

**PAULO GONÇALVES DUCHINI**

**ASPECTOS PRODUTIVOS E ESTABILIDADE POPULACIONAL DE GRAMÍNEAS  
PERENES COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO CULTIVADAS  
PURAS OU EM MISTURA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciência Animal, da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciência Animal, Área de Concentração: Produção Animal.

Orientador: André Fischer Sbrissia

**LAGES**

**2017**

Ficha catalográfica elaborada pelo(a) autor(a),  
com auxílio do programa de geração automática  
da Biblioteca Setorial do CAV/UDESC

Duchini, Paulo Gonçalves

Aspectos produtivos e estabilidade populacional  
de gramíneas perenes com diferentes estratégias de  
crescimento cultivadas puras ou em mistura. / Paulo  
Gonçalves Duchini. - Lages , 2017.

104 p.

Orientador: André Fischer Sbrissia

Tese (Doutorado) - Universidade do Estado de Santa  
Catarina, Centro de Ciências Agroveterinárias,  
Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal, Lages,  
2017.

1. complementariedade. 2. composição botânica. 3.  
consórcio. 4. monocultivo. 5. oveyielding. I.  
Sbrissia, André Fischer. II. Universidade do Estado  
de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação. III.  
Titulo.


**PAULO GONÇALVES DUCHINI**

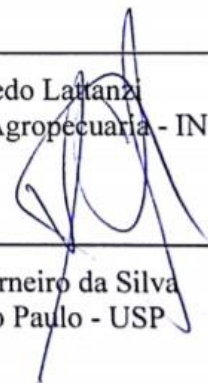
**ASPECTOS PRODUTIVOS E ESTABILIDADE POPULACIONAL DE GRAMÍNEAS PERENES COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO CULTIVADAS PURAS OU EM MISTURA**

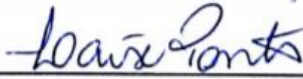
Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciência Animal, da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciência Animal, Área de Concentração: Produção Animal.


**Banca examinadora:**

**Orientador:**   
Professor Dr. André Fischer Sbrissia  
Universidade do Estado de Santa Catarina - UDESC

**Membro:**   
Dr. Fernando Alfredo Lattanzi  
Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria - INIA - Uruguai

**Membro:**   
Professor Dr. Sila Carneiro da Silva  
Universidade de São Paulo - USP

**Membro:**   
Dra. Laíse da Silveira Pontes  
Instituto Agronômico do Paraná - IAPAR

**Membro:**   
Professor Dr. Henrique M. N. Ribeiro-Filho  
Universidade do Estado de Santa Catarina - UDESC

**Lages, 28 de agosto de 2017**



Dedico essa Tese a toda minha família, em especial meus pais João Paulo e Cristina, por todo amor e apoio que sempre me deram.

Ofereço à minha noiva Gabriela e àqueles que de alguma forma participaram do longo caminho que percorri para concluir mais essa etapa da minha formação intelectual e pessoal.



## AGRADECIMENTOS

Primeiramente à Deus, por ter me dado a vida e permitido, como em todas as demais etapas da minha vida, que eu chegasse com sucesso ao final.

Aos meus pais João Paulo e Cristina, por todo amor, ensinamentos, incentivo e apoio que sempre me deram e que, com certeza, também foram essenciais para que eu pudesse concluir com êxito o meu Doutorado.

Ao meu irmão Henrique, pelo companheirismo e por ter me ensinado a conviver e lidar com personalidades distintas.

À minha noiva Gabriela, pelo amor e companheirismo, sendo indispensável física, intelectual e emocionalmente para a condução do experimento e elaboração deste manuscrito.

Um agradecimento especial ao meu orientador Prof. Dr. André Fischer Sbrissia, pela oportunidade que me foi dada há mais de seis anos atrás, pelos ensinamentos valiosos para minha vida científico-acadêmica e pela amizade construída. André, saibas que não és apenas um orientador, mas um amigo e exemplo a ser seguido e que, com certeza, todos os teus ‘orientados’ te admiram.

Ao Prof. Dr. Henrique Mendonça Nunes Ribeiro Filho e ao Prof. Dr. Dimas Estrásulas de Oliveira, pelas risadas e pelas valiosas conversas.

À UDESC, pelo ensino de qualidade e estrutura disponíveis desde a minha graduação até o desenvolvimento dessa Tese.

À FAPESC e a CAPES pela concessão de bolsa de estudos.

À todos os integrantes do NUPEP, pelo apoio na condução do experimento a campo, pelas conversas descontraídas que sempre resultam em aprendizado e pelos momentos de descontração que foram essenciais na estruturação desse Grupo de Pesquisa que só tem a crescer.

À todos os professores e colegas do programa de pós-graduação.

À EPAGRI e à PGW sementes, pela cessão das sementes utilizadas neste protocolo.

Enfim, a todos que de alguma forma participaram dessa conquista, meus sinceros agradecimentos!





*“Aprenda com os erros dos outros. Você não consegue viver tempo suficiente para cometer todos por si mesmo.” Eleanor Anna Roosevelt*

*“Toda decisão acertada é proveniente de experiência. E toda experiência é proveniente de uma decisão não acertada.” Albert Einstein*



## RESUMO

DUCHINI, Paulo Gonçalves. **Aspectos produtivos e estabilidade populacional de gramíneas perenes com diferentes estratégias de crescimento cultivadas puras ou em mistura**. 2017. 104p. Tese (Doutorado em Ciência Animal – Área: Produção Animal). Universidade do Estado de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal. Lages, 2017.

Pastagens são ecossistemas multifuncionais e seus benefícios podem ser potencializados quando espécies com características contrastantes crescem misturadas. Sendo assim, é necessário que as populações das diferentes espécies persistam para que os serviços ecossistêmicos sejam maximizados, embora geralmente as espécies mais hábeis em capturar o recurso limitante excluam as menos competitivas. Esta Tese testou a hipótese central de que gramíneas perenes de diferentes tipos funcionais podem coexistir e compor misturas estáveis e produtivas em ambientes férteis e com desfolhações frequentes e lenientes. Três espécies com diferentes tamanho/formas e estratégias de crescimento contrastantes (*Arrhenatherum elatius* cv. SCS314 Santa Vitória, *Dactylis glomerata* cv. Ambar e *Festuca arundinacea* cv. Quantum II) foram cultivadas durante três anos em monocultivo e misturadas. Após o estabelecimento das comunidades de plantas (primeiro ano), todos os pastos passaram a ser adubados para manter níveis elevados de fertilidade do solo e manejados por meio de desfolhações frequentes e lenientes (cortes realizados quando os pastos interceptavam no máximo 95% da radiação incidente em 50% de suas alturas correspondentes). Populações de *A. elatius*, *D. glomerata* e *F. arundinacea* foram estáveis tanto em monocultivo quanto na mistura, de modo que os quatro pastos apresentaram o mesmo índice de estabilidade populacional ao longo do ano (IEP = 1,06; P = 0,9738). A dinâmica do perfilhamento de cada espécie não foi afetada pela espécie vizinha, sendo que geralmente as maiores taxas de mortalidade e aparecimento de perfilhos ocorreram na *A. elatius* e as menores na *F. arundinacea*. Sendo assim, a proporção das espécies na mistura se manteve constante durante todo o período experimental. A mistura apresentou a mesma produção dos monocultivos mais produtivos, mesmo com 68,1% da sua biomassa em pós-corte ser de *D. glomerata*, a espécie com menor produção quando em monocultivo. Embora não tenha sido observado *transgressive overyielding*, a mistura e o *D. glomerata* apresentaram a maior estabilidade produtiva. *Arrhenatherum elatius* e *F. arundinacea* apresentaram *overyieldings* e, mesmo estando em menor proporção, foram responsáveis por *overyieldings* na mistura. Para as três espécies, os *overyieldings* foram mais influenciados pela produção de folhas. Os resultados aqui apresentados indicam a possibilidade de utilizar espécies de gramíneas perenes com estratégias de crescimento contrastantes para compor misturas estáveis e produtivas, além de potencializar a produção de folhas quando manejadas intensivamente.

**Palavras-chave:** Complementariedade, composição botânica, consórcio, dinâmica do perfilhamento, monocultivo, *overyielding*.



## ABSTRACT

DUCHINI, Paulo Gonçalves. **Productive aspects and population stability in perennial grasses with different growth strategy grown as monocultures or mixture.** 2017. 104p. Thesis (Doctorate in Animal Science – Area: Animal Production). Santa Catarina State University. Post Graduate Program in Animal Science. Lages, 2017.

Pastures are multifunctional ecosystems and their benefits could be enhanced when species with contrasting characteristics are grown mixed. In this way, it is necessary that populations of the different species persist in order to maximize ecosystem services, although, generally, the species most likely to capture the limiting resource will exclude those that are less competitive. Thus, this thesis aimed to test the central hypothesis that perennial grasses of different functional types can coexist and compose stable and productive mixed swards in a fertile environment with frequent and lenient defoliation. Three species with different size/shapes and contrasting growth strategies (*Arrhenatherum elatius* SCS314 Santa Vitória, *Dactylis glomerata* Ambar and *Festuca arundinacea* Quantum II) were cultivated for three years in monocultures and in a mixture of them. After establishment of plant communities (first year), all grasses were fertilized to maintain high levels of soil fertility and managed by frequent and lenient defoliation (defoliation when the pastures intercepted a maximum of 95% of incident light and cut down to 50% of its corresponding heights). Populations of *A. elatius*, *D. glomerata* and *F. arundinacea* were stable both, in monocultures and mixed swards, so that the four pastures had the same population stability index throughout the year (PSI = 1.06;  $P = 0.9738$ ). Tiller dynamics of each species was similar when grown in monoculture or mixed and, in general, the highest mortality and birth tiller rates occurred in *A. elatius* and the lowest in *F. arundinacea*. Therefore, the proportion of species in the mixture was the same throughout the experimental period. The mixture showed the same production of the most productive monocultures, even with 68.1% of its post-cut biomass being composed by *D. glomerata*, the species with lower production in monoculture. Although *transgressive overyielding* was not observed, the mixture and *D. glomerata* showed the greatest productive stability. *Arrhenatherum elatius* and *F. arundinacea* presented *overyieldings* and, even representing the lower proportion of the mixture swards, were responsible for the *overyieldings* of the mixture. For the three species the *overyieldings* were more influenced by the production of leaves. The results presented here indicate the possibility of using perennial grasses with contrasting growth strategies to form stable and productive mixtures while maximizing leaf production when managed intensively.

**Key words:** Complementarity, botanical composition, intercrop, monoculture, *overyielding*, tiller dynamic.



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Precipitação, insolação e temperaturas (máximas, médias e mínimas) ao longo do período experimental e valores médios dos últimos 85 anos em Lages, Santa Catarina, Brasil. Fonte: Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – CPTEC/INPE.....55
- Figura 2 – Demografia do perfilhamento em populações de *Festuca arundinacea* (A), *Arrhenatherum elatius* (B) and *Dactylis glomerata* (C) em monocultivos ou em mistura (A. *elatius* ■■■; F. *arundinacea* ■■■ ; D. *glomerata* □□□ (D)) ao longo do período experimental. Padrões de preenchimento diferentes nos diagramas dos monocultivos representam a densidade populacional de perfilhos de cada uma das 22 gerações de perfilhos ao longo do período experimental.....63
- Figura 3 – Índice de estabilidade populacional de perfilhos ao longo das estações do ano em populações de *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) and *Dactylis glomerata* (Dg) crescendo em monocultivos ou em mistura. As diferenças entre estações do ano para cada tratamento estão mostradas por letras maiúsculas e as diferenças entre tratamentos em cada estação do ano estão indicadas por letras minúsculas.....64
- Figura 4 – Diagrama da estabilidade populacional de perfilhos em populações de *Festuca arundinacea* (triângulos), *Arrhenatherum elatius* (quadrados) e *Dactylis glomerata* (círculos) em monocultivos (símbolos cheios) ou em mistura (símbolos vazios) ao longo das estações do ano. Os símbolos indicam o índice de estabilidade populacional de perfilhos (IEP) como resultado de combinações entre taxas de sobrevivência (TSP) e aparecimento (TAP) de perfilhos de acordo com a seguinte equação:  $IEP = TSP + TAP$  (Adaptado de Matthew & Sackville Hamilton, 2011). As setas indicam a sequência das estações do ano a partir do inverno.....67
- Figura 5 – Proporção de cada espécie em uma mistura de *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) e *Dactylis glomerata* (Dg) semeadas na mesma proporção considerando as biomassas em pós e pré-corte ou densidade populacional de perfilhos. Médias de três repetições, quatro estações do ano e dois anos ( $n = 24$ ).....86
- Figura 6 – (A) Produção líquida de forragem em pastos de *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) e *Dactylis glomerata* (Dg) em monocultivos ou em mistura. Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ). (B) Produção líquida médio de forragem desses quatro tratamentos em dois anos. Médias de três repetições e quatro tratamentos ( $n = 12$ ).....87
- Figura 7 – Participação de cada espécie na produção de forragem de uma mistura composta por *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) e *Dactylis glomerata* (Dg) semeadas na mesma proporção ao longo das estações do ano. A linha pontilhada indica a produção líquida de forragem (considerando material morto e outras espécies) na mesma mistura. Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ).....88





- Figura 8 – Variação intra-anual da produção de forragem em populações de *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) e *Dactylis glomerata* (Dg) em monocultivos ou em mistura. Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ).....89
- Figura 9 – (A) Produção de forragem observada e esperada (considerando a proporção de cada espécie e suas respectivas produções de forragem em monocultivo) de uma mistura composta por *Festuca arundinacea*, *Arrhenatherum elatius* e *Dactylis glomerata* semeada nas mesmas proporções ao longo das estações do ano e (B) seus desvios proporcionais totais ( $D_t$ ) e ponderados ( $\bar{D}$ ) da produção de forragem esperada na mistura (Adaptado de Loreau, 1998). Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ). Os asteriscos indicam  $\bar{D}$  e  $D_t$  diferentes de zero (0,0) com um intervalo de confiança de 95%..... 90
- Figura 10– Produção de forragem observada e esperada (considerando a proporção de cada espécie e suas respectivas produções de forragem em monocultivo) em populações de *Festuca arundinacea* (A), *Arrhenatherum elatius* (B) e *Dactylis glomerata* (C) crescendo em uma mistura semeada com nas mesmas proporções ao longo das estações do ano e seus respectivos desvios proporcionais da produção de forragem esperada (valores em itálico =  $D_i$ ; Adaptado de Loreau, 1998). Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ). Os asteriscos indicam  $D_i$  diferente de zero (0,0) com um intervalo de confiança de 95%.....91
- Figura 11– Regressões pelo método do RMA (*reduced major axis*) entre o  $D_t$  total e seus respectivos  $D_i$  para folhas (círculos vazios) e colmos (círculos cheios) em populações de *Festuca arundinacea* (A), *Arrhenatherum elatius* (B) e *Dactylis glomerata* (C) crescendo em uma mistura semeada com nas mesmas proporções. Os círculos representam os valores para cada parcela e em cada estação do ano. A linha pontilhada representa uma relação de 1:1 e os asteriscos indicam regressões com diferentes coeficientes angulares com um intervalo de confiança de 95%..... 92



## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Quantidade de Calcáreo dolomítico, fósforo ( $P_2O_5$ ), potássio ( $K_2O$ ) e nitrogênio (N) aplicados em cada ano..... 55
- Tabela 2 – Datas de avaliação da dinâmica do perfilhamento (gerações de perfilhos a-v) ao longo do período experimental..... 58
- Tabela 3 – Densidade populacional de perfilhos e peso por perfilhos de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* and *Dactylis glomerata* em monocultivos ou em mistura ao longo das estações do ano..... 61
- Tabela 4 – Taxas de mortalidade e aparecimento de perfilhos de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* em monocultivos ou em mistura ao longo das estações do ano..... 65
- Tabela 5 – Número total de perfilhos surgidos em cada estação do ano e suas respectivas meia-vidas em pastos de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* crescendo em monocultivos ou em mistura (considerando as três espécies)..... 66
- Tabela 6 – Variação intra-annual da produção líquida de forragem em pastos de *Festuca arundinacea*, *Arrhenatherum elatius* e *Dactylis glomerata* em monocultivos ou em mistura. Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ).....89
- Tabela 7 – Parâmetros das regressões entre os  $D_i$  na densidade populacional de perfilhos ( $D_i$  DPP; perfilhos  $kg^{-1} MS^{-1}$ ) ou produção de matéria seca por perfilho ( $D_i$  A/p; g perfilho $^{-1}$ ) e os  $D_i$  totais em populações de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* crescendo em uma mistura semeada com nas mesmas proporções..... 93



## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>25</b>
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>27</b>
2.1 A IMPORTÂNCIA DAS PASTAGENS E DA BIODIVERSIDADE EM ECOSISTEMAS PASTORIS.....	27
2.2 BIODIVERSIDADE E SUAS RELAÇÕES COM PRODUÇÃO E ESTABILIDADE DE PASTAGENS.....	28
2.3 BIODIVERSIDADE, ABSORÇÃO DE NUTRIENTES E MELHORIA DAS CONDIÇÕES DO SOLO.....	33
2.4 INTENSIDADE LUMINOSA E SUA RELAÇÃO COM ASPECTOS FUNCIONAIS DE ECOSISTEMAS PASTORIS.....	34
2.5 DIVERSIDADE DE ESPÉCIES EM PASTAGENS PARA PRODUÇÃO ANIMAL.....	36
2.6 DINÂMICA DO PERFILHAMENTO × PERSISTÊNCIA DAS POPULAÇÕES DE PLANTAS EM PASTAGENS.....	39
2.7 REFERÊNCIAS.....	40
<b>3. HIPÓTESES.....</b>	<b>47</b>
3.1 GERAL.....	47
3.2 ESPECÍFICAS.....	47
<b>4 OBJETIVOS .....</b>	<b>49</b>
4.1 GERAL.....	49
4.2 ESPECÍFICOS .....	49
<b>5 DINÂMICA DO PERFILHAMENTO DE GRAMÍNEAS PERENES CRESCENDO EM MONOCULTIVO OU MISTURADAS: EVIDÊNCIA EXPERIMENTAL DE QUE OS MECANISMOS DE PERSISTÊNCIA ESTÃO CONECTADOS COM SUA ESTRATÉGIA DE CRESCIMENTO .....</b>	<b>51</b>
5.1 RESUMO.....	51
5.2 INTRODUÇÃO .....	52
5.3 MATERIAL E MÉTODOS.....	54
<b>5.3.1 Local e preparo da área experimental.....</b>	<b>54</b>
<b>5.3.2 Tratamentos e manejos .....</b>	<b>56</b>
<b>5.3.3 Densidade populacional de perfilhos e peso por perfilho.....</b>	<b>57</b>
<b>5.3.4 Dinâmica populacional de perfilhos.....</b>	<b>58</b>
<b>5.3.5 Análise Estatística .....</b>	<b>60</b>

5.4 RESULTADOS.....	61
5.4.1 Densidade populacional de perfilhos e peso por perfilho.....	61
5.4.2 Demografia do perfilhamento.....	62
5.4.3 Estabilidade populacional e taxas de mortalidade e aparecimento de perfilhos ....	64
5.4.4 Quantidade de perfilhos surgidos em cada estação do ano e suas meia-vidas .....	65
5.4.5 Estabilidade das populações de perfilhos de cada espécie .....	66
5.5 DISCUSSÃO .....	67
5.5.1 Estratégias de crescimento × estratégias de persistência .....	67
5.5.2 Dinâmica do perfilhamento dos monocultivos × das populações na mistura.....	71
5.6 CONCLUSÃO E IMPLICAÇÕES .....	71
5.7 REFERÊNCIAS.....	72
<b>6 GRAMÍNEAS PERENES COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO PODEM COMPOR MISTURAS PRODUTIVAS E ESTÁVEIS EM AMBIENTES INTENSIVAMENTE MANEJADOS .....</b>	<b>77</b>
6.1 RESUMO.....	77
6.2 INTRODUÇÃO .....	78
6.3 MATERIAL E MÉTODOS .....	80
6.3.1 Local e preparo da área experimental .....	80
6.3.2 Tratamentos e manejos.....	81
6.3.3 Produção de forragem e composição de espécies .....	82
6.3.4 Variação intra-anual da produção de forragem .....	83
6.3.5 Expectativas de produção e <i>overyieldings</i> .....	83
6.3.6 Análise estatística .....	85
6.4 RESULTADOS.....	85
6.4.1 Composição de espécies na mistura.....	85
6.4.2 Produção de forragem e contribuição de cada espécie na mistura .....	86
6.4.3 Variação intra-anual da produção de forragem .....	88
6.4.4 Expectativas de produção na mistura e <i>overyieldings</i> .....	90
6.4.5 Desvios proporcionais determinantes do $D_i$ total para cada espécie .....	92
6.5 DISCUSSÃO .....	93
6.5.1 Efeito da complementariedade entre espécies no <i>overyielding</i> da mistura.....	94
6.5.2 Efeito da complementariedade entre espécies na estabilidade produtiva da mistura .....	95

<b>6.5.3 Impactos dos <math>D_i</math> para folhas, colmos, DPP e produção por perfilhos individuais sobre o <math>D_i</math> total.....</b>	<b>96</b>
6.6 CONCLUSÕES E IMPLICAÇÕES .....	98
6.7 REFERÊNCIAS .....	98
<b>7 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>103</b>





## 1 INTRODUÇÃO

A utilização de uma base alimentar forrageira para a produção de carne e leite é a forma mais barata de produzir proteína de origem animal, sendo o custo inversamente relacionado com a proporção de forragem na dieta colhida pelos próprios animais. Entretanto, é necessário baixo teor de fibras e elevada quantidade de folhas em uma pastagem para que os animais possam apresentar elevados índices zootécnicos. Além disso, é igualmente importante manter elevada produção de forragem para suprir a demanda dos rebanhos por alimento ao longo do ano.

Essas condições têm sido alcançadas pela intensificação do sistema com maior aplicação de insumos e desfolhações frequentes e lenientes. Entretanto, as variações climáticas intra e inter-anuais resultam em elevada variabilidade da qualidade e da produção de forragem entre as diferentes estações do ano, fato que tende a se agravar com os extremos climáticos observados nas últimas décadas. Nesse sentido, a utilização de pastagens biodiversas, ou seja, implantadas com várias espécies misturadas, parece ser uma alternativa, não só para aumentar a produção de forragem e a estabilidade produtiva das pastagens, mas também para maximizar a multifuncionalidade do ecossistema pastoril.

A complementariedade espaço-temporal na captação dos recursos entre as espécies pertencentes a diferentes ‘grupos funcionais’ tem sido apontada como principal fator responsável pelas relações positivas entre biodiversidade e os inúmeros serviços prestados pelos ecossistemas pastoris. Entretanto, embora a complexidade desses sistemas muitas vezes dificulte a adoção de pastagens com maior diversidade de espécies pelos produtores, os incrementos mais significativos ocorrem com a introdução de poucas espécies. Nesse sentido, as características das espécies a serem implantadas em uma mistura parecem ser mais importantes que a quantidade de espécies *per se*. Por outro lado, é extremamente importante que os manejos adotados possibilitem que as espécies implantadas persistam na área e participem efetivamente da mistura para que os benefícios da biodiversidade sejam maximizados.

Apesar dos grupos funcionais serem geralmente associados a espécies de diferentes famílias (e.g. *Poaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae*, etc), espécies de gramíneas já foram classificadas como pertencentes a diferentes ‘tipos funcionais’ por apresentarem velocidade de renovação de tecidos e capacidade de captar recursos bastante distintos. Provavelmente, por esse motivo os benefícios da diversidade de espécies têm sido observados em misturas

compostas apenas por gramíneas. No entanto, poucos trabalhos avaliaram os impactos da mistura entre gramíneas perenes sobre a produção de forragem e a estabilidade produtiva dessas pastagens quando manejadas intensivamente, ou seja, sob manejos preconizados para uso em sistemas intensivos de produção animal.

Em regiões de clima subtropical e temperado no sul do Brasil, principalmente em lugares com temperaturas médias amenas ao longo de todo o ano, as espécies perenes de inverno têm despertado o interesse de produtores e técnicos por vegetarem durante grande parte do ano. A aveia perene (*Arrhenatherum elatius* L.), o dactilo (*Dactylis glomerata* L.) e a festuca (*Festuca arundinacea* Schreb.) são três espécies promissoras para serem utilizadas nessas regiões, inclusive para compor misturas a serem utilizados em sistemas intensivos de produção animal. Isso porque, além de vegetarem durante grande parte do ano, apresentam diferentes tamanhos, formas e estratégias de crescimento. Contudo, poucos trabalhos buscaram entender suas estratégias de perenização e os impactos da competição interespecífica na produção de forragem e estabilidade produtiva quando essas espécies são implantadas em mistura e manejadas intensivamente.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 A IMPORTÂNCIA DAS PASTAGENS E DA BIODIVERSIDADE EM ECOSISTEMAS PASTORIS

O início do cultivo de plantas forrageiras data de 1300 a.C. com a utilização da alfafa na Turquia, porém a disseminação e a intensificação do uso de diferentes espécies forrageiras ocorreram apenas no início da era cristã (HIRATA, 2005). Nessa época, têm-se os primeiros registros da importância das pastagens para a alimentação animal e, conseqüentemente, alimentação humana. Inúmeros relatos foram grafados na Bíblia e reforçam o papel vital das pastagens na produção de alimentos e manutenção da vida (Salmo 103:14; Deuteronômio 11:14-15; Joel 1:18). Devido a essa importância, alguns autores já discutiam manejos para a alfafa antes mesmo do nascimento de Jesus Cristo.

Ao longo dos séculos, o papel das pastagens na produção de alimentos de origem animal foi ganhando reconhecimento, aumentando a quantidade de espécies utilizadas (adaptadas a cada região) e de estudos visando recomendação de manejos para gerar incrementos na produtividade dos sistemas de produção animal. Entretanto, nas últimas décadas, o ecossistema pastagem tem sido tratado como um ecossistema multifuncional e vem ganhando destaque por apresentar importantes benefícios ao meio ambiente e a existência e o desenvolvimento sustentável da humanidade (HIRATA, 2005). Segundo Hirata (2005), dentre os benefícios gerados pelas pastagens podemos citar: conservação e melhoria do solo, conservação de paisagens e da vida selvagem, melhoria e proteção dos ambientes da poluição, recuperação de áreas degradadas, formação de áreas de lazer e recreação, potencial de conversão da biomassa em energia, recurso de fibras para a produção de papel e materiais de construção e fonte de extratos para fabricação de produtos farmacêuticos. Todos esses benefícios são possíveis graças a um banco genético gigantesco espalhado por todos os continentes.

A diversidade genética contida nas plantas forrageiras resulta em uma infinidade de características morfogênicas, estruturais e fisiológicas capazes de construir incontáveis ambientes dependendo da combinação de espécies e genes resultantes dos fatores bióticos, abióticos e antrópicos que atuam sobre o meio ao longo dos anos. De acordo com Weigelt et al. (2009), a multifuncionalidade dos ecossistemas pastoris tem relação positiva com a

diversidade de espécies, porém as ações do homem têm contribuído fortemente para a redução da biodiversidade, inclusive dos ecossistemas pastoris.

Há muitos anos, pesquisadores de diversas partes do mundo vêm estudando o papel da biodiversidade sobre a produção e a manutenção de diferentes ecossistemas, interesse que tem aumentado com a exposição de sérios problemas ambientais causados pelo homem. Com relação aos ecossistemas pastoris, esses estudos têm mostrado que incrementos em biodiversidade resultam em aumentos significativos de produção de forragem (TILMAN et al., 1996; HECTOR et al., 1999; VAN RUIJVEN e BERENDSE, 2003; CARDINALE et al., 2007; WEIGELT et al., 2009; KÜCHENMEISTER et al., 2012) e estabilidade produtiva (TILMAN, REICH e KNOPS, 2006; CREISSEN et al., 2013; GROSS et al., 2014; HECTOR et al. 2010), além de mitigar possíveis impactos ambientais decorrentes da intensificação dos sistemas de produção animal inseridos nesses ecossistemas (TILMAN, WEDIN e KNOPS, 1996; CARDINALE, 2011; PÉRÈZ et al., 2013; LANGE et al., 2015). Além disso, para Tilman et al. (2006) o fornecimento confiável, eficiente e sustentável de alimentos provenientes de animais dependentes de forragem para a alimentação, de biocombustíveis e dos serviços do ecossistema pastagem podem ser aprimorados pelo uso da biodiversidade. No mesmo sentido, Pembleton et al. (2015) sugeriram a utilização de pastagens com maior diversidade de espécies em sistemas de produção de leite baseado em pasto na Austrália e na Nova Zelândia como alternativa para maximizar a produtividade do sistema e mitigar possíveis prejuízos ambientais causados por sua intensificação.

## 2.2 BIODIVERSIDADE E SUAS RELAÇÕES COM PRODUÇÃO E ESTABILIDADE DE PASTAGENS

A multifuncionalidade das pastagens é altamente dependente de sua capacidade de manter altas produções de biomassa. Pastagens que tenham elevada produção primária em um determinado momento (produção de matéria seca) e manutenção produtiva ao longo dos meses e anos (estabilidade) começam a desempenhar seu papel de ecossistema multifuncional e apresentar benefícios econômicos e ambientais. Isso porque a produção sustentável de carne e leite, por exemplo, são dependentes da produção de tecido vegetal resultante do sequestro de moléculas de carbono e nitrogênio livres no meio ambiente, sendo que maior consumo de CO<sub>2</sub> e nitrogênio podem ser encontrados nas comunidades mais biodiversas (NAEEM et al.,

1994; TILMAN et al. 1996). Da mesma forma, Naeem et al. (1994) e Spehn et al. (2000) mostraram que elevada diversidade de plantas em um ecossistema permite melhor distribuição tridimensional e ocupação dos espaços do dossel. Para Naeem et al. (1994), essa complementariedade arquitetônica observada em pastagens multiespecíficas sugere uma explicação mecanicista para a relação positiva entre biodiversidade e produtividade. Ainda de acordo com Naeem et al. (1994), como todas as funções de um ecossistema são dependentes das entradas de energia no sistema, é sugestivo que a maior produção e, conseqüentemente, melhor interceptação de luz nas comunidades com maior diversidade de espécies possa contribuir indiretamente para a maior absorção de nutrientes (N, P, K) e água e para o processo de decomposição da matéria orgânica. Sendo assim, quanto maior a eficiência produtiva das pastagens maior será o impacto de sua multifuncionalidade.

Muitos trabalhos têm estudado a relação entre diversidade de espécies e produção de forragem (HECTOR et al., 1999; VAN RUIJVEN e BERENDSE, 2003; SANDERSON et al., 2005; BALVANERA et al. 2006; CARDINALE et al. 2006, 2007; KÜCHENMEISTER et al., 2012) e concordam que comunidades com maior biodiversidade são mais produtivas em comparação à comunidades menos diversas. Loreau e Hector (2001), avaliando dados coletados em ecossistemas pastoris da Europa pelo projeto BIODEPTH (*Biodiversity and Ecosystem Processes in Terrestrial Herbaceous Ecosystems*), concluíram que os incrementos em produção de forragem com maior diversidade de espécies são reflexos da complementariedade entre as espécies que compõem tais ecossistemas. Segundo os mesmos autores, existem dois mecanismos responsáveis por essa complementariedade que podem, ou não, atuar em uma mesma comunidade: I) Facilitação e II) Diferença entre nicho ecológico. O primeiro mecanismo permite que alguma espécie se beneficie de alguma característica inerente a outra espécie. Um exemplo clássico deste processo ocorre em pastagens mistas de gramíneas e leguminosas, onde as gramíneas utilizam o nitrogênio fixado ao solo pelas bactérias associadas às leguminosas. O segundo mecanismo ocorre pelas diferentes características (morfológicas, estruturais, fisiológicas) presentes nas diferentes espécies componentes da comunidade de plantas que resulta em diferenças espaço-temporais na captura de recursos e pode reduzir a competição entre plantas e melhorar a exploração dos recursos acima e abaixo do solo.

Diversos índices foram propostos nas últimas décadas para quantificar os efeitos da competição interespecífica sobre os diversos aspectos funcionais dos ecossistemas (WEIGELT e JOLLIFFE, 2003). No entanto, o efeito líquido da complementariedade sobre a produção de forragem de cada espécie tem sido denominado *overyielding* e é comumente

mensurado como rendimento relativo (*relative yield, RY*) ou desvio proporcional da produção esperada (*proportional deviation from expected yield, D<sub>i</sub>*) (LOREAU, 1998). Esses índices comparam a produção de forragem de cada espécie na mistura em relação às suas produções de forragem quando em monocultivo. Da mesma forma, o rendimento relativo total (*relative yield total, RYT*) e o desvio proporcional total ( $D_t$ ) e ponderado ( $\bar{D}$ ) da produção esperada podem ser utilizados para mensurar *overyieldings* de uma comunidade, considerando todas as espécies presentes e suas respectivas proporções. Nesse sentido, de forma simplificada, existe *overyielding* quando a produção de uma mistura supera a média dos monocultivos das espécies que a compõem, resultando em valores de  $RYT > 1$  e  $D_t > 0$  (FRIDLEY, 2001). Em alguns casos a mistura poderá produzir além da espécie mais produtiva em monocultivo, apresentando *transgressive overyielding* (HECTOR, 1998). Por outro lado, os efeitos da competição interespecífica podem resultar em produção de forragem da mistura abaixo da média para seus monocultivos, sendo esse cenário denominado de *underyielding*. Vale ressaltar que, embora a complementariedade no uso dos recursos seja associada principalmente com espécies de ordens e famílias distintas, características morfofisiológicas e tipos funcionais contrastantes têm sido relatadas para espécies pertencentes à mesma família (e.g. *Poaceae*; CRUZ et al., 2002; SILVEIRA et al., 2010). Esse pode ser um dos motivos pelos quais aumentos na diversidade de espécies em misturas exclusivas de gramíneas também resultem em *overyielding* (GROSS et al., 2007; PONTES et al., 2012).

A biodiversidade também tem sido relacionada positivamente com maior estabilidade produtiva (COTTINGHAM et al., 2001; TILMAN et al., 2006; GRIFFIN et al., 2009; HECTOR et al. 2010) e é apontada como uma importante ferramenta para amenizar os prejuízos causados pelas mudanças climáticas sobre os processos dos ecossistemas pastoris e sua multifuncionalidade (MAESTRE et al., 2012). Segundo Pimm (1984), a estabilidade de um ecossistema leva em conta sua resistência às perturbações e sua capacidade de recuperação, denominada resiliência. Tilman e Downing (1994), avaliando a relação entre esses dois componentes da estabilidade e a riqueza de espécies em diferentes comunidades, concluíram que tanto a resistência quanto a resiliência aumentam com incrementos no número de espécies que compõem a comunidade. No estudo desses últimos autores, além da resistência das comunidades à falta d'água apresentar relação assintótica positiva com a diversidade de espécies, a biomassa produzida após um período de seca foi semelhante àquelas antes da seca para as comunidades com cinco ou mais espécies. Esses resultados mostram que a redução da biodiversidade diminui a resistência e a capacidade de recuperação de um ecossistema quando submetido às perturbações. Resultado semelhante foi encontrado

por Sanderson et al. (2005), que em um ano seco encontraram menor produção de forragem em uma mistura binária em relação às misturas com três, seis e nove espécies.

Segundo Tilman et al. (2006) e Hector et al. (2010), a biodiversidade aumenta as flutuações temporais de população e produção primária de cada espécie que compõe uma mistura, mas reduz essas variabilidades na comunidade. De acordo com esses autores, assincronia na flutuação populacional e superprodução de determinadas espécies são responsáveis por aumentar a estabilidade de ecossistemas biodiversos, porém este segundo mecanismo desempenha papel modesto. Allan et al. (2011), trabalhando com gradientes de diversidade por sete anos, concluíram que a estabilidade a longo prazo de ambientes biodiversos é resultado principalmente da assincronia na flutuação populacional das espécies presentes nessas comunidades, pois as espécies dominantes foram diferentes ao longo dos anos. Duchini et al. (2014) sugeriram que a assincronia na flutuação populacional de cada espécie em uma mistura composta por duas gramíneas melhora sua estabilidade comparativamente aos seus monocultivos pela manutenção do índice de área foliar (IAF) dessa comunidade. Entretanto, para que esse benefício seja observado é necessário que as espécies presentes na área apresentem flutuações populacionais distintas, caso contrário o funcionamento efetivo da comunidade será muito próximo àquele de um monocultivo (HECTOR et al., 2010).

Sendo assim, pastagens biodiversas (por exemplo, campos nativos e misturas agronômicas) se tornarão cada vez mais importantes em sistemas produtivos, não apenas por aumentar a produção primária, mas principalmente por melhorar a distribuição de forragem ao longo do ano e a tolerância das pastagens às perturbações climáticas e antrópicas. Contudo, essas conclusões devem ser tomadas com cuidado, uma vez que a grande maioria dos experimentos com biodiversidade conduzidos para estudar sua relação com produtividade não foram desenhados para entender a estabilidade desses ecossistemas e vice e versa (CARDINALE et al., 2013).

Nesse sentido, algumas teorias foram desenvolvidas para tentar explicar a correlação da diversidade de espécies sobre a produção primária e a estabilidade produtiva dos ecossistemas. Ao menos três hipóteses bem distintas foram elaboradas com esse propósito e apresentam relações e princípios muito diferentes. A primeira foi postulada por Yachi e Loureau (1999) e descreve o efeito de segurança (*insurance effects*) da biodiversidade, assumindo que a produtividade de um ecossistema em qualquer ponto no tempo é igual à biomassa das espécies mais produtivas. De acordo com esses autores, maior diversidade de espécies garante em todas as situações ao menos uma espécie altamente produtiva

maximizando a produção primária não apenas em um determinado momento, mas em qualquer ponto no tempo.

Outra teoria, desenvolvida por Ives et al. (2000), prega que o efeito da biodiversidade sobre a produção primária e a estabilidade produtiva são independentes, uma vez que essas duas variáveis produtivas são controladas por mecanismos distintos. Para esses autores, os efeitos da biodiversidade sobre a produção primária de um ecossistema são controlados pelo grau de diferença (características morfológicas, estruturais e fisiológicas) entre as espécies componentes da comunidade, determinando com que eficiência os recursos disponíveis são absorvidos. De forma contrária, os efeitos da biodiversidade sobre a estabilidade produtiva ocorrem por meio da intensidade das relações entre as espécies presentes na área e as variações no ambiente.

Uma terceira teoria, proposta por Hooper et al. (2005) e Cardinale et al. (2007), sugere efeito inverso da biodiversidade sobre a produção primária e a estabilidade de um ecossistema. De acordo com esses estudos, essas duas funções são controladas pelo grau de diferença entre as espécies que compõem cada ecossistema e um efeito positivo sobre uma delas acarreta um efeito negativo sobre a outra. Segundo essa teoria, a diferença entre espécies em um ambiente com alta diversidade resulta em elevada produção de biomassa devido ao uso eficiente dos recursos disponíveis, porém reduz as interações competitivas e, conseqüentemente, as dinâmicas de compensação entre espécies que estabilizam a biomassa da comunidade ao longo do tempo. De forma contrária, em ecossistemas com pequenas diferenças entre espécies que apresentam uma grande sobreposição na necessidade e uso dos recursos, a diversidade tem pouco impacto sobre a produção primária, porém, como a competição se intensifica, as dinâmicas de compensação tendem a estabilizar a biomassa dessas comunidades.

Em uma meta-análise, Cardinale et al. (2013) utilizaram experimentos que avaliaram os efeitos da biodiversidade sobre a produtividade de ecossistemas em diferentes momentos ao longo do tempo e encontraram respostas que vão ao encontro da teoria proposta por Ives et al. (2000). Segundo Cardinale et al. (2013), ambientes com maior biodiversidade apresentaram maior produtividade e estabilidade que ambientes com menor biodiversidade, porém os efeitos da diversidade de espécies sobre os aspectos funcionais dos ecossistemas ocorrem de maneira independente. Contudo, os mecanismos envolvidos nesses processos não estão claros e pesquisas futuras devem buscar entender quais os mecanismos envolvidos nas relações positivas entre biodiversidade  $\times$  produção primária e biodiversidade  $\times$  estabilidade produtiva



para o desenvolvimento correto de modelos preditivos de manejo e preservação dos ecossistemas pastoris (LOREAU e MAZANCOURT, 2008; CARDINALE et al., 2013).

### 2.3 BIODIVERSIDADE, ABSORÇÃO DE NUTRIENTES E MELHORIA DAS CONDIÇÕES DO SOLO

O uso de fertilizantes (N-P-K) na agricultura tem se intensificado ao longo dos anos. Quando em excesso, e/ou em condições específicas de clima, esses elementos (principalmente o nitrogênio), até então chamados de nutrientes, podem contaminar fontes de água. Todos os anos, milhares de toneladas de N e P são adicionados além da necessidade aos sistemas agrícolas em todo o mundo e são carregados em grande parte para recursos fluviais. Um dos principais poluentes das águas é o nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), nutriente prontamente disponível e essencial para as plantas, resultante de aplicações além da capacidade de absorção de nitrogênio pelo sistema (CARPENTER et al. 1998). Assim, adubações adequadas e sistemas produtivos capazes de utilizar os nutrientes mais eficientemente podem contribuir para reduzir as perdas desses insumos e a contaminação de solo e água.

Nas últimas décadas, diversos estudos têm mostrado que comunidades com maior diversidade de espécies são capazes de capturar maior proporção de recursos em comparação a comunidades menos diversas, não apenas acima do nível do solo, mas também abaixo (TILMAN et al., 1996; CARDINALE et al., 2011). Segundo Von Felten e Schmid (2008), a complementariedade entre espécies abaixo do nível do solo ocorre principalmente no sentido horizontal. Mommer et al. (2010), trabalhando com duas espécies de gramíneas e duas espécies de dicotiledôneas cultivadas puras ou em mistura, também não encontraram melhora na distribuição vertical de raízes na mistura, porém a biomassa de raízes quando as quatro espécies foram misturadas foi superior já no primeiro ano, quando produziram 40% a mais do que a expectativa gerada por seus monocultivos. Similarmente ao que ocorre acima do solo, a complementariedade entre espécies abaixo do nível do solo foi determinante para esta superprodução de raízes na pastagem multiespecífica. Segundo os autores, a maior capacidade da mistura em produzir raízes pode ser responsável pelos incrementos na matéria orgânica do solo (estoque de carbono), mineralização e disponibilização de nitrogênio para as plantas presentes na comunidade (estoque de nutrientes) e, finalmente, pela relação positiva entre

diversidade e produtividade. No entanto, Mueller et al. (2013) observaram quantidade e profundidade de raízes acima da expectativa (gerada a partir dos monocultivo) para pastagens mais biodiversas devido, em parte, à plasticidade das plantas em alocar recursos para produção de raízes, principalmente quando espécies de gramíneas C<sub>4</sub> e leguminosas estiveram presentes.

Em experimento de dez anos, Lange et al. (2015) também encontraram relação entre aumentos em biodiversidade e produção de raízes, resultando em incrementos no input de carbono e na atividade microbiana no solo que, por sua vez, foi responsável pelo aumento do estoque de carbono. Zak et al. (2003) também encontraram maior biomassa e atividade microbiana, bem como taxa de mineralização de nitrogênio, nos pastos com maior diversidade de espécies, que estiveram associadas com a maior produção de forragem e não apenas com o número de espécies *per se*. Essas vantagens abaixo do nível do solo podem ajudar a explicar os resultados encontrados por Tilman et al. (1996), que avaliando o efeito da biodiversidade em pastagens nativas ou implantadas com controle do número de espécies (1, 2, 4, 6, 8, 12 e 24 espécies), encontraram funções assintóticas negativas entre diversidade de espécies e concentração de nitrato na zona radicular do solo e abaixo dela. O melhor uso desse recurso foi determinante na maior cobertura do solo e produção primária observadas nos tratamentos com maior diversidade de espécies. Esses resultados sugerem que ecossistemas biodiversos podem minimizar problemas decorrentes do uso em excesso de adubos e melhorar a ciclagem de nutrientes. Nesse sentido, um número cada vez maior de estudos tem confirmado a importância de pastagens biodiversas na formação de ecossistemas multifuncionais, em que aumentos na produção primária e manutenção da estabilidade produtiva de pastagens têm sido intimamente relacionados com os demais serviços prestados pelos ecossistemas pastoris.

## 2.4 INTENSIDADE LUMINOSA E SUA RELAÇÃO COM ASPECTOS FUNCIONAIS DE ECOSSISTEMAS PASTORIS

As plantas utilizam recursos do meio para se desenvolverem, porém quando mais de uma planta estão lado a lado iniciam-se os processos de competição por esses recursos. Segundo Pitelli (1985), a intensidade dos processos competitivos e suas consequências sobre uma planta ou sobre a comunidade vegetal vão depender das características das plantas ou comunidades alvo e infestante (espécies, composição botânica, composição morfológica,

densidade e distribuição), bem como da duração e época em que ocorre o convívio. Entretanto, os mesmos autores destacam que os recursos disponíveis e o manejo imposto sobre a comunidade inteira afeta de forma direta o grau de interferência de uma planta sobre outra, ou seja, a intensidade da competição entre elas.

Wilson (1988) avaliou 47 trabalhos que estudaram a competição acima e abaixo do solo e mensuraram os efeitos competitivos sobre o desenvolvimento das plantas, e constatou que 70% desses estudos concluíram que a competição abaixo do nível do solo é mais importante. Entretanto, com o desenvolvimento de tecnologias para identificar as necessidades de corretivos e adubos, bem como para sua produção e aplicação é possível reduzir a níveis relativamente baixos os prejuízos causados pela competição por nutrientes. Sendo assim, cada vez mais a competição pelo recurso luz tem se tornado importante. Isso porque a luz não apenas fornece energia para a fotossíntese, mas também sinais que regulam o desenvolvimento e o crescimento das plantas através de receptores sensíveis a diferentes intensidades luminosas, qualidades espectrais e estados de polarização. Dessa forma, modificações nas características da luz que incide sobre uma planta, por exemplo, pelo sombreamento ocasionado pelas plantas vizinhas, afetam suas características fisiológicas e, conseqüentemente, morfológicas e estruturais que determinam os aspectos funcionais das pastagens (AWADA et al., 2003; GAUTIER et al., 1999).

Quando uma pastagem é formada por diferentes espécies as plantas componentes desse ecossistema multiespecífico têm ao seu redor indivíduos com características diferentes daquelas presentes em um monocultivo. Duas conseqüências dessa heterogeneidade botânica são: a melhor ocupação do espaço tridimensional acima do solo (NAEEM et al., 1994) e a maior velocidade e porcentagem de cobertura do solo (SPEHN et al., 2000; TRACY e SANDERSON, 2004). Segundo Spehn et al. (2000), esses dois fatores são resultado da complementariedade arquitetônica das espécies presentes em comunidades biodiversas e responsáveis pelo incremento do índice de área foliar (IAF) e da absorbância da luz incidente sobre o dossel forrageiro. Entretanto, essa heterogeneidade botânica pode propiciar maior sombreamento das espécies de desenvolvimento mais lento e/ou porte mais baixo e eliminá-las ao longo do tempo. Contudo, experimento conduzido por Lambers et al. (2004) com gradientes de diversidade de espécies em um ecossistema pastoril nativo sugere a existência de algum mecanismo promovido pela biodiversidade capaz de amenizar a extinção de espécies sub produtoras. Nesse sentido, Borer et al. (2014) mostraram que o pastejo pode ser utilizado como ferramenta para manter ou até mesmo recuperar a diversidade de espécies em pastagens, pois controlaria a competição por luz no interior do dossel.

Além disso, os pigmentos denominados clorofila a, clorofila b, e carotenoides são os principais responsáveis pela absorção de luz nas plantas e estão intimamente ligados à fotossíntese. Quanto maior o teor desses pigmentos em uma planta, maior seu potencial fotossintético, ou seja, maior será a eficiência dessa planta em utilizar a radiação fotossinteticamente ativa fornecida pelo sol para propósitos biossintéticos (CHAPPELLE e KIM, 1992). Awada et al. (2003), avaliando as respostas fotossintéticas e de crescimento de duas espécies de gramíneas (*Bromus inermis* (C<sub>3</sub>) e *Andropogon gerardii* (C<sub>4</sub>)) à diferentes níveis de sombreamento, encontraram incrementos nos teores de clorofila total (clorofilas a + b), área foliar específica e quantidade de nitrogênio nas folhas em ambas as espécies com o sombreamento. A espécie C<sub>3</sub> (*Bromus inermis*) apresentou menor relação clorofila a:b com incrementos no grau de sombreamento, porém a produção primária foi semelhante em todos os níveis de intensidade luminosa. Segundo Awada et al. (2003), os resultados observados para a espécie C<sub>3</sub> em estudo indica um aumento no tamanho do sistema de captura de luz, reforçando a elevada capacidade dessa gramínea C<sub>3</sub> em alterar seu aparato fotossintético para manter elevadas taxas de crescimento mesmo em situações com menor disponibilidade de luz.

## 2.5 DIVERSIDADE DE ESPÉCIES EM PASTAGENS PARA PRODUÇÃO ANIMAL

Embora os benefícios da diversidade de espécies em pastagens sejam inegáveis, a grande maioria dos trabalhos que avaliaram o efeito da biodiversidade sobre as funções dos ecossistemas pastoris foram conduzidos com foco estritamente ecológico, mesmo que muitos deles tenham avaliado produção de forragem e estabilidade produtiva. Nesse sentido, geralmente esses estudos avaliam misturas bastante complexas, compostas por até 60 espécies (GROSS et al., 2014). Entretanto, muitas espécies semeadas em misturas complexas não persistem após 3-4 anos (SANDERSON et al., 2007), de modo que a diversidade de espécies efetiva em relação a diversidade de espécies semeada apresenta uma relação de segunda ordem (TILMAN et al., 1996). Além disso, embora existam relações positivas entre aumentos em biodiversidade e as diversas funções das pastagens, incrementos mais significativos ocorrem com a introdução de poucas espécies (TRACY e SANDERSON, 2004; TILMAN e DOWNING, 1994; SANDERSON et al., 2005; TILMAN et al., 1996; PÉRÈZ et al., 2013; ROSCHER et al., 2007). Por esse motivo, Tracy e Sanderson (2004), estudando misturas compostas por até 15 espécies de estação fria sugeriram que a escolha de 2-3 espécies bem

adaptadas às condições ambientais pode ser mais eficiente em aumentar a produção de forragem, bem como a estabilidade produtiva de pastagens do que implantar uma mistura complexa de forma aleatória. Nesse experimento, após quatro anos, 30% das espécies semeadas desapareceram das misturas, que passaram a ser dominadas pelas gramíneas perenes. Da mesma forma, Roscher et al. (2007) mostraram que a complementariedade entre espécies em misturas compostas por plantas dominantes satura com a utilização de poucas espécies (três naquele caso). Como consequência, em muitos casos, mesmo em misturas complexas, mais de 80% da massa de forragem é proveniente de 3-4 espécies (Soder et al., 2006; Wilson e Tilman, 1995) que, provavelmente, são as mais adaptadas aos manejos adotados.

A partir desse ponto, identificar quais as espécies, bem como suas proporções, para serem semeadas em conjunto e em ambientes manejados intensivamente tem papel central para alcançar os objetivos da implantação de misturas em sistemas produtivos (TRACY e SANDERSON, 2004; HOFER et al., 2016). Nesse sentido, espécies que apresentem complementariedade devem ser escolhidas para que os benefícios da biodiversidade discutidos acima ocorram (LOREAU e HECTOR, 2001). De modo geral, a complementariedade entre espécies tem sido relacionada com espécies pertencentes a diferentes grupos funcionais que, por sua vez, compreendem espécies de famílias distintas (e.g. gramíneas, leguminosas e arbustivas; HECTOR et al., 1999; SANDERSON et al., 2005). Por outro lado, de acordo com Grime (1974) as plantas vasculares podem ser classificadas em três grupos funcionais independente de qual família pertençam, quais sejam: competidora (C), estresse-tolerante (S) e ruderal (R). Apesar disso, dificilmente alguma planta apresentará características exclusivas de um dos grupos funcionais propostos por Grime (1974), ou seja, geralmente uma espécie apresenta características intermediárias entre eles (GRIME, 1977). Sendo assim, a grande maioria das espécies forrageiras cultivadas, inclusive diferentes espécies de gramíneas, além de apresentarem diversos tamanhos e formas, transitam entre espécies competidoras e/ou estresse-tolerantes e foram classificadas por Cruz et al. (2002) em diferentes ‘tipos funcionais’ de acordo com sua ‘estratégia de crescimento’ (competidoras e conservadoras de recursos). Segundo esses autores, diferenças significativas na velocidade de renovação de tecidos e habilidade em capturar ou conservar recursos podem ser observadas entre essas espécies, sendo que as espécies pertencentes à diferentes tipos funcionais podem ser facilmente identificadas por características como área foliar específica, duração de vida de folhas, comprimento final de folha e teor de nitrogênio nas folhas (MAIRE et al., 2009; PONTES et al., 2010; PONTES et al., 2012).

Pastagens inseridas em sistemas de produção animal devem fornecer alimento de qualidade e em quantidade para suprir as demandas do rebanho, de modo que, geralmente, sua intensificação passa pela utilização de insumos e manejos que visem maximizar a produção de forragem e a estabilidade produtiva desses ecossistemas no curto, médio e longo prazo. Entretanto, modelos de competição postulados por Grime (1977) e Wedin e Tilman (1993) propõem que espécies competidoras excluam espécies conservadoras em ambientes férteis. Nesse sentido, Isbell et al. (2013) também mostraram que a aplicação de nitrogênio em excesso, apesar de elevar a produção primária das pastagens em um primeiro momento, reduz a diversidade de espécies e, conseqüentemente, prejudica a produtividade futura das pastagens. Por outro lado, alguns trabalhos mostram que mesmo em ambientes férteis espécies competidoras e conservadoras de recursos podem coexistir (GROSS et al., 2007; QUÉTIER et al., 2007). Além disso, Weigelt et al. (2009) sugerem que a introdução de fertilizantes no sistema intensifica a relação positiva entre aumentos em diversidade e produção de forragem. Segundo Borer et al. (2014), o maior crescimento das plantas em ambientes férteis pode reduzir a diversidade de espécies em decorrência da competição por luz, porém esses autores mostram que o pastejo pode atuar de forma contrária e manter, ou até mesmo recuperar, a biodiversidade em pastagens. Nesse sentido, ambientes férteis, sem falta d'água e com desfolhações frequentes e lenientes resultam em ambientes com baixa intensidade de distúrbios e estresses, podendo fornecer as condições para que populações de espécies competidoras e estresse-tolerantes (conservadoras) coexistam e persistam (GRIME, 1977).

Poucos estudos avaliaram os impactos da biodiversidade em pastagens implantadas (misturas agronômicas) sobre a produção animal e/ou a qualidade do produto, possivelmente devido à grande quantidade de unidades experimentais e mão-de-obra necessária para conduzir experimentos dessa natureza. Entretanto, Pembleton et al. (2015) revisaram alguns trabalhos e concluíram que não existem indícios de que o consumo de matéria seca, a produção de leite e a composição do leite (Soder et al., 2006) sejam afetados pelo aumento na diversidade de espécies das pastagens, porém incrementos na produção de forragem em comparação à pastagens menos diversas são normalmente observados em épocas/situações desfavoráveis. Além disso, Totty et al. (2013) mostraram que a introdução de *Cichorium intybus*, *Plantago lanceolata* e *Lotus pedunculatus* em uma pastagem de azevém perene e trevo branco pode reduzir a excreção urinária de nitrogênio por vacas em lactação sem prejudicar o desempenho animal. Esses resultados, associados com outros benefícios já discutidos levaram Pembleton et al. (2015) a sugerirem que a implantação de pastagens

biodiversas pode ser uma ferramenta eficiente para mitigar possíveis impactos ambientais decorrentes da intensificação dos sistemas de produção animal baseado em pastagens. Contudo, os mesmos autores sugerem que os atributos das espécies são mais importantes que o número de espécies *per se*, de modo que as espécies a serem introduzidas dependem de cada sistema e dos objetivos a serem alcançados.

## 2.6 DINÂMICA DO PERFILHAMENTO × PERSISTÊNCIA DAS POPULAÇÕES DE PLANTAS EM PASTAGENS

A persistência de uma pastagem ou das espécies que a compõem, no caso de uma mistura, depende da sua capacidade de manter a população de perfilhos ao longo do tempo. Nesse sentido, é necessário que cada perfilho emita pelo menos um novo perfilho durante sua vida para manter sua população estável e persistente (PARSONS e CHAPMAN, 2000). Entretanto, a dinâmica do perfilhamento é regulada por questões hormonais, genéticas, de ambiente e de manejo (McSTEEN, 2009; MATTHEW et al., 2000; CARVALHO et al., 2001; HIRATA e PAKIDING 2001; SBRISSIA e DA SILVA 2008; SCHENEITER e AMÉNDOLA 2012), ou seja, por fatores intrínsecos e extrínsecos às plantas. Entende-se por fatores intrínsecos aqueles relacionados com a própria planta como, por exemplo, capacidade de perfilhamento e estágio de desenvolvimento, e extrínsecos aqueles influenciados por fatores externos como desfolhações, adubação, temperatura, umidade e luz. Segundo Davies (1974), quanto mais rápido uma planta cresce mais folhas ela produz e, conseqüentemente, maior a quantidade de gemas capazes de gerar novos perfilhos (JEWIS, 1972). Contudo, a emissão efetiva de novos perfilhos, bem como a mortalidade dos perfilhos existentes, é normalmente influenciada pela combinação de dois ou mais fatores citados acima, normalmente associados com a desfolhação (MITCHELL, 1953; ALBERDA, 1957). Sendo assim, o homem é capaz de interferir no dinâmico processo de renovação de tecidos e perfilhos por meio de alterações no ambiente através de, por exemplo, irrigação, adubação e desfolhações, manipulando não só a produção de forragem, mas também a persistência das populações que compõem uma pastagem.

Embora a persistência de uma pastagem ou população de plantas possa ser monitorada contando o número de perfilhos em sucessivas avaliações ao longo do ano, para Matthew e Sackville Hamilton (2011) outros níveis de complexidade da dinâmica do perfilhamento

devem ser considerados em experimentos dessa natureza, como: determinação das taxas de aparecimento e mortalidade de perfilhos e suas relações (estabilidade populacional; BAHMANI et al., 2003); monitoramento da demografia do perfilhamento, tratada como a probabilidade de sobrevivência dos perfilhos de cada geração ao longo do tempo; avaliação da hierarquia dos perfilhos, ou seja, identificar em uma dada geração de perfilhos qual a geração/gerações que lhes deram origem. Dessa forma, é possível identificar por quais meios uma população de plantas é estável ou não, permitindo inferências sobre as estratégias de manejos mais adequadas para manter sua persistência.

Matthew et al. (2013) apresentaram uma compilação de dados sobre demografia de perfilhamento de diferentes espécies e destacaram estratégias de persistência contrastantes. Nesse sentido, algumas espécies apresentam perfilhamento sazonal, influenciado pelo florescimento e/ou condições climáticas, enquanto outras apresentaram perfilhamento relativamente constante ao longo do ano. Da mesma forma, a duração de vida dos perfilhos varia de acordo com a espécie ou mesmo entre gerações de uma mesma espécie (KORTE, 1986; PAKIDING e HIRATA, 1999). Sendo assim, a estabilidade populacional e persistência das pastagens podem ocorrer por duas vias: elevada taxa de aparecimento e/ou sobrevivência de perfilhos ao longo do tempo (MATTHEW et al., 2000). Por esse motivo, BAHMANI et al. (2003) e Matthew e Sackville Hamilton (2011) apresentaram um índice de estabilidade populacional ( $P_1/P_0$ ) como forma de integrar essas duas variáveis e ponderar a importância das taxas de aparecimento e sobrevivência de perfilhos na persistência de uma pastagem ou população de plantas. A partir desse índice é possível identificar períodos de instabilidade transitória e/ou permanente (SBRISSIA et al., 2010) e propor manejos específicos para manter ou recuperar a população de plantas em uma pastagem.

## 2.7 REFERÊNCIAS

ALBERDA, T. H. The effects of cutting, light intensity and night temperature on growth and soluble carbohydrate content of *Lolium perenne* L. **Plant and Soil**, v. 8, p.199-230, 1957.

ALLAN, E. et al. More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 41, p. 17034-17039, 2011.



AWADA, T.; PERRY, M. E. L.; SCHACHT, W. H. Photosynthetic and growth responses of the C3 *Bromus inermis* and the C4 *Andropogon gerardii* to tree canopy cover. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 83, n. 3, p. 533-540, 2003.

BAHMANI, I. et al. Tiller dynamics of perennial ryegrass cultivars derived from different New Zealand ecotypes: effects of cultivar, season, nitrogen fertilizer, and irrigation. **Australian Journal of Agriculture Research**, v. 54, p. 803-817, 2003.

BALVANERA, P. et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. **Ecology letters**, v. 9, n. 10, p. 1146-1156, 2006.

BORER, E. T. et al. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. **Nature**, v. 508, p. 517-520, 2014.

CARDINALE, B. J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. **Nature**, v. 472, n. 7341, p. 86-89, 2011.

CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. **Ecology**, v. 94, n. 8, p. 1697-1707, 2013.

CARDINALE, B. J. et al. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. **Nature**, v. 443, n. 7114, p. 989-992, 2006.

CARDINALE, B. J. et al. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 46, p. 18123-18128, 2007.

CARPENTER, S. R. et al. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. **Ecological applications**, v. 8, n. 3, p. 559-568, 1998.

CARVALHO, C. A. B. et al. Demografia do perfilhamento e acúmulo de matéria seca em coastcross submetido a pastejo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 36, p. 567-575, 2001.

CHAPPELLE, E. W.; KIM, M. S.; McMURTREY III, J. E. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): an algorithm for the remote estimation of the concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b, and carotenoids in soybean leaves. **Remote Sensing of Environment**, v. 39, n. 3, p. 239-247, 1992.

COTTINGHAM, K. L.; BROWN B. L.; LENNON, J. T. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. **Ecology Letters**, v. 4, p. 72-85, 2001.

CREISSEN, H. E.; JORGENSEN, T. H.; BROWN, J. K. M. Stabilization of yield in plant genotype mixtures through compensation rather than complementation. **Annals of Botany**, v. 112, n. 7, p. 1439-1447, 2013.

CRUZ, P. et al. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. **Fourrages**, v. 172: 335-354, 2002.

DAVIES, A. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. **The Journal of Agricultural Science**, v. 82, n. 1, p. 165-172, 1974.

DUCHINI, P. G. et al. Tiller size/density compensation in temperate climate grasses grown in monoculture or in intercropping systems under intermittent grazing. **Grass and Forage Science**, v. 69, n. 4, p. 655-665, 2014.

FRIDLEY, J. D. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why?. **Oikos**, v. 93, n. 3, p. 514-526, 2001.

GAUTIER, H.; VARLET-GRANCHER, C.; HAZARD, L. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. **Annals of Botany**, v. 83, p. 423-429, 1999.

GRIFFIN, J. N. et al. Biodiversity and the stability of ecosystem functioning. Pages 78–93. In: NAEEM, S.; BUNKER, D.; LOREAU, M. et al. Eds. **Biodiversity and Human Impacts**. Oxford University Press, Oxford, UK, 2009.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

GRIME, J. P. Vegetation classification by reference to strategies. **Nature**, v. 250, n. 5461, p. 26-31, 1974.

GROSS, K. et al. Species richness and the temporal stability of biomass production: a new analysis of recent biodiversity experiments. **The American Naturalist**, v. 183, n. 1, p. 1-12, 2014.

GROSS, N. et al. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1296-1305, 2007.

HECTOR, A. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. **Oikos**, v. 82, p. 597-599, 1998.

HECTOR, A. et al. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. **Ecology**, v. 91, n. 8, p. 2213-2220, 2010.

HECTOR, A. et al. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. **Science**, v. 286, n. 5442, p. 1123-1127, 1999.

HIRATA, M. **Forage Crop Production**. In: The management of natural resources in satisfying the need for human life: The role of agriculture, forestry and fisheries in human nutrition, from **Encyclopedia of life support systems (EOLSS)**. Developed under Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK.

HIRATA, M.; PAKIDING, W. Tiller dynamics in a bahia grass (*Paspalum notatum*) pasture under cattle grazing. **Tropical Grasslands**, v. 35, n. 3, p. 151-160, 2001.

- HOFER, D. et al. Yield of temperate forage grassland species is either largely resistant or resilient to experimental summer drought. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 4, p. 1023-1034, 2016.
- HOOPER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 3-35, 2005.
- ISELL, F. et al. Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 29, p. 11911-11916, 2013.
- IVES, A. R.; KLUG, J. L.; GROSS, K. Stability and species richness in complex communities. **Ecology Letters**, v. 3, n. 5, p. 399-411, 2000.
- JEWISS, O. R. Tillering in grasses—its significance and control. **Grass and Forage Science**, v. 27, n. 2, p. 65-82, 1972.
- KORTE, C. J. Tillering in ‘Grasslands Nui’ perennial ryegrass swards 2. Seasonal pattern of tillering and age of flowering tillers with two mowing frequencies. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v. 29, n. 4, p. 629-638, 1986.
- KÜCHENMEISTER, F. et al. Yield and yield stability in mixtures of productive grassland species: Does species number or functional group composition matter? **Grassland Science**, v. 58, n. 2, p. 94-100, 2012.
- LAMBERS, J. H. R. et al. Mechanisms responsible for the positive diversity–productivity relationship in Minnesota grasslands. **Ecology Letters**, v. 7, n. 8, p. 661-668, 2004.
- LANGE, M. et al. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. **Nature Communications**, v. 6, 2015.
- LOREAU, M. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. **Oikos**, v. 82, n. 3, p. 600-602, 1998.
- LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, v. 412, n. 6842, p. 72-76, 2001.
- LOREAU, M.; MAZANCOURT, C. Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. **The American Naturalist**, v. 172, n. 2, p. 48-66, 2008.
- MAESTRE, F. T. et al. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. **Science**, v. 335, n. 6065, p. 214-218, 2012.
- MAIRE, V. et al. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. **Functional Ecology**, v. 23, n. 4, p. 668-679, 2009.
- MATTHEW, C. et al. State of knowledge in tiller dynamics. **Proceedings of the 22<sup>nd</sup> International Grassland Congress**; 2013 Sep; Sydney, Australia; 2013.

- MATTHEW, C. et al. Tiller dynamics of grazed swards. In: LEMAIRE, G. et al. (Eds.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**, Wallingford: CABI International, p. 127-150, 2000.
- MATTHEW, C.; SACKVILLE-HAMILTON, N. R. Analysing persistence of grass swards in terms of tiller birth and death. **Pasture Persistence–Grassland Research and Practice**, v. 15, p. 63-68, 2011.
- McSTEEN, P. Hormonal regulation of branching in grasses. **Plant Physiology**, v. 149, n. 1, p. 46-55, 2009.
- MITCHELL, K. J. Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp.). II. The control of lateral bud development. **Physiologia Plantarum**, v. 6, p.425-443, 1953.
- MOMMER, L. et al. Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 5, p. 1117-1127, 2010.
- MUELLER, K. E. et al. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. **Ecology**, v. 94, p. 787–793, 2013.
- NAEEM, S. et al. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. **Nature**, v. 368, p. 21, 1994.
- PAKIDING, W.; HIRATA, M. Tillering in a bahia grass (*Paspalum notatum*) pasture under cattle grazing: results from the first two years. **Tropical Grasslands**, v. 33, n. 3, p. 170-176, 1999.
- PARSONS, A. J.; CHAPMAN, D. F. The principles of pasture growth and utilization. In: HOPKINS A. (Ed.) **Grass: Its Production and Utilisation**, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, p. 31–89, 2000.
- PEMBLETOM, K. G. et al. Simple versus diverse pastures: opportunities and challenges in dairy systems. **Animal Production Science**, v. 55, 893-901, 2015.
- PÉRÈS, G. et al. Mechanisms linking plant community properties to soil aggregate stability in an experimental grassland plant diversity gradient. **Plant and soil**, v. 373, n. 1-2, p. 285-299, 2013.
- PIMM, S. L. The complexity and stability of ecosystems. **Nature**, v. 307, n. 5949, p. 321-326, 1984.
- PITELLI, R. A. Interferência de plantas daninhas em culturas agrícolas. **Informe Agropecuário**, v.11, n.29, p.16-27, 1985.
- PONTES, L. S. et al. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. **Annals of Botany**, v. 105, n. 6, p. 957-965, 2010.

PONTES, L. S. et al. Impacts of species interactions on grass community productivity under contrasting management regimes. **Oecologia**, v. 168, n. 3, p. 761-771, 2012.

QUÉTIER, F.; THÉBAULT, A.; LAVOREL, S. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. **Ecological Monographs**, v. 77, n. 1, p. 33-52, 2007.

ROSCHER, C. et al. Detecting the role of individual species for overyielding in experimental grassland communities composed of potentially dominant species. **Oecologia**, v. 154, n. 3, p. 535-549, 2007.

SANDERSON, M. A. et al. Plant species diversity, ecosystem function, and pasture management—a perspective. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 87, n. 3, p. 479-487, 2007.

SANDERSON, M. A. et al. Forage mixture productivity and botanical composition in pastures grazed by dairy cattle. **Agronomy Journal**, v. 97, p. 1465-1472, 2005.

SBRISSIA, A. F. et al. Tillering dynamics in palisadegrass swards continuously stocked by cattle. **Plant Ecology**, v. 206, n. 2, p. 349-359, 2010.

SBRISSIA, A. F.; DA SILVA, S. C. D. Compensação tamanho/densidade populacional de perfilhos em pastos de capim-marandu. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 1, p.35-47, 2008.

SCHENEITER, O.; AMÉNDOLA, C. Tiller demography in tall fescue (*Festuca arundinacea*) swards as influenced by nitrogen fertilization, sowing method and grazing management. **Grass and Forage Science**, v. 67, n. 3, p. 426-436, 2012.

SILVEIRA, M. C. T. et al. Morphogenetic and structural comparative characterization of tropical forage grass cultivars under free growth. **Scientia Agricola**, v. 67, n. 2, p. 136-142, 2010.

SODER, K. J. et al. Intake and performance of lactating cows grazing diverse forage mixtures. **Journal of Dairy Science**, v. 89, n. 6, p. 2158-2167, 2006.

SPEHN, E. M. et al. Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. **Functional Ecology**, v. 14, n. 3, p. 326-337, 2000.

TILMAN, D.; DOWNING, J. A. Biodiversity and stability in grasslands. **Nature**, v. 367, p. 363-365, 1994.

TILMAN, D.; REICH, P. B.; KNOPS, J. M. H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. **Nature**, v. 441, n. 7093, p. 629-632, 2006.

TILMAN, D.; WEDIN, D.; KNOPS, J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. **Nature**, v. 379, n. 6567, p. 718-720, 1996.

TOTTY, V. K. et al. Nitrogen partitioning and milk production of dairy cows grazing simple and diverse pastures. **Journal of Dairy Science**, v. 96, n. 1, p. 141-149, 2013.

TRACY, B. F.; SANDERSON, M. A. Forage productivity, species evenness and weed invasion in pasture communities. **Agriculture, Ecosystems e Environment**, v. 102, n. 2, p. 175-183, 2004.

VAN RUIJVEN, J.; BERENDSE, F. Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. **Ecology Letters**, v. 6, n. 3, p. 170-175, 2003.

VON FELTEN, S.; SCHMID, B. Complementarity among species in horizontal versus vertical rooting space. **Journal of Plant Ecology**, v. 1, n. 1, p. 33-41, 2008.

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

WEIGELT, A.; JOLLIFFE, P. Indices of plant competition. **Journal of Ecology**, v.91, n. 5, p. 707-720, 2003.

WEIGELT, A. et al. Biodiversity for multifunctional grasslands: equal productivity in high-diversity low-input and low-diversity high-input systems. **Biogeosciences**, v. 6, n. 8, 2009.

WILSON, J. B. Shoot competition and root competition. **Journal of Applied Ecology**. v.25, n.1, p.279-296, 1988.

WILSON, S. D.; TILMAN, D. Competitive responses of eight old-field plant species in four environments. **Ecology**, v. 76, n. 4, p. 1169-1180, 1995.

YACHI, S.; LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment the insurance hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, n. 4, p. 1463-1468, 1999.

ZAK, D. R. et al. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? **Ecology**, v. 84, p. 2042–2050, 2003.

### 3 HIPÓTESES

Foram utilizadas *Arrhenatherum elatius* cv. SCS314 Santa Vitória (espécie competidora por recursos), *Festuca arundinacea* cv. Quantum II (espécie conservadora de recursos) e *Dactylis glomerata* cv. Ambar (espécie medianamente competidora) como plantas modelo para testar as seguintes hipóteses:

#### 3.1 GERAL

Gramíneas perenes com estratégias de crescimento contrastantes podem ser utilizadas para compor misturas estáveis, persistentes e produtivas em ambientes intensivamente manejados (ambientes férteis e com desfolhações frequentes e lenientes).

#### 3.2 ESPECÍFICAS

- I) A estabilidade populacional e, conseqüentemente, a persistência de gramíneas perenes ocorre por meio de mecanismos distintos de acordo com sua estratégia de crescimento, onde pastos formados com espécies competidoras são mais dependentes de gerações numerosas de perfilhos ao longo do ano que aqueles formados por espécies mais conservadoras;
- II) Populações de gramíneas perenes com diferentes estratégias de crescimento cultivadas em mistura apresentam a mesma dinâmica de perfilhamento dos seus monocultivos.
- III) Misturas entre espécies com diferentes estratégias de crescimento são capazes de apresentar a mesma produção de forragem, porém com menor variação intra-anual, que os monocultivos das espécies que o compõem;
- IV) Possíveis *overyieldings* são decorrentes da combinação entre os desvios da produção esperada ao longo do ano das diferentes espécies que o compõem;
- V) Manejar misturas em ambientes férteis e com desfolhações frequentes (máximo de 95% de interceptação luminosa) favorece *overyieldings* de folhas;





## 4 OBJETIVOS

### 4.1 GERAL

O objetivo geral desta Tese foi avaliar a persistência, a produção de forragem e a estabilidade produtiva de três espécies de gramíneas perenes com estratégias de crescimento contrastantes (*Arrhenatherum elatius* cv SCS314 Santa Vitória, *Festuca arundinacea* cv. Quantum II e *Dactylis glomerata* cv. Ambar) cultivadas puras ou em mistura quando manejadas intensivamente por dois anos.

### 4.2 ESPECÍFICOS

- I) Estudar aspectos demográficos do perfilhamento das populações de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* crescendo em monocultivo ou misturadas e seus impactos sobre a estabilidade populacional e a persistência das populações e comunidades de plantas.
- II) Avaliar a produção de forragem e a estabilidade produtiva das populações de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* crescendo em monocultivo ou misturadas;
- III) Mensurar possíveis *overyieldings* das três espécies na mistura e seus impactos sobre a estabilidade produtiva da mistura;
- IV) Avaliar o grau de influência da produção de colmos + pseudocolmos e de folhas sobre esses *overyieldings*;



## 5 DINÂMICA DO PERFILHAMENTO DE GRAMÍNEAS PERENES CULTIVADAS PURAS OU EM MISTURA: EVIDÊNCIA EXPERIMENTAL DE QUE OS MECANISMOS DE PERSISTÊNCIA ESTÃO CONECTADOS COM SUA ESTRATÉGIA DE CRESCIMENTO

### 5.1 RESUMO

Espécies de gramíneas podem ser classificadas em diferentes tipos funcionais de acordo com sua habilidade de renovar tecidos e capturar recursos (estratégias de crescimento). Estratégias de persistência contrastantes também podem ser observadas para diferentes espécies de gramíneas, de modo que as pastagens podem ser estáveis por duas vias: altas taxas de aparecimento e/ou de sobrevivência de perfilhos. Nós hipotetizamos que em ambientes férteis e com desfolhações frequentes e lenientes a estratégia de crescimento de gramíneas perenes determina qual a sua estratégia de persistência independente das espécies vizinhas. Espécies com estratégias de crescimento contrastantes (*Arrhenatherum elatius* L., *Dactylis glomerata* L. e *Festuca arundinacea* Schreb.) foram cultivadas em monocultivo e misturadas. A dinâmica do perfilhamento foi acompanhada durante dois anos, após um ano de manejo para o estabelecimento das comunidades de plantas. As quatro comunidades de plantas se mostraram estáveis durante o período experimental (índice de estabilidade populacional = 1,06;  $P = 0,9738$ ), apesar de instabilidades transitórias terem ocorrido durante as épocas mais quentes do ano ( $P < 0,0001$ ). De modo geral, *A. elatius* apresentou as maiores taxas de mortalidade e aparecimento de perfilhos, *F. arundinacea* as menores taxas e *D. glomerata* taxas intermediárias. Nesse sentido, embora *A. elatius* tenha gerações numerosas de perfilhos surgidos em todas as estações do ano, a longevidade de seus perfilhos foi a menor (meia vida média = 41 dias). De outra forma, *F. arundinacea* e *D. glomerata* apresentaram gerações de perfilhos bem mais numerosas no outono-inverno, porém seus perfilhos foram em média quase 6 e 3 vezes mais longevos, respectivamente, que *A. elatius*. Não foram observadas diferenças para taxa de aparecimento, mortalidade e, conseqüentemente, estabilidade populacional de perfilhos se as populações de *A. elatius*, *D. glomerata* e *F. arundinacea* foram implantadas em monocultivos ou em mistura. Nosso trabalho mostra experimentalmente que gramíneas perenes competidoras apresentam elevado *turnover* de perfilhos no decorrer do ano e, portanto, dependem constantemente de condições favoráveis

ao perfilhamento para persistirem. Por outro lado, espécies conservadoras, embora apresentem perfilhos mais longevos, demandam grande quantidade de recursos em épocas específicas para reestabelecerem sua população. Além disso, sob o manejo intensivo adotado, as características das espécies vizinhas pouco afetam a dinâmica do perfilhamento de cada uma das espécies.

**Palavras-Chave:** *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, demografia do perfilhamento, espécie competidora, espécie conservadora, *Festuca arundinacea*, longevidade.

## 5.2 INTRODUÇÃO

A capacidade de um pasto manter sua população de perfilhos ao longo do tempo tem relação direta com sua persistência. Entretanto, embora a grande maioria dos estudos avaliando dinâmica do perfilhamento considerem apenas as variações em densidade populacional de perfilhos (DPP), para Matthew e Sackville-Hamilton (2011) o aprofundamento dos estudos sobre a dinâmica populacional de perfilhos deve considerar outros níveis de complexidade, como a determinação das taxas de aparecimento e mortalidade de perfilhos e suas relações (estabilidade populacional; BAHMANI et al., 2003) bem como a demografia do perfilhamento, tratada como a probabilidade de sobrevivência dos perfilhos de cada geração ao longo do tempo. Essas avaliações permitem identificar mudanças sazonais nas taxas de aparecimento e mortalidade de perfilhos, gerações mais numerosas e longevas e, ainda, períodos de instabilidade (MATTHEW e SACKVILLE-HAMILTON, 2011) os quais podem auxiliar em recomendações de manejo que permitam manter pastos estáveis e persistentes.

Em uma compilação de dados, Matthew et al. (2013) mostraram que diferentes espécies de gramíneas forrageiras apresentam padrões demográficos de perfilhamento distintos, destacando estratégias de persistência contrastantes. Nesse sentido, algumas espécies apresentam perfilhamento sazonal, influenciado pelo florescimento e/ou condições climáticas, enquanto outras possuem perfilhamento contínuo ao longo do ano. Da mesma forma, a duração de vida dos perfilhos também é dependente da espécie ou mesmo da geração de perfilhos de uma mesma espécie (KORTE, 1986; PAKIDING e HIRATA, 1999). Sendo assim, a estabilidade populacional e a persistência das pastagens podem ocorrer por duas vias:

elevada taxa de aparecimento e/ou de sobrevivência de perfilhos ao longo do tempo (MATTHEW et al., 2000). Por esse motivo, Bahmani et al. (2003) e Matthew e Sackville-Hamilton (2011) propuseram a criação de um índice de estabilidade populacional (IEP) como forma de integrar essas duas variáveis e ponderar a importância das taxas de aparecimento e de sobrevivência de perfilhos para a persistência de uma pastagem ou população de plantas.

Segundo Cruz et al. (2002), as espécies que compõem os ambientes pastoris, inclusive as diversas gramíneas C<sub>3</sub> (PONTES et al., 2012), podem ser classificadas em diferentes ‘tipos funcionais’ a partir de sua estratégia de crescimento. De acordo com essa classificação, as espécies mais competidoras apresentam maior capacidade de utilização dos recursos e renovação dos tecidos que as mais conservadoras e, portanto, possuem maior quantidade de gemas axilares capazes de gerar novos perfilhos (DAVIES, 1974). Entretanto, a mortalidade e o aparecimento de perfilhos são regulados por questões hormonais, genéticas, de ambiente e de manejo (McSTEEN, 2009; SCHENEITER e AMÉNDOLA, 2012). Nesse sentido, é possível que quanto menor a limitação de recursos maior será o impacto de fatores intrínsecos as plantas sobre sua dinâmica do perfilhamento, de modo que a via utilizada por uma determinada espécie para manter sua estabilidade e persistência pode ser fortemente influenciada por sua estratégia de crescimento.

Matthew et al. (2013) consideraram estudos com pastagens multiespecíficas como um próximo passo em estudo de populações de plantas. Isso porque a implantação de pastagens multiespecíficas tem sido preconizada, não só por aumentar a multifuncionalidade do ecossistema pastoril (PASARI et al., 2013), mas também por incrementar a produção de forragem e a estabilidade produtiva de sistemas intensivos de produção animal (PEMBLETON et al., 2015). No entanto, a utilização de três espécies bem adaptadas às condições ambientais e de manejo para compor misturas agronômicas parece ser suficiente para gerar os benefícios produtivos promovidos pela biodiversidade (TRACY e SANDERSON, 2004; ROSHER et al., 2007). Dessa forma, escolher espécies com estratégias de crescimento contrastantes para compor uma mistura a ser utilizada em sistemas de produção animal pode ser um critério interessante, pois além de apresentarem complementariedade na captação e no uso dos recursos disponíveis são capazes de coexistir em ambientes férteis (GROSS et al., 2007), principalmente quando a competição por luz for minimizada por meio de desfolhações (BORER et al., 2014). Nesse cenário, para que a coexistência/persistência dessas espécies seja possível, é necessário que a capacidade de perfilhar e manter populações estáveis ao longo do tempo não sejam prejudicadas quando misturadas.

Com base no exposto, nós hipotetizamos que em pastos intensivamente manejados (ambientes férteis e com desfolhas frequentes e lenientes): I) a estabilidade populacional e, conseqüentemente, a persistência de gramíneas perenes ocorre por meio de mecanismos distintos de acordo com sua estratégia de crescimento, onde pastos formados com espécies competidoras são mais dependentes de gerações numerosas de perfilhos ao longo do ano que aqueles formados por espécies mais conservadoras; e II) populações de gramíneas perenes com diferentes estratégias de crescimento cultivadas em mistura apresentam a mesma dinâmica de perfilhamento dos seus monocultivos.

Para testar nossas hipóteses, foram escolhidas três espécies modelo: uma competidora (*Arrhenatherum elatius* L.), uma conservadora (*Festuca arundinacea* Schreb.) e uma medianamente competidora (*Dactylis glomerata* L.) de acordo com Maire et al. (2009) e Pontes et al. (2010). As três espécies foram implantadas em monocultivo e em mistura, sendo manejadas durante um ano para estabelecimento e formação dos pastos e por mais dois anos para as coletas de dados.

## 5.3 MATERIAL E MÉTODOS

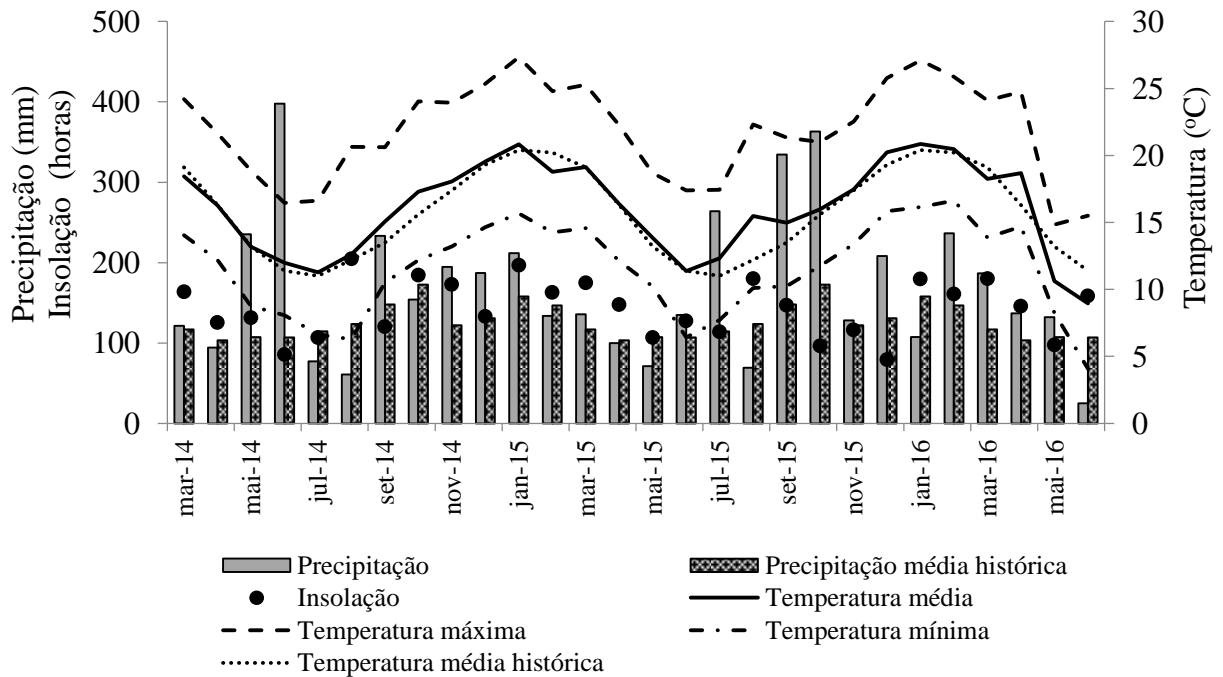
### 5.3.1 Local e preparo da área experimental

O experimento foi conduzido no Centro de Ciências Agroveterinárias da Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, Santa Catarina, Brasil (27°47' S, 50°18' O, 960 m.a.n.m). O clima na região do experimento é do tipo Cfb (clima temperado) de acordo com a classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013), com inverno frio, verão ameno e chuvas bem distribuídas ao longo do ano. Os dados climáticos durante o período experimental e médios dos últimos 85 anos estão apresentados na Figura 1.

A área experimental foi implantada em abril de 2013 em um Cambissolo Húmico Alumínico Típico (EMBRAPA, 2006), nativo dessa região, que apresentava na camada de 0-20 cm de profundidade as seguintes características: pH (SMP) = 4,3; MO = 2,1%; K = 48 mg dm<sup>-3</sup>; P = 3,6 mg dm<sup>-3</sup>; Ca = 1,16 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; Mg = 0,82 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; H + Al = 30,7 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; capacidade de troca de cátions em pH 7,0 = 32,8 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; saturação por bases = 6,4%; e argila = 52%. Com base nesses resultados, foram realizadas adubações de correção e

manutenção com calcário dolomítico, superfosfato simples e cloreto de potássio segundo as recomendações do Manual de Adubação e Calagem para os Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina (CQFS - RS/SC, 2004) para gramíneas perenes de inverno (Tabela 1). Os corretivos foram incorporados ao solo com arado de discos.

Figura 1. Precipitação, insolação e temperaturas (máximas, médias e mínimas) ao longo do período experimental e valores médios dos últimos 85 anos em Lages, Santa Catarina, Brasil. Fonte: Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – CPTEC/INPE.



Fonte: Próprio autor

Tabela 1. Quantidade de Calcáreo dolomítico, fósforo ( $P_2O_5$ ), potássio ( $K_2O$ ) e nitrogênio (N) aplicados em cada ano.

Nutrientes e fertilizantes	Períodos de junho a maio		
	2013/2014	2014/2015	2015/2016
	<i>Quantidade (kg ha<sup>-1</sup>)</i>		
Calcáreo dolomítico (PRNT 104%)	12000	-	-
$P_2O_5$ (Superfosfato simples)	110	235	235
$K_2O$ (Cloreto de potássio)	110	175	140
N (Ureia)	120	270	450

Fonte: Próprio autor

### 5.3.2 Tratamentos e manejos

Após realizar a adubação de correção de toda a área experimental, 12 parcelas de 45 m<sup>2</sup> cada (unidades experimentais) foram demarcadas e separadas entre si por corredores de 1 m de largura. Os corredores e o entorno de toda a área experimental foram mantidos livres de vegetação. De forma inteiramente casualizada, quatro tratamentos foram repetidos três vezes e distribuídos nas unidades experimentais no dia 13 de junho de 2013: *Arrhenatherum elatius* cv. SCS314 Santa Vitória, *Festuca arundinacea* cv. Quantum II e *Dactylis glomerata* cv. Ambar implantados em monocultivo e uma mistura formada com as três espécies nas mesmas proporções. As três espécies foram escolhidas por apresentarem estratégias de crescimento (habilidades competitivas) bastante distintas, sendo a *A. elatius* competidora por recursos (alta área foliar específica, teor de nitrogênio nas folhas e renovação de tecidos), a *F. arundinacea* conservadora de recursos (baixa área foliar específica, teor de nitrogênio nas folhas e renovação de tecidos) e o *D. glomerata* medianamente competidora, com características intermediárias às demais espécies (GROSS et al., 2007; MAIRE et al., 2009; PONTES et al., 2010). Além disso, as três espécies escolhidas apresentam dominância e alta capacidade produtiva, tanto em monocultivo quanto em ambientes biodiversos (PONTES et al., 2007; ROSCHER et al., 2007; PONTES et al., 2012).

A semeadura foi realizada a lanço na densidade de 18 kg ha<sup>-1</sup> de sementes puras viáveis (recomendação comercial de 15 kg ha<sup>-1</sup> + 20% para plantio a lanço), sendo 1/3 para cada espécie na mistura. A partir da semeadura os pastos foram mantidos em crescimento livre para estabelecimento e ressemeadura natural, que ocorreu entre outubro de 2013 e fevereiro de 2014. Durante esse período, foi realizada a segunda dose da adubação de correção de potássio e a primeira aplicação de nitrogênio (N). Em março de 2014 foi realizado um corte a sete centímetros do nível do solo para nivelamento dos tratamentos e aplicada, em pós-corte, a segunda dose de N. Dois meses depois foi realizado mais um corte a 10 cm de altura para início do período de coleta de dados, que se estendeu de maio de 2014 até agosto de 2016.

Durante o período de coleta dos dados, quando os pastos alcançavam 20 cm de altura (altura em pré-corte) eram rebaixados para 10 cm (altura em pós-corte; 50% de severidade de desfolhação) por meio de corte com roçadeira costal de lâmina, retirando da área com rastelo todo material cortado. A altura em pré-corte foi determinada por corresponder à condição média do dossel que interceptava 95% da radiação incidente (medido com ceptômetro



AccuPAR LP-80, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA) durante o estágio de desenvolvimento vegetativo pleno para as três espécies utilizadas. Durante o período experimental foram realizadas avaliações esporádicas de interceptação luminosa quando as parcelas atingiam 20 cm de altura para garantir que os pastos não interceptavam além de 95% da radiação incidente. As alturas em pré e pós-corte eram averiguadas em 20 pontos por piquete com auxílio de transparência e régua (PEDREIRA, 2002).

Ao final de cada outono, novas análises do solo eram realizadas de forma independente para cada tratamento e adubações de correção e manutenção foram realizadas sempre que necessário para manter níveis de fertilidade elevados (CQFS - RS/SC, 2004; Tabela 1). As adubações com fósforo e potássio eram parceladas em 2-4 vezes com intervalos de 30 dias, enquanto as adubações nitrogenadas foram realizadas com ureia a cada 40 dias nas quantidades de 30 kg de N ha<sup>-1</sup> (2014/2015) e 50 kg de N ha<sup>-1</sup> (2015/2016) para manter índices de nutrição nitrogenada próximos ao N<sub>crítico</sub> (LEMAIRE e GASTAL, 1997). As doses do primeiro ano foram determinadas com base em trabalhos prévios (LEMAIRE e GASTAL, 1997), porém como os índices de nutrição nitrogenada do primeiro ano ficaram próximos do limiar inferior para as três espécies (dados não publicados), optou-se por aumentar a dose de N durante o segundo ano.

Quando necessário foram utilizados fungicidas para controle de manchas foliares e ferrugem e inseticida para controle de *Collaria scenica* (Hemiptera: Miridae). Plantas que não fossem das espécies modelo foram controladas de forma manual, especialmente espécies de gramíneas C<sub>4</sub> durante os meses mais quentes do ano. Todos os manejos adotados foram realizados para evitar ao máximo que fatores externos às interações intra e interespecífica entre as espécies em estudo influenciassem os resultados.

### **5.3.3 Densidade populacional de perfilhos e peso por perfilho**

A densidade populacional de perfilhos foi mensurada em dois quadros de 70 × 20 cm alocados em locais representativos da condição média do dossel no momento dos cortes. O material contido nos quadros era cortado no nível do solo e levado para laboratório para contagem da densidade populacional de perfilhos (DPP). No caso da mistura, primeiramente era realizada a separação botânica por espécies, para posterior contagem da DPP de cada espécie. Durante a manipulação dos perfilhos, grande parte do material morto se desprendia dos mesmos e não permitia que fosse identificada a qual espécie pertencia, de modo que todo

o material morto, incluindo o que ainda estava preso aos perfilhos, foi contabilizado de forma conjunta. Em seguida, todos os perfilhos (sem material morto) eram secos em estufa com circulação forçada de ar a 65 °C por 72 horas para determinação do peso por perfilho.

### 5.3.4 Dinâmica populacional de perfilhos

A dinâmica populacional de perfilhos foi avaliada em dois anéis de PVC com 20 cm de diâmetro cada (0,0314 m<sup>2</sup>) por parcela, fixados por grampos metálicos em locais representativos da condição média do dossel na última semana de maio de 2014. A partir de junho de 2014 até julho de 2016 foram realizadas 22 avaliações das gerações de perfilhos, conforme a Tabela 2.

Tabela 2. Datas de avaliação da dinâmica do perfilhamento (gerações de perfilhos a-v) ao longo do período experimental.

Gerações de perfilhos	Data de avaliação	Intervalo entre avaliações	Estação do ano
<i>2014</i>			
a	3 Junho	Primeira avaliação	Outono
b	3 Julho	30	Inverno
c	7 Agosto	35	
d	1 Setembro	25	
e	2 Outubro	31	Primavera
f	5 Novembro	34	
g	8 Dezembro	33	
<i>2015</i>			
h	30 Janeiro	53	Verão
i	10 Março	39	
j	7 Abril	28	Outono
k	3 Junho	57	
l	22 Julho	49	Inverno
m	28 Agosto	37	
n	13 Outubro	46	Primavera
o	12 Novembro	30	
p	15 Dezembro	33	
<i>2016</i>			
q	28 Janeiro	44	Verão
r	2 Março	33	
s	6 Abril	35	Outono
t	4 Maio	28	
u	2 Junho	29	
v	20 Julho	48	Inverno

Fonte: Próprio autor

Na primeira avaliação, todos os perfilhos contidos nos anéis foram marcados com presilhas plásticas coloridas, sendo utilizadas cores distintas para cada espécie. Em cada uma das sucessivas avaliações, novas cores foram utilizadas para identificar os perfilhos surgidos, de tal forma que diferentes cores foram utilizadas para identificar a qual espécie (na mistura) e a qual geração (a-v) cada perfilho pertencia. No mesmo momento também foram contados os perfilhos mortos de cada espécie e geração e retiradas suas identificações. Foram considerados mortos os perfilhos murchos e totalmente amarelados/marrons.

De posse desses dados foram calculadas as taxas de aparecimento, mortalidade e sobrevivência de perfilhos das populações de *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata* nos monocultivos e na mistura. Para determinação das taxas de aparecimento de perfilhos (TAP) foram contabilizados todos os perfilhos surgidos entre dois cortes. Posteriormente, foi determinada qual a porcentagem que esses novos perfilhos representavam em relação à população total de perfilhos existente na avaliação anterior. A taxa de mortalidade de perfilhos (TMP) foi calculada da mesma forma, porém utilizando o número de perfilhos que morreram no mesmo período. Sendo assim, a taxa de sobrevivência de perfilhos (TSP) foi determinada subtraindo a TMP de 100. Por meio da soma dos perfilhos surgidos e mortos das três espécies na mistura eram calculadas as taxas de aparecimento, mortalidade e sobrevivência de perfilhos da mistura. Como os intervalos entre as avaliações não foram os mesmos ao longo do período experimental, as taxas foram corrigidas para intervalos de 30 dias.

Com base nas taxas de aparecimento e sobrevivência de perfilhos foi calculado o índice de estabilidade da populacional de perfilhos (IEP). Esse índice fornece um panorama geral da estabilidade população de perfilhos entre duas avaliações sucessivas, onde valores iguais ou superiores a 1 (um) indicam pastos estáveis e valores abaixo de 1 (um) indicam possíveis instabilidades permanentes ou transitórias. Para o cálculo dos índices de estabilidade populacional de perfilhos foi utilizada a equação abaixo (Adaptado de MATTHEW e SACKVILLE-HAMILTON, 2011):

$$P_1 / P_0 = TAP + TSP$$

onde:  $P_1 / P_0$  representa a proporção entre a população de perfilhos existentes na contagem atual e a população existente na contagem anterior e TAP e TSP indicam as taxas médias de aparecimento e sobrevivência de perfilhos, respectivamente, de todas as gerações. Segundo essa equação, por exemplo, se uma pastagem com 5000 perfilhos  $m^{-2}$  apresentar um incremento de 500 perfilhos (ou seja, 10%) entre duas avaliações consecutivas, então o valor de  $P_1 / P_0$  para esse período será igual a 1,1.

Posteriormente, foram elaborados diagramas da demografia do perfilhamento, indicando o número de perfilhos surgidos em cada geração e seu decréscimo ao longo das sucessivas avaliações, que geralmente apresenta um comportamento exponencial. Sendo assim, a meia-vida dos perfilhos de cada geração foi calculada para os monocultivos segundo Korte (1986):

$$t_{1/2} = \ln 2/b$$

onde:  $t_{1/2}$  é a meia-vida de uma geração de perfilhos e  $b$  é o coeficiente da regressão exponencial resultante da redução no número de perfilhos dessa geração ao longo do tempo. Posteriormente, calculou-se a meia-vida média das gerações de perfilhos surgidos em cada estação do ano, ponderando pela quantidade de perfilhos de cada geração.

### 5.3.5 Análise estatística

A fim de permitir comparações entre tratamentos em um mesmo momento (com condições climáticas iguais), as variáveis coletadas a campo foram transformadas e analisadas por estação do ano, uma vez que os cortes não ocorreram nos mesmos momentos para todos os tratamentos. Para DPP e peso por perfilho foram calculadas as médias dos cortes realizados em cada estação e para as TMP, TAP, TSP e IEP foram utilizadas interpolações lineares simples. Após serem transformados, os dados foram submetidos à análise de variância utilizando o procedimento MIXED (modelos mistos) do pacote estatístico SAS<sup>®</sup> (*Statistical Analysis System*), versão 9.2. Para a escolha da matriz de covariância que melhor se ajustasse aos conjuntos de dados foi utilizado o Critério de Informação de Akaike (AIC) (WOLFINGER, 1993). Foram utilizados nos modelos os efeitos de tratamento, ano, estação do ano e as interações tratamento\*ano e tratamento\*estação do ano, considerando medidas repetidas no tempo (estação do ano). As médias foram estimadas pelo LSMEANS e comparadas pelo teste de Tukey com probabilidade de 5%.

## 5.4 RESULTADOS

### 5.4.1 Densidade populacional de perfilhos e peso por perfilho

De modo geral, as maiores densidades populacionais de perfilhos (DPP) foram observadas em *F. arundinacea* e *A. elatius*, mas durante a primavera a *F. arundinacea* manteve altas DPP enquanto a *A. elatius* apresentou seus menores valores (Tabela 3). *Dactylis glomerata* e a mistura apresentaram as menores DPP em todas as estações do ano, porém os maiores perfilhos foram observados nesses tratamentos (Tabela 3). Não houve efeito de ano sobre a DPP ( $P = 0,88393$ ), porém as maiores DPP foram observadas durante o outono-inverno para *A. elatius*, *D. glomerata* e a mistura, enquanto *F. arundinacea* apresentou as maiores DPP no período de inverno-primavera. De forma inversa, geralmente perfilhos mais pesados estiveram associados com as menores DPP.

Tabela 3. Densidade populacional de perfilhos e peso por perfilhos de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* and *Dactylis glomerata* em monocultivos ou em mistura ao longo das estações do ano.

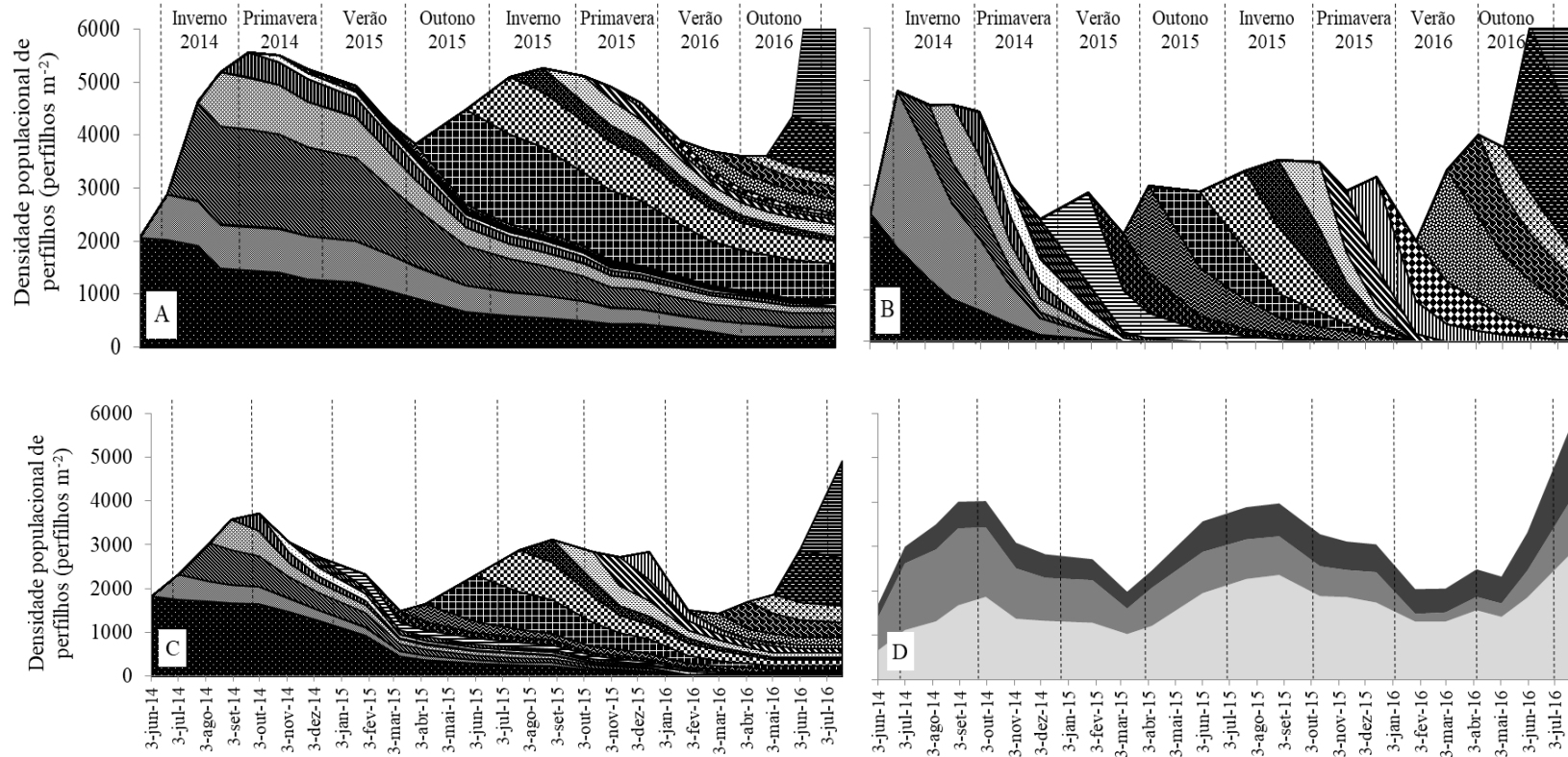
Tratamentos	Inverno	Primavera	Verão	Outono	Média
<i>Densidade populacional de perfilhos (perfilhos m<sup>-2</sup>)</i>					
<i>A. elatius</i>	3096 ab A	2027 b B	2420 a B	2510 a AB	2513
<i>F. arundinacea</i>	3571 a A	3291 a A	2357 a B	2291 a B	2878
<i>D. glomerata</i>	2404 c A	1779 b B	1715 b B	1919 a AB	1954
Mistura	2718 bc A	2136 b B	1763 b B	2302 a AB	2230
Média	2947	2308	2064	2256	
<i>Peso por perfilho (mg MS perfilho<sup>-1</sup>)</i>					
<i>A. elatius</i>	66,5 b B	92,1 a A	76,4 b AB	63,1 b B	74,5
<i>F. arundinacea</i>	82,6 ab B	82,1 a B	111,6 a A	92,0 a AB	92,1
<i>D. glomerata</i>	97,0 a A	106,6 a A	107,4 a A	93,3 a A	103,3
Mistura	86,3 ab B	101,5 a AB	123,6 a A	101,7 a AB	101,1
Média	83,1	95,6	104,7	87,5	

Valores seguidos pela mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem entre si ( $P > 0,05$ ). Erro padrão da média para a interação tratamento\*estação do ano = 116,5 e 5,03 para densidade populacional de perfilhos e para peso por perfilho, respectivamente. Fonte: Próprio autor

#### 5.4.2 Demografia do perfilhamento

Para se ter uma visão mais ampla da dinâmica do perfilhamento dos pastos foram gerados gráficos para as variações temporais na densidade populacional de perfilhos (DPP) ao longo de todo o período experimental, demonstrando a contribuição de cada geração de perfilhos (gerações a-v) nos monocultivos (Figuras 2a, b e c) e de cada espécie na mistura (Figuras 2d). Com relação às gerações de perfilhos, *A. elatius* apresentou gerações numerosas em todas as estações do ano, enquanto *F. arundinacea* e *D. glomerata* apresentaram gerações mais numerosas principalmente durante os períodos de outono-inverno. O mesmo padrão temporal de perfilhamento foi observado para as três espécies quando misturadas, sendo que a proporção média de perfilhos de *D. glomerata*, *A. elatius* e *F. arundinacea* na mistura foram de 52,4, 24,3 e 23%, respectivamente, independente do ano ( $P = 0,4766$ ) ou estação do ano ( $P = 0,9919$ ). Outras espécies, principalmente *Holcus lanatus* L., *Paspalum* sp. e *Lolium multiflorum* Lam., corresponderam à 0,3% da DPP total.

Figura 2. Demografia do perfilamento em populações de *Festuca arundinacea* (A), *Arrhenatherum elatius* (B) and *Dactylis glomerata* (C) em monocultivos ou em mistura (A. *elatius* ■■ ; *F. arundinacea* ■■ ; *D. glomerata* □□) (D) ao longo do período experimental. Padrões de preenchimento diferentes nos diagