrico foliar no momento da medição.

As medidas do ψ_f foram realizadas entre 7 e 8 horas da manhã, em todas as plantas a serem submetidas a medições de trocas gasosas no decorrer do dia. Foi selecionada aleatoriamente uma folha por vaso, sendo esta cortada junto a base. Estes procedimentos foram realizados em ambiente climatizado a fim de evitar que a transpiração modificasse de maneira desigual o ψ_f das plantas.

Medidas de Trocas Gasosas

As medições das trocas gasosas foram realizadas no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS. Essas foram feitas com o auxílio de um sistema portátil para a medição de trocas gasosas Li-Cor 6400 (Li-Cor Inc., USA).

Todas as medições foram feitas em ambiente climatizado para diminuir as diferenças ambientais durante os dias em que foram realizadas. Antes das medições, as plantas eram expostas a radiação de uma lâmpada de vapor de mercúrio (400 watts, General Electric), por um período médio de 90 minutos.

Neste experimento foram realizadas medidas pontuais de taxa fotossintética (A_{CO_2} – corresponde à taxa de fotossíntese obtida a uma concentração ambiente de 400 μmol

$\text{mol}^{-1} \text{CO}_2$) e Capacidade Fotossintética (A_{max} - corresponde à taxa de fotossíntese obtida a uma concentração ambiente de $800 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$).

A quantidade de luz recebida pela folha no momento da medição foi fixada em $1500 \pm 5 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sendo controlada através de uma fonte artificial (6400-02 LED, Licor Inc., USA) acoplada à câmara de medição do aparelho. A temperatura da folha no interior da câmara foi fixada em $25 \pm 1^\circ\text{C}$ e a umidade relativa foi mantida entre 55 e 85%. A concentração de CO_2 dentro da câmara foi controlada através da utilização de ampolas de CO_2 (CO_2 injector 6400-01, Licor Inc., USA) e foi fixada em $400 \pm 1 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ para a medição da A_{CO_2} e em $800 \pm 1 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ para medição da A_{max} . Para a realização das medidas foram selecionadas duas folhas jovens completamente expandidas por vaso, medidas simultaneamente, sendo cada vaso considerado uma unidade amostral. Após a medição, a área das folhas inseridas na câmara foi medida para a obtenção de parâmetros fotossintéticos recalculados em função da área foliar real.

As medições foram realizadas após a total estabilização dos parâmetros pelo aparelho. Os parâmetros foram considerados estáveis após aproximadamente 15 minutos de espera e posterior verificação de coeficiente de variação que deveria atingir 0,3%.

A análise desses dados permitiu o cálculo da limitação estomática (L) através da seguinte equação (FARQHAR & SHARQUEY, 1992):

$$L = (A_{800} \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1} - A_{400} \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}) / A_{800} \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$$

Onde: $A_{800} = A_{\text{max}}$ e $A_{400} = A_{\text{CO}_2}$

Área foliar e Massa Seca da parte aérea

Após as medições de fotossíntese, os vasos das plantas hidratadas foram desmontados e todas as folhas verdes de cada vaso foram retiradas e armazenadas em sacos

plásticos e mantidos em geladeira por 24 horas. Com o auxílio de um Medidor de Área Foliar (modelo LI-3100, Licor Inc., USA) foi feita a medição da área foliar total de cada planta. As unidades amostrais submetidas ao tratamento de estresse hídrico não foram avaliadas quanto a esses dois parâmetros, ficando reservadas para outros experimentos não abordados neste estudo.

Após estes procedimentos as folhas foram armazenadas em sacos de papel e levadas à estufa a 70°C até atingirem massa constante. A pesagem do material foi realizada em balança de precisão (modelo P1200, Mettler).

3.2.6 Análise estatística dos dados

Os dados deste experimento foram submetidos a Análises de Variância Univariada e Multivariada, seguindo exatamente a mesma metodologia descrita no capítulo 2. Cada vaso foi considerado uma unidade amostral, sendo utilizados os mesmos métodos de transformação das variáveis, medidas de semelhança entre as unidades amostrais e mesmos limiares de probabilidade. Testes de auto-reamostragem *bootstrap* também foram realizados.

3.3 Resultados

3.3.1 Dados Fisiológicos

De uma maneira geral, a espécie demonstrou ser resistente a períodos de restrição hídrica, não ocorrendo diferenças significativas entre as populações quanto aos três parâmetros fotossintéticos avaliados. Os dados médios para as variáveis fisiológicas são apresentados na tabela 5.

As duas populações apresentaram uma forte tendência de diminuição da taxa fotossintética (A_{CO_2}) e da capacidade fotossintética (A_{max}) quando submetidas a situações de estresse hídrico. No entanto, as plantas tiveram sua capacidade fotossintética (A_{max}) reduzida ao atingirem valores médios de potencial hídrico foliar de $-2,40$ MPa para a população Eldorado e $-1,70$ MPa para a população São José (Figura 14; Apêndice 7). Esses resultados sugerem que a população Eldorado apresentou maior capacidade de aclimação a períodos de deficiência hídrica, característica que pode tornar os indivíduos mais resistentes à seca.

Com relação aos valores de limitação estomática (L), apenas a população Eldorado respondeu a restrição hídrica, não ocorrendo diferenças significativas entre as populações para este parâmetro.

Verificou-se nos indivíduos da população Eldorado que, no período de restrição hídrica, a partir da adição de aproximadamente 40% da CV, as plantas apresentaram seus tecidos murchos e com alto grau de enrolamento foliar. Essas mesmas características só foram percebidas nas plantas da população São José dias depois, quando foram irrigadas com apenas 10% da CV.

Tabela 5: Parâmetros fotossintéticos (A_{CO_2} = Taxa fotossintética, A_{max} = Capacidade fotossintética e L= Limitação estomática) para as duas populações de *Andropogon lateralis* submetidas a dois regimes hídricos. Os dados apresentados representam as médias das unidades amostrais \pm erro padrão da média.

Tratamentos	A_{CO_2} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	L
EE	5,38 \pm 0,59	5,09 \pm 0,64	0,05 \pm 0,03
EH	8,71 \pm 1,40	10,53 \pm 1,43	0,21 \pm 0,04
SE	5,31 \pm 1,15	5,43 \pm 1,08	0,12 \pm 0,03
SH	8,76 \pm 1,23	9,65 \pm 1,43	0,14 \pm 0,05

Tabela 6: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando as respostas fotossintéticas das duas populações de *Andropogon lateralis* submetidas a dois regimes hídricos para cada uma das três variáveis fisiológicas (A_{CO_2} = Taxa fotossintética, A_{max} = Capacidade fotossintética e L= Limitação estomática). As probabilidades foram geradas em 1000 permutações aleatórias dos dados (P= 0,05).

Fonte de Variação	A_{CO_2}	A_{max}	L
Entre Grupos	0,053	0,004	0,086
Contrastes			
EH versus SH	0,987	0,666	0,311
EH versus EE	0,054	0,004	0,016
EH versus SE	0,086	0,014	0,138
SH versus EE	0,014	0,022	0,163
SH versus SE	0,059	0,033	0,697
EE versus SE	0,960	0,775	0,142

3.3.2 Dados Morfológicos

Comportamento Vegetativo

As plantas das duas regiões do Estado demonstraram diferentes padrões de respostas quanto às características vegetativas. A população São José apresentou valores de AF significativamente maiores aos valores apresentados pela população Eldorado (Figura 15). A população São José também apresentou valores de MS superiores aos encontrados para os indivíduos da população Eldorado (Figura 16), visto que o tamanho da AF e a quantidade de MS são variáveis fortemente correlacionadas.

Comportamento Reprodutivo

As duas populações, comparadas através de seus caracteres reprodutivos, apresentaram diferentes respostas às condições ambientais oferecidas. Foi verificado, para ambas as variáveis, que os indivíduos da população Eldorado investiram uma maior quantidade de recursos em estruturas reprodutivas. O número de CP e de RF apresentado pela população Eldorado foi significativamente maior em relação às plantas de São José. As médias das variáveis CP e RF são apresentadas nas figuras 17 e 18.

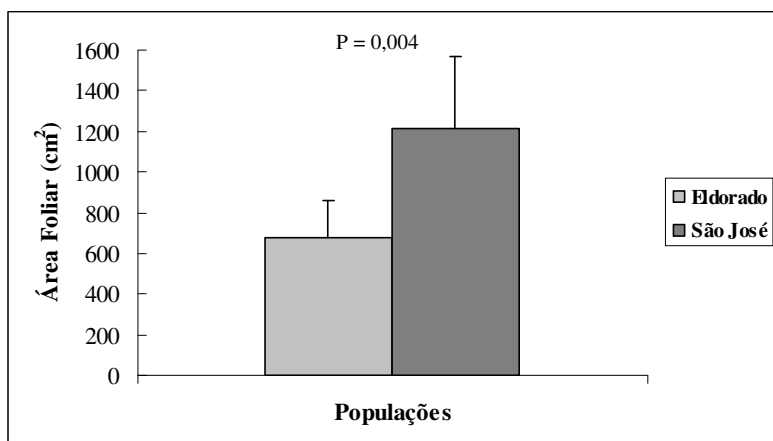


Figura 15: Área foliar das duas populações de *A. lateralis*. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

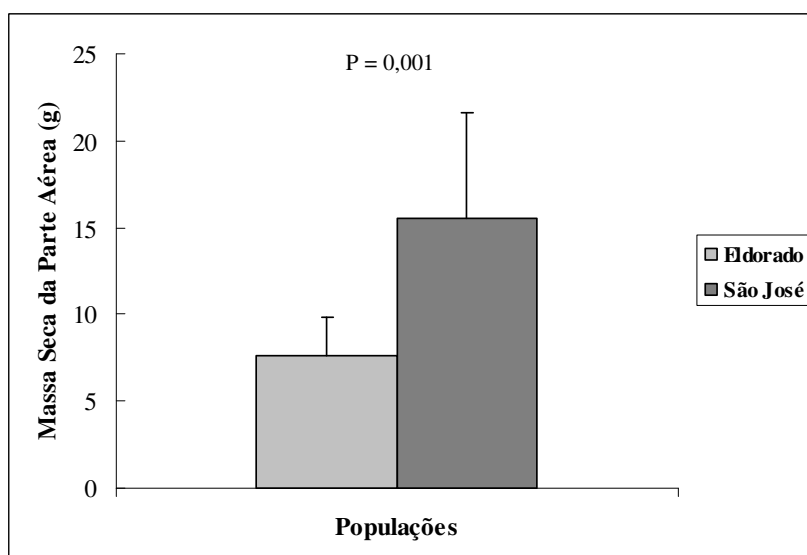


Figura 16: Massa seca da parte aérea das duas populações de *A. lateralis*. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

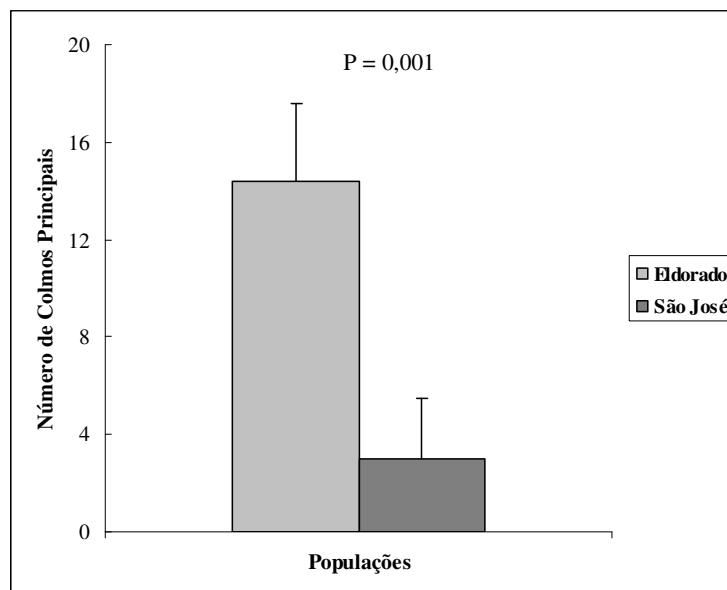


Figura 17: Número de colmos principais das duas populações de *A. lateralis*. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

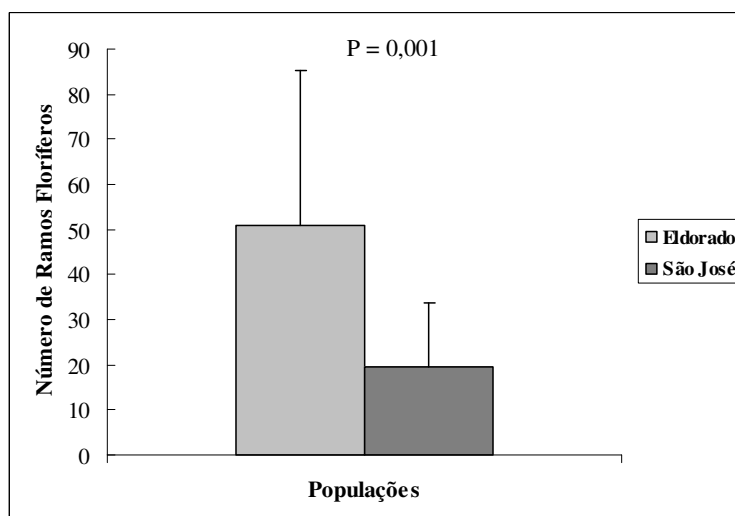


Figura 18: Número de ramos floríferos das duas populações de *A. lateralis*. Os valores correspondem às médias das unidades amostrais e as barras verticais indicam o desvio padrão da média.

A análise de variância realizada com as quatro variáveis morfológicas (AF, MS, CP e RF) consideradas em conjunto revelou diferenças significativas nas respostas das duas populações de *A. lateralis* frente às condições ambientais oferecidas ($P = \mathbf{0,001}$).

A análise de agrupamento das unidades amostrais resultou na formação de quatro grupos nítidos (Figura 19) conforme indica o teste de auto-reamostragem *bootstrap* (Apêndice 6). Os dados foram ordenados com base na partição em grupos obtida pela análise de agrupamentos. A análise de ordenação sintetizou a variação das unidades amostrais das duas populações e as variáveis mais correlacionadas a elas em dois eixos principais (Figura 20), contemplando cerca de 90,5% da variância total (Apêndice 6).

Os Grupos 4 e 3 foram formados pelas plantas da população São José, com menor número de CP e RF e valores altos de AF e MS (Figura 19). Os Grupos 2 e 1 foram formados pelas plantas da população Eldorado, que apresentaram um grande número de estruturas reprodutivas e baixos valores de AF e MS.

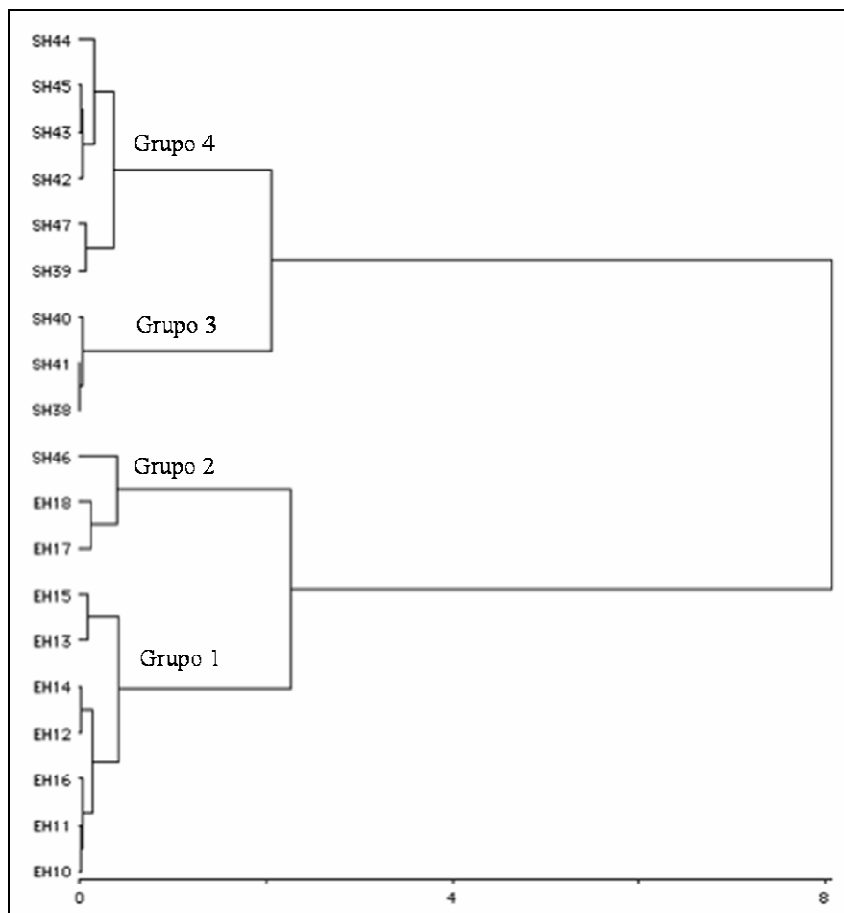


Figura 19: Dendrograma da análise de agrupamento das 35 unidades amostrais. As unidades foram descritas pelas quatro variáveis morfológicas padronizadas pela amplitude. O agrupamento foi realizado pelo método de variância mínima baseada em distâncias Euclidianas.

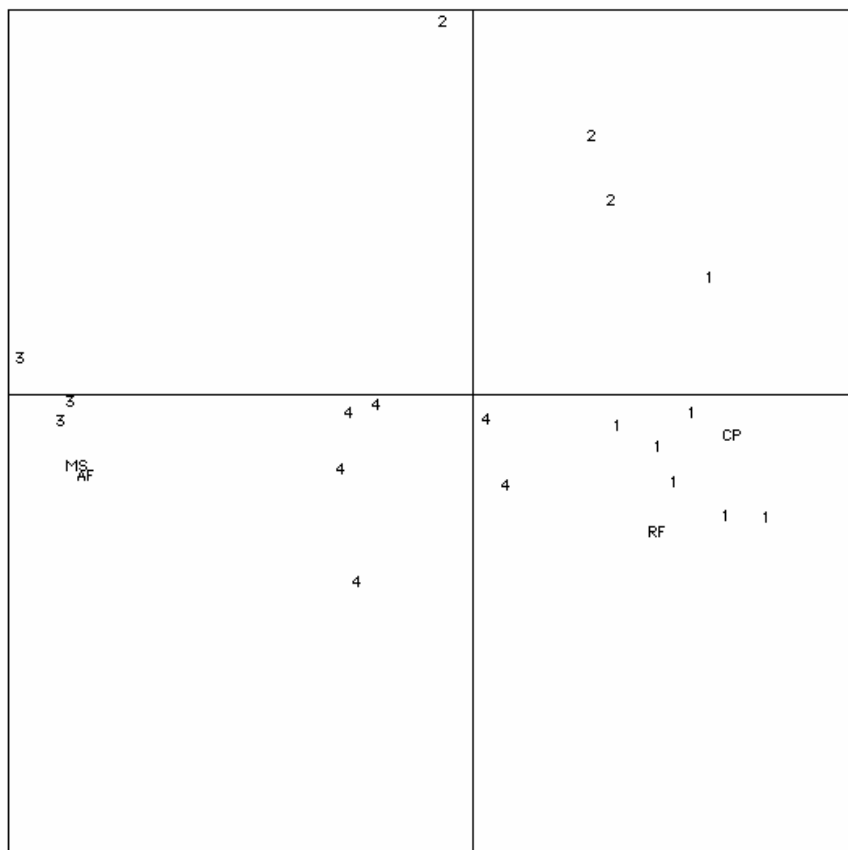


Figura 20: Diagrama de ordenação das 35 unidades amostrais. As unidades amostrais, identificadas pelos grupos formados na análise de agrupamentos (figura 19), foram descritas pelas quatro variáveis morfológicas padronizadas pela amplitude. O método utilizado foi o de análise de coordenadas principais baseado em distâncias Euclidianas.



Figura 21: Comparação dos atributos morfológicos de duas populações de *Andropogon lateralis*, submetidas a dois regimes hídricos. Os vasos do lado direito ilustram a murcha e o enrolamento foliares em resposta ao estresse hídrico. A população Eldorado caracterizou-se por desenvolver um maior número de estruturas reprodutivas, enquanto a população São José caracterizou-se pelo maior desenvolvimento das estruturas vegetativas.

Sincronia Temporal na Floração

A análise estatística dos estágios fenológicos da espécie confirmou a ocorrência de uma assincronia temporal na floração entre as duas populações ($P = 0,003$). As primeiras estruturas reprodutivas foram observadas nas plantas da população São José no início de outubro de 2003, enquanto na população Eldorado as mesmas estruturas só foram observadas mais tardiamente.

A análise de variância realizada para cada estágio fenológico (Tabela 6) sugeriu que a população São José apresentou um longo período de floração, enquanto a população Eldorado apresentou dois períodos em um curto espaço de tempo.

Tabela 7: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando o padrão de floração das duas populações de *A. lateralis* cultivadas em casa de vegetação, considerando cada estágio fenológico. As probabilidades foram geradas em 1000 permutações aleatórias dos dados. Os valores de probabilidade assinalados em negrito indicam diferenças significativas ($P = 0,05$). E = População Eldorado e S = População São José.

Fonte de Variação	Botão	Flor	Semente
Entre Grupos	0,008	0,113	0,028
Contraste			
E versus S	0,01	0,093	0,019

Para os estágios Botão e Semente, foram verificadas diferenças significativas entre as populações. Enquanto todas as plantas de Eldorado encontravam-se floridas e com botões da segunda floração, poucos indivíduos da população São José apresentavam essas estruturas (Apêndice 8). No período em que os estágios fenológicos foram avaliados, a maioria das plantas de São José já apresentava sementes, enquanto poucos indivíduos da população Eldorado apresentavam essas estruturas (Apêndice 8).

As unidades amostrais foram reunidas em quatro grupos nítidos (Figura 22) conforme indica o teste de auto-reamostragem *bootstrap* ($P = 0,439$). O Grupo 4 foi formado pelas unidades amostrais da população São José que não apresentaram nenhum tipo de estrutura reprodutiva. O Grupo 3 foi formado por plantas da mesma população, mas

que não apresentaram botões da segunda floração. O Grupo 1 foi formado por unidades amostrais da população Eldorado que não apresentaram sementes. O Grupo 2 foi formado por plantas das duas populações que apresentaram estruturas nos três estágios fenológicos. Esses resultados indicam os distintos padrões de respostas fenológicas entre as duas populações.

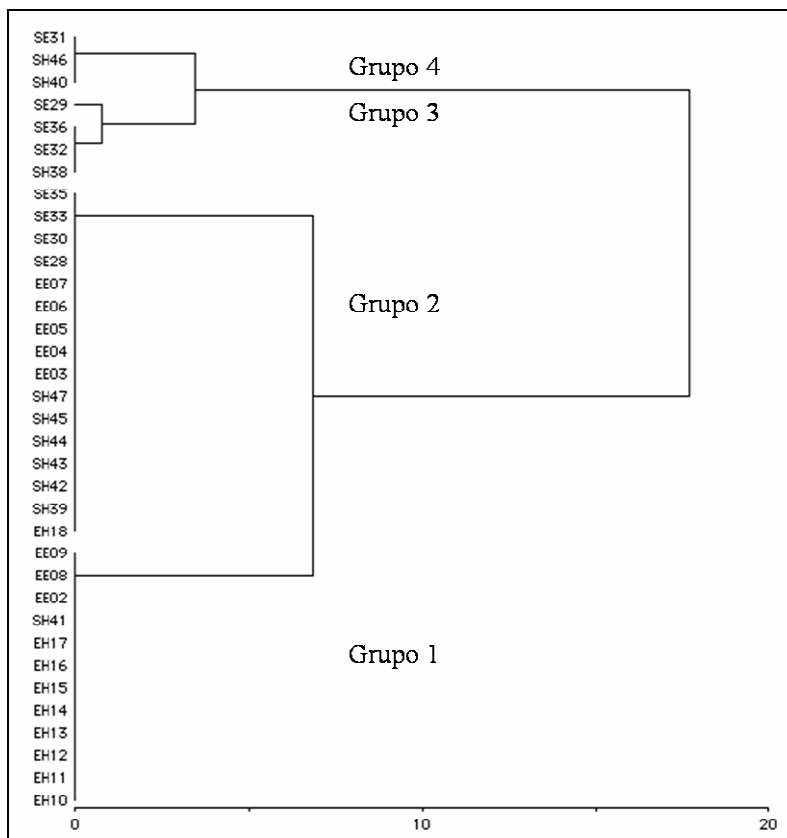


Figura 22: Dendrograma da análise de agrupamento das 35 unidades amostrais. As unidades foram descritas pelos três estágios fenológicos. O agrupamento foi realizado pelo método de variância mínima baseada em distâncias Euclidianas.

3.4 Discussão

Seguindo o padrão descrito para centenas de espécies na literatura ecofisiológica, os valores obtidos para os parâmetros fotossintéticos avaliados foram significativamente distintos entre os tratamentos com dois níveis de disponibilidade hídrica. As duas populações de capim-caninha tiveram decréscimos significativos tanto na taxa fotossintética como na capacidade fotossintética quando submetidos à restrição hídrica. Ao contrário dos resultados obtidos analisando os dados morfológicos deste experimento, as duas populações tiveram o mesmo comportamento para os parâmetros fisiológicos avaliados. No entanto, o fato de a população Eldorado ter apresentado enrolamento foliar antes da população São José pode ter auxiliado a manter o Ψ_f alto por mais tempo (SILVA *et al*, 2001). Essas características indicam que a população Eldorado é mais adaptada a períodos de seca do que a população São José.

As espécies apresentam variações fenotípicas morfológicas ou fisiológicas como conseqüência de diferentes estratégias adotadas para garantir seu desenvolvimento em ambientes limitantes, e com isso proporcionam uma maior captura e alocação de recursos, além de compensar, funcionalmente, as reduções no crescimento e biomassa, que conseqüentemente ocorrem em ambientes sujeitos a determinado (s) estresse (s) (SULTAN, 2000 e CHAPIN, 1991).

O resultado das análises das variáveis morfológicas obtidas neste experimento, assim como no trabalho descrito no capítulo 2, sugere duas estratégias de sobrevivência adotadas pelas populações de *Andropogon lateralis* estudadas: enquanto a população São José investiu mais recursos em estruturas vegetativas, apresentando valores maiores de área foliar e massa seca da parte aérea, a população Eldorado demonstrou investir mais recursos em estruturas reprodutivas, apresentando maior número de colmos principais e ramos floríferos por indivíduo.

O menor crescimento apresentado pelos indivíduos da população Eldorado pode ser uma adaptação aos períodos de menor disponibilidade hídrica (FERNÁNDEZ *et al*, 2002; GUENNI *et al*, 2002) comumente enfrentados pelas comunidades vegetais da Depressão Central. A maior pressão de pastejo utilizada nos campos da região (0,8 unidade animal por hectare) também pode ter causado a miniaturização da área foliar como mecanismo de tolerância a herbivoria (DÍAZ *et al*, 1992; QUADROS, 1999; TRINDADE, 2002). Esses mesmos fatores atuando conjuntamente também podem ter sido responsáveis pelo maior investimento em estruturas reprodutivas por parte da população Eldorado, visto que causam grandes distúrbios nas comunidades vegetais onde atuam.

A disponibilidade hídrica no solo também poderia explicar a assincronia temporal no processo de floração. Em trabalhos realizados em área de transição cerrado-vereda no estado de Minas Gerais, foi observado em *Eugenia calycina* (Myrtaceae) por CARDOSO & LOMÔNACO (2003) e para *Cabrlea canjerana* subsp. *polytricha* (Meliaceae) por FUZETO & LOMÔNACO (2000), que em solos com menor teor de umidade o florescimento ocorre mais tardiamente do que em solos com maiores reservas de água. Essas diferenças temporais foram atribuídas ao início das chuvas na região, que fizeram com que os solos de vereda, localizados em porções mais baixas, concentrassem maior teor de umidade, que somente mais tardiamente estaria presente nos solos do cerrado, com o acúmulo da água pluviométrica (CARDOSO & LOMÔNACO, 2003).

Este experimento revelou que as duas populações de *Andropogon lateralis* adotaram distintas estratégias de alocação de recursos, demonstrando diferenças na sua habilidade em responder às condições ambientais. Como todos os organismos desenvolveram-se sob o mesmo substrato e as mesmas condições microclimáticas (temperatura, umidade relativa do ar, suprimento hídrico e luminoso), as variações fenotípicas apresentadas foram atribuídas às propriedades genéticas da população, que

devem ser resultantes de diferenciação evolutiva dentro da espécie de acordo com o habitat (CARDOSO & LOMÔNACO, 2003; RICKLEFS, 2003).

Esses resultados evidenciaram a formação de ecótipos morfológicos para a espécie e demonstraram a importância da plasticidade fenotípica nos processos adaptativos e evolutivos das espécies nativas, atuando como um importante mecanismo gerador de variabilidade genética no bioma Campos Sulinos.

4. Conclusões gerais

O mecanismo de seleção natural das espécies requer que todo organismo encontre um equilíbrio ótimo entre a energia a ser gasta para a sobrevivência futura e a energia que é gasta para a sobrevivência no presente. Desta maneira, a repartição ou a alocação de energia entre várias atividades de um organismo reflete equilíbrios entre as vantagens e os custos de cada atividade a fim de melhorar sua sobrevivência ou desempenho futuros. Em ambientes instáveis e sujeitos a perturbações periódicas as espécies com alto potencial biótico tendem a ser favoravelmente selecionadas. É o caso da Depressão Central do Rio Grande do Sul, onde há longos períodos de restrição hídrica e alterações frequentes e bruscas de temperatura. Na região a pressão de pastejo é alta. As espécies que alocam mais energia em estruturas que favoreçam sua manutenção e capacidade competitiva são mais bem sucedidas sob ambientes com baixas probabilidades de perturbações severas. Nos Campos de Cima da Serra a disponibilidade hídrica é maior, o clima mais estável e a pressão de pastejo menor. Estes dois modos são conhecidos como seleção r e seleção K , respectivamente, e as espécies que as exibem, como estrategistas em r e K . Esta classificação é baseada nas constantes r (taxa máxima intrínseca de aumento da população) e K (capacidade suporte) da população (PIANKA, 1970; ODUM, 1988).

De acordo com as características demonstradas pelas duas populações de *Andropogon lateralis* em resposta a diferentes disponibilidades de nitrogênio e água, e conforme os conceitos acima apresentados, o ecótipo Eldorado é classificado como estrategista em r e o ecótipo São José é classificado como estrategista em K . Segundo PIANKA (1970) nenhum organismo é completamente r -selecionado e nem K -selecionado, e normalmente podem apresentar características entre os dois extremos.

Uma vez formados, os ecótipos podem evoluir, aumentando suas divergências, já que a tendência é que os fatores que impulsionam a variação fenotípica entre os ecótipos

sejam mantidos ou até mesmo acentuados. Esse processo de diferenciação pode em longo prazo culminar com a formação de novas espécies pelo processo de especiação simpátrica. Os dados obtidos confirmam a atuação da plasticidade fenotípica como mecanismo gerador de variabilidade fenotípica e apontam sua importância nos processos adaptativos e evolutivos envolvidos na formação de ecótipos nas regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul.

Para estudos futuros, a elaboração de experimentos envolvendo a translocação recíproca de indivíduos a campo e a investigação de outros parâmetros fisiológicos, como o ajuste osmótico, e anatômicos, como produção de ceras e diferenciação de tecidos, poderiam fornecer um panorama mais completo das variações fenotípicas da espécie.

“É... tem que cuidá o capim-caninha, porque na seca ele sempre tem uma folhinha verde pras vacas comerem!”

Flordoardo de Lima e Silva (*in memorian*),
em depoimento ao Sr. José Luís de Pellegrini

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SABER, A. N. 2003. **Os Domínios de Natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. 2 ed. São Paulo: Ateliê Editorial. 159p.

ABREU, C. T. **Respostas fotossintéticas de *Andropogon lateralis* Nees e *Piptochaetium montevidense* (Spreng.) Parodi, à sazonalidade e disponibilidade de nitrogênio do solo**. Porto Alegre: UFRGS, 2001. 86p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Programa de Pós-Graduação em Ecologia. UFRGS, 2001.

ARAÚJO, A. A. 1971. **Principais gramíneas do Rio Grande do Sul**. 3 ed. Porto Alegre: Sulina. 255p.

ARGENTA, G. *et al.* 2001. Relação da leitura do Clorofilômetro com os teores de clorofila extraível e de nitrogênio na folha de milho. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 13: 158-167.

AZZARINI, L. N. **Respostas ecofisiológicas de *Paspalum urvillei* (Steud) e *Piptochaetium montevidense* (Spreng) a diferentes doses de nitrogênio e à sazonalidade na região da Depressão Central do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: UFRGS, 2001. 87p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. UFRGS, 2001.

BACKES, A. & NARDINO, M. 1999. **Nomes populares e científicos de plantas do Rio Grande do Sul**. São Leopoldo: Editora UNISINUS. 202p.

BOLDRINI, I. I. **Dinâmica de Vegetação de uma pastagem natural sob diferentes níveis de oferta de forragem e tipos de solos, Depressão Central, RS**. Porto Alegre: UFRGS, 1993. 262p. Tese (Doutorado em Agronomia-Zootecnia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia. UFRGS, 1993.

BOLDRINI, I. I. 1997. **Campos do Rio Grande do Sul: caracterização fisionômica e problemática ocupacional**. Boletim do Instituto de Biociências da UFRGS, 56. Porto Alegre, 33p.

BOYER, J. S. 1995. **Measuring the water relations of plants and soils**. San Diego: Academic Press. 178p.

- BRAY, E. A. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* 2: 48-54.
- BURKART, A. 1969. **Gramíneas, Flora Ilustrada de Entre Rios, 2**. Buenos Aires: INTA. V. 2. 551p.
- CALLAWAY, R. M., PENNINGS, S. C., RICHARDS, C. L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84: 1115-1128.
- CARDOSO, G. L. & LOMÔNACO, C. 2003. Variações Fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Revista Brasileira de Botânica* 26:131-140.
- CHAPIN, F. S. 1991. Integrated Responses of Plants to Stress: A centralized system of physiological responses. *BioScience* 41: 29-36.
- CHAVES FILHO, J. T. & STACCIARINI-SERAPHIN, E. 2001. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St. Hil.) em resposta ao estresse hídrico. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 199-204.
- CRUZ, F. P. **Dinâmica de crescimento, desenvolvimento e desfolhação em *Andropogon lateralis* Nees**. Porto Alegre: UFRGS, 1998. 105p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. UFRGS, 1998.
- DAEHLER, C. C. *et al.* 1999. Evolution of a new ecotype of *Spartina alterniflora* (Poaceae) in San Francisco Bay, California, USA. *American Journal of Botany* 86: 543-546.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A. & CABIDO, M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3: 689-696.
- FARQUHAR, G. D. & SHARKEY, T. D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317-345.

FERNÁNDEZ, R. J.; WANG, M., REYNOLDS, J. F. 2002. Do morphological changes mediate plant responses to water stress? A steady-state experiment with two C₄ grasses. *New Phytologist* 155: 79-88.

FRANCO, A. M. S. **Plasticidade Fenotípica em *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kunze em resposta à disponibilidade de luz e água.** Porto Alegre: UFRGS, 2003. 99p. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Programa de Pós-Graduação em Botânica. UFRGS, 2003.

FRANÇA, S. Efeitos da disponibilidade de nitrogênio e água na fotossíntese, crescimento e produção do milho, em diferentes sistemas de cultura. Porto Alegre: UFRGS, 2003. 170p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia. UFRGS, 2003.

FUZETO, A. P. & LOMÔNACO, C. 2000. Potencial Plástico de *Cabralea canjerana* subsp. *Polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em áreas de cerrado e vereda, Uberlândia, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 23:169-176.

GOWER, J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 325-338.

GRIME, J. P. & MACKEY, J. M. L. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology* 16: 299-307.

GUENNI, O., MARÍN, D. & BARUCH, Z. 2002. Responses to drought of five *Brachiaria* species. I. Biomass production, leaf growth, root distribution, water use and forage quality. *Plant and Soil* 243: 229-241.

HERINGER, I. & JACQUES, A. V. A. 2002. Qualidade da forragem de pastagem nativa sob distintas alternativas de manejo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37: 399-406.

HERVÉ, A. M. B. & VALLS, J. F. M. 1980. O gênero *Andropogon* L. (Graminae) no Rio Grande do Sul. **Anuário Técnico do Instituto de Pesquisas Zootécnicas “Francisco Osório”**, Porto Alegre, v.7, p.317-410.

HUFFORD, K. M. & MAZER, S. J. 2003. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 147-155.

KUIPER, D. & KUIPER, P. J. C. 1988. Phenotypic plasticity in a physiological perspective. *Oecologia* 9: 43-59.

LARCHER, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RiMa. 531p.

LAWLOR, D. W. & CORNIC, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* 25: 275-294.

LI-COR Inc. 1998. **Using the LI-6400 Portable Photosynthesis System**. v.1. 174p.

LINDMAN, C. A. M. 1906. **A vegetação no Rio Grande do Sul (Brasil austral)**. Porto Alegre: Livraria Universal de Echenique Irmãos & Cia., 356 p.

MARCHIORI, J. N. C. 2002. Considerações terminológicas sobre os Campos Sulinos. *Ciência e Ambiente* 24: 139-150.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. Brasil. 2002. Biodiversidade Brasileira: Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros. Brasília: MMA/SBF. 404 p.

MINOLTA CAMERA Co., Ltda. 1989. **Manual for chlorophyll meter SPAD 502**. 22p.

MORAES, A. de; MARASCHIN, G. E.; NABINGER, C. Pastagens nos ecossistemas de clima subtropical: pesquisas para o desenvolvimento sustentável. In: SIMPÓSIO DE ECOSISTEMAS DE PASTAGENS, 2., 1995. Brasília. **Anais...** Brasília [s.n.], 1995. p.147-200.

MORENO, J. A. 1961. **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Secretaria da Agricultura. 41p.

NABINGER, C. Aspectos ecofisiológicos do manejo de pastagens e utilização de modelos como ferramenta de diagnóstico e indicação de necessidades de pesquisa. In: REUNIÃO DO GRUPO TÉCNICO REGIONAL DO CONE SUL (ZONA CAMPOS) EM MELHORAMENTO E UTILIZAÇÃO DE RECURSOS FORRAGEIROS DAS ÁREAS

TROPICAL E SUBTROPICAL, 16., 1996, Porto Alegre. **Resumos...** Porto Alegre: FAO/UFRGS, 1996.

ODUM, E. O. 1988. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara. 434p.

OKAMOTO, M. & OKADA, K. 2004. Differential responses of growth and nitrogen uptake to organic nitrogen in four gramineous crops. *Journal of Experimental Botany* 55: 1577- 1585.

OLIVEIRA, J. M. **Padrões e Processos Espaço-temporais em Ecótonos de Campos e Floresta com Araucária, em São Francisco de Paula, RS**. Porto Alegre: UFRGS, 2003. 103p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Programa de Pós-Graduação em Ecologia. UFRGS, 2003.

ORLÓCI, L. 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. *Journal of Ecology* 55: 195-205.

PARSONS, R. & OGTON, S. A. 1998. **Photosyn Assistant: software for analysis os photosynthesis**. Dundee Scientific, UK.

PEARCY, R. W.; EHLERINGER, J.; MOONEY, H. A., RUNDEL, P. W. 1981. **Plant Physiological Ecology – Field Methods and Instrumentation**. New York: Chapman and Hall. 457p.

PIANKA, E. R. 1970. On r- and K- selection. *The American Naturalist* 104: 592-597.

PILLAR, V. D. 1998. Sampling sufficiency in ecological surveys. *Abstracta Botanica* 22: 37-48.

PILLAR, V. D. 1999a. How sharp are classifications? *Ecology* 80: 2508-2516.

PILLAR, V. D. 1999b. The bootstrapped ordination reexamined. *Journal of Vegetation Science* 10: 895-902.

PILLAR, V. D. 2001. **MULTIV software para análise multivariada, testes de aleatorização e autoreamostragem “bootstrap”**. Porto Alegre, Departamento de Ecologia, UFRGS.

PILLAR, V. D. 2002. **SYNCSA software for character-based community analysis**. Porto Alegre, Departamento de Ecologia, UFRGS.

- PILLAR, V. D. & ORLÓCI, L. 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science* 7: 585-592, 1996.
- PIZZIO, R., PALLARÉS, O. R., FERNÁNDEZ, J. G. 1997. Pasturas subtropicales en campos bajos de corrientes. Mercedes: INTA. 4p. (Noticias y comentarios, 321).
- QUADROS, F. L. F. de. **Dinâmica vegetacional em pastagem natural submetida a tratamentos de queima e pastejo**. Porto Alegre: UFRGS, 1999. 136p. Tese (Doutorado em Agronomia-Zootecnia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia. UFRGS, 1999.
- QUADROS, F. L. F. de & PILLAR, V. D. 2002. Transições Floresta-Campo no Rio Grande do Sul. *Ciência e Ambiente* 24: 109-118.
- RAVEN, P. H. 2001. **Biologia Vegetal**. 6 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 906p.
- RICKLEFS, R. E. 2003. **A Economia da Natureza**. 3 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 503p.
- SAGE, R. F. 2004. The evolution of C4 photosynthesis. *New Phytologist* 161: 341-370.
- SCHOLANDER, P. F. *et al.* 1965. Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339-345.
- SILVA, S. da; SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M. de, MAGALHÃES, P. C. 2001. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidas à deficiência hídrica. *Ciência e Agrotecnologia* 25: 124-133.
- SULTAN, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. 1998. **Plant Physiology**. 2 ed. Sunderland: Sinauer Associates. 792p.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. 2004. **Fisiologia Vegetal**. 3 ed. Porto Alegre: ARTMED. 719p.
- THOMPSON, J. D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 246-249.

TRINDADE, J. P. P & ROCHA, M. G. da. 2002. Rebrotamento de Capim Caninha (*Andropogon lateralis* Nees) sob o efeito do pastejo e fogo. *Ciência Rural* 32: 141-146.

TRINDADE, J. P. P. **Processos de Degradação e Regeneração da Vegetação Campestre do entorno de Areas do Sudoeste do Rio Grande do Sul.** Porto Alegre: UFRGS, 2003. 145p. Tese (Doutorado em Agronomia-Zootecnia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia. UFRGS, 2003.

VALENTIN, J. L. 2000. **Ecologia Numérica: Uma introdução à análise multivariada em dados ecológicos.** Rio de Janeiro: Interciência. 117p.

VOLIS, S., MENDLINGER, S., WARD, D. 2002. Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* Koch along a gradient of productivity and predictability: plasticity in response to water and nutrient stress. *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 301-312.

WARD, J. H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of American Statistical Association* 58: 236-244.

ZANIN, A. **Revisão de *Andropogon* L. (Poaceae – Panicoideae – Andropogoneae) no Brasil.** São Paulo: USP, 2001. 401p. Tese (Doutorado em Ciências/Botânica) – Instituto de Biociências. USP, 2001.

ZOTARELLI, L. *et al.* 2003. Calibração do medidor de clorofila Minolta SPAD-502 para avaliação do conteúdo de Nitrogênio do Milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 38: 1117–1122.

Apêndices

Apêndice 1: Tabela de mortalidade dos indivíduos de *Andropogon lateralis* para o experimento do capítulo 2

Tratamentos	Nº de indivíduos descartados	Nº de indivíduos considerados
E0	03	07
E1	04	06
E2	02	08
S0	05	05
S1	04	06
S2	04	06
Nº de indivíduos considerados = 38		

Apêndice 2: Tabela de mortalidade dos indivíduos de *Andropogon lateralis* para o experimento do capítulo 3.

Tratamentos	Nº de indivíduos descartados	Nº de indivíduos considerados
EE	02	08
EH	01	09
SH	00	10
SE	02	08
Nº de indivíduos considerados = 35		

Apêndice 3: Análise de Variância via Testes de Aleatorização avaliando as respostas das duas populações de *Andropogon lateralis* aos tratamentos com diferentes níveis de adubação nitrogenada para cada uma das quatro variáveis morfológicas. As probabilidades foram geradas em 1000 permutações aleatórias dos dados. Os valores de probabilidade assinalados em negrito indicam diferenças significativas ($P = 0,05$).

Fonte de Variação	CP	RF	AF	MS
Entre Grupos	0,001	0,001	0,001	0,001
Contrastes				
E0 versus E1	0,002	0,001	0,137	0,302
E0 versus E2	0,002	0,004	0,005	0,008
E0 versus S0	0,018	0,087	0,005	0,008
E0 versus S1	0,147	0,733	0,001	0,003
E0 versus S2	0,904	0,394	0,005	0,001
E1 versus E2	0,007	0,660	0,054	0,058
E1 versus S0	0,004	0,006	0,031	0,024
E1 versus S1	0,003	0,002	0,005	0,002
E1 versus S2	0,003	0,005	0,008	0,003
E2 versus S0	0,003	0,008	0,704	0,758
E2 versus S1	0,002	0,011	0,004	0,005
E2 versus S2	0,002	0,012	0,003	0,003
S0 versus S1	0,261	0,069	0,008	0,005
S0 versus S2	0,124	0,034	0,006	0,004
S1 versus S2	0,657	0,619	0,046	0,091

Apêndice 4: Resultados das análises de ordenação e agrupamento de unidades amostrais descritas pelas quatro variáveis morfológicas sob diferentes tratamentos com adubação nitrogenada. A informação contida nos eixos refere-se à variação total dos dados. A estabilidade dos eixos e a nitidez dos grupos são indicadas por probabilidades geradas em 1000 iterações de auto-reamostragem *bootstrap*. Assinaladas em negrito as probabilidades indicativas de eixos estáveis ou de grupos nítidos.

Ordenação			Agrupamento	
Eixo	Informação contida nos eixos (%)	Estabilidade dos eixos $P(\theta_i \geq \theta_i^*)$	Número de Grupos	Nitidez de Grupos $P(G^\circ \leq G^*)$
1	63,8	0,12	2	0,252
2	32,4	0,056	3	0,220
			4	0,333

Apêndice 5: Tabela de dados morfológicos brutos obtidos no experimento do capítulo 2.

Unidades Amostrais	Colmos Principais	Ramos Floríferos	Botão	Flor	Semente	Área Foliar (cm ²)	Massa Seca da parte aérea (g)
E001	4	13	1	1	0	95,91	1,60
E002	2	7	1	1	0	171,16	2,63
E003	5	18	1	1	0	165,55	2,65
E004	6	19	1	1	0	31,94	0,49
E005	2	4	1	1	0	60,18	0,83
E006	7	36	1	1	0	37,21	0,46
E007	4	19	1	1	0	77,41	1,07
E108	14	71	1	1	0	76,33	1,22
E109	13	82	1	1	0	145,17	2,10
E110	22	150	1	1	0	143,24	1,90
E111	16	71	1	1	0	286,10	3,27
E112	19	140	1	1	0	125,72	1,43
E113	16	122	1	1	0	106,87	1,49
E216	55	190	1	1	0	175,73	2,24
E217	33	209	1	1	0	164,84	1,64
E218	29	44	1	1	0	522,88	6,30
E219	51	195	1	1	1	366,60	3,85
E220	21	51	1	1	0	346,29	4,41
E221	40	181	1	1	0	523,34	2,89
E222	20	19	1	1	0	129,12	1,73
E223	33	87	1	1	1	211,21	7,15
S024	0	0	0	0	0	354,30	5,30
S025	1	10	0	1	0	199,58	2,44
S026	2	11	0	0	1	210,40	2,23
S027	1	3	0	0	1	293,04	3,40
S029	2	12	1	0	1	311,39	3,76
S130	2	27	1	1	1	468,97	5,73
S131	1	20	0	0	1	954,83	13,10
S132	6	17	0	0	1	437,28	5,37
S133	0	0	0	0	0	1403,15	21,20
S134	3	15	1	1	1	528,40	7,04
S135	3	34	0	1	1	682,46	7,44
S236	3	24	1	1	1	1470,21	18,22
S237	3	29	1	1	1	1238,58	14,72
S238	12	48	1	1	0	507,02	6,60
S239	1	12	0	1	0	1543,59	21,25
S240	1	5	0	1	0	2218,18	24,70
S241	3	22	1	1	0	1402,47	15,64

Apêndice 6: Tabela de dados fisiológicos brutos obtidos no experimento do capítulo 2.

Unidades Amostras	Valores SPAD	$A_{\max} E$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A_{CO_2} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	L	EC E	$\text{CO}_2 E$ (Pa)
E001	30,3	27,12	12,45	9,82	0	13,69	2,578
E002	36,2	28,29	13,05	16,00	0,18	2,81	2,413
E003	37,4	27,1	11,4	15,30	0,25	5,67	2,767
E004	26,1	19,14	9,16	10,60	0,14	3,39	2,528
E005	34,5	16,95	8,2	13,60	0,40	1,22	1,572
E006	33,0	29,77	11,45	14,20	0,19	19,07	2,426
E007	33,8	29,51	13,35	14,00	0,05	8,73	2,744
E108	37,8	31,83	20,85	19,70	0	13,24	1,319
E109	39,2	35,42	12,8	14,70	0,13	11,54	2,221
E110	42,8	19,85	12,05	12,20	0,01	6,02	1,339
E111	39,2	23,84	13,25	18,50	0,28	4,56	1,049
E112	37,5	75,54	15,55	17,80	0,13	69,11	2,813
E113	44,0	29,92	14,35	21,60	0,34	20,94	1,659
E216	40,0	21,86	11,6	14,30	0,19	32,72	1,240
E217	44,1	73,68	17,2	18,40	0,07	75,92	2,499
E218	46,3	23,81	7,47	18,70	0,60	7,0	2,528
E219	42,8	53,36	20,95	20,60	0	47,99	1,396
E220	43,8	24,81	17,4	20,10	0,13	6,78	0,669
E221	51,4	25,47	12,4	19,90	0,38	1,50	2,272
E222	52,2	22,41	13,6	13,00	0	4,28	2,401
E223	52,7	13,7	12,15	14,20	0,14	3,54	0,022
S024	30,6	17,45	11,75	10,70	0	2,94	1,689
S025	36,9	26,62	9,11	12,00	0,24	6,86	3,161
S026	35,4	26,13	8,03	16,40	0,51	3,02	2,967
S027	30,3	24,51	14,15	15,60	0,09	3,25	1,298
S029	40,5	35,26	17,4	16,00	0	13,82	1,457
S130	38,9	19,69	8,13	13,70	0,41	1,45	3,002
S131	32,9	44,07	11,44	15,80	0,28	11,05	3,076
S132	37,6	36,29	12,5	17,10	0,27	36,10	1,429
S133	27,7	12,54	6,42	15,60	0,59	1,44	1,248
S134	38,6	21,5	13,5	13,70	0,01	6,45	1,465
S135	37,7	19,12	8,2	11,20	0,27	1,92	3,329
S236	44,3	25,56	11,95	14,00	0,15	3,11	3,259
S237	47,4	27,86	15,9	20,70	0,23	2,88	1,422
S238	45,9	18,59	13,45	14,20	0,05	3,68	1,161
S239	42,3	25,17	16,4	14,50	0	5,32	1,771
S240	46,4	28,49	15,75	14,70	0	16,86	1,374
S241	46,7	20,19	16,86	2,96	0	8,25	3,072

Apêndice 7: Tabela de dados fisiológicos brutos obtidos no experimento do capítulo 3.

Unidades Amostrais	Ψ_f (MPa)	A_{CO_2} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	L
EE02	- 2,12	4,52	3,65	0
EE03	- 2,02	6,36	7,00	0,09
EE04	- 2,06	5,24	5,41	0,03
EE05	- 2,38	3,66	4,87	0,25
EE06	- 3,14	3,76	1,88	0
EE07	- 2,60	5,93	5,33	0
EE08	- 2,96	4,79	4,96	0,03
EE09	- 1,88	8,74	7,63	0
EH10	- 0,20	13,40	17,60	0,24
EH11	- 0,14	4,54	5,00	0,09
EH12	- 0,06	7,04	9,58	0,27
EH13	- 0,14	7,19	8,43	0,15
EH14	- 0,10	7,18	8,37	0,14
EH15	- 0,14	15,10	12,10	0
EH16	- 0,12	13,8	17,10	0,19
EH17	- 0,14	5,46	8,24	0,34
EH18	- 0,20	4,65	8,33	0,44
SE28	- 1,54	9,33	9,50	0,02
SE29	- 1,46	0,57	0,67	0,15
SE30	- 1,46	5,25	5,43	0,03
SE31	- 1,22	3,16	3,79	0,17
SE32	- 2,56	2,63	3,21	0,18
SE33	- 1,66	9,66	9,76	0,01
SE35	- 2,40	4,41	5,09	0,13
SE36	- 1,92	7,46	6,01	0,24
SH38	- 0,08	7,01	9,25	0,24
SH39	- 0,12	18,20	16,10	0
SH40	- 0,19	6,67	9,79	0,32
SH41	- 0,12	6,82	4,59	0
SH42	- 0,14	9,32	12,30	0,24
SH43	- 0,18	8,64	6,54	0
SH44	- 0,16	5,17	7,22	0,28
SH45	- 0,16	5,62	5,45	0
SH46	- 0,14	7,94	7,24	0
SH47	- 0,08	12,20	18	0,32

Apêndice 8: Tabela de dados morfológicos brutos obtidos no experimento do capítulo 3.

Unidades Amostrais	Colmos Principais	Ramos Floríferos	Botão	Flor	Semente	Área Foliar (cm ²)	Massa Seca da parte aérea (g)
EE02	19	113	1	1	0	-	-
EE03	18	94	1	1	1	-	-
EE04	15	43	1	1	1	-	-
EE05	18	92	1	1	1	-	-
EE06	15	67	1	1	1	-	-
EE07	14	122	1	1	1	-	-
EE08	16	38	1	1	0	-	-
EE09	10	47	1	1	0	-	-
EH10	14	36	1	1	0	818,3	8,90
EH11	15	30	1	1	0	865,3	8,70
EH12	17	38	1	1	0	803,2	8,90
EH13	11	25	1	1	0	426	4,60
EH14	17	41	1	1	0	748,5	7,40
EH15	13	33	1	1	0	462,5	10,60
EH16	12	30	1	1	0	831	9,10
EH17	14	6	1	1	0	679,3	6,20
EH18	7	10	1	1	1	462,5	4,30
SE28	4	33	1	1	1	-	-
SE29	1	6	0	0	1	-	-
SE30	3	25	1	1	1	-	-
SE31	0	0	0	0	0	-	-
SE32	1	9	0	1	1	-	-
SE33	3	15	1	1	1	-	-
SE35	4	37	1	1	1	-	-
SE36	9	36	0	1	1	-	-
SH38	1	7	0	0	1	1635	23,00
SH39	7	28	1	1	1	946,6	11,70
SH40	0	0	0	0	0	1607	23,20
SH41	1	6	1	1	0	1544	23,20
SH42	5	25	1	1	1	1310	15,10
SH43	4	22	1	1	1	1209	13,80
SH44	4	38	1	1	1	1326	16,70
SH45	3	25	1	1	1	1091	13,10
SH46	0	0	0	0	0	489,8	4,80
SH47	4	40	1	1	1	942,3	10,70

Apêndice 9: Resultados das análises de ordenação e agrupamento de unidades amostrais descritas pelas quatro variáveis morfológicas. A informação contida nos eixos refere-se à variação total dos dados. A estabilidade dos eixos e a nitidez dos grupos são indicadas por probabilidades geradas em 1000 iterações de auto-reamostragem *bootstrap*. Assinaladas em negrito as probabilidades indicativas de eixos estáveis ou de grupos nítidos.

Ordenação			Agrupamento	
Eixo	Informação contida nos eixos (%)	Estabilidade dos eixos $P(\theta_i \geq \theta_i^*)$	Número de Grupos	Nitidez de Grupos $P(G^o \leq G^*)$
1	66,47	0,117	2	0,245
2	24,11	0,188	3	0,15
			4	0,324

Apêndice 10: Cronograma do tratamento de restrição hídrica aplicado as plantas a partir do 191º dia de experimento.

Datas das irrigações	Volume de água adicionado (ml)	Valor de CV correspondente (%)
14/08/2003 a 19/02/2004	700	100
20/02/2004	700	100
23/02/2004	490	70
26/02/2004	350	50
29/02/2004	210	30
03/03/2004	70	10
06/03/2004	70	10
07 a 12/03/2004	00	00
13 a 19/03/2004	700	100
22/03/2004	420	60
25/03/2004	175	25
28/03/2004	70	10
30/03/2004	25	3.6
31/03/2004	25	3.6
01/04/2004	700	100
02/04/2004	700	100

Apêndice 11: Análise química das amostras de solo coletadas junto as raízes dos espécimes das duas populações e das amostras das misturas de solo utilizadas nos experimentos.

PARÂMETRO	NATUREZA DAS AMOSTRAS			
	São José dos Ausentes	Eldorado do Sul	Mistura experimento Nitrogênio	Mistura experimento Déficit Hídrico
Argila (%)	32	22	6	8
pH H ₂ O	4,5	5,4	7,4	7,4
Índice SMP	4,3	6,1	7,5	7,4
P (mg L ⁻¹)	3,0	2,7	50	402
K (mg L ⁻¹)	157	321	64	214
M. O. (%)	5,5	4,1	2,3	7,1
Al _{troc.} (cmol _c L ⁻¹)	6,8	0,5	0	0
Ca _{troc.} (cmol _c L ⁻¹)	0,9	1,8	5,7	12,7
Mg _{troc.} (cmol _c L ⁻¹)	0,6	1,5	0,9	1,8
Al + H (cmol _c L ⁻¹)	16,5	3,3	0,9	1,0
CTC (cmol _c L ⁻¹)	18,5	7,4	7,7	16,1
% SAT da CTC - Bases	10	56	88	94
% SAT da CTC - Al	36,8	6,8	0	0
Relação Ca/Mg	1,5	1,2	6	7
Relação Ca/K	2,2	2,2	35	23
Relação Mg/K	1,5	1,8	5	3,3
S (mg L ⁻¹)	5,3	7,9	8,0	51
Zn (mg L ⁻¹)	3,6	3,2	4,8	16
Cu (mg L ⁻¹)	1,1	0,9	1,0	0,1
B (mg L ⁻¹)	0,2	0,6	0,5	0,4
Mn (mg L ⁻¹)	30	13	1	1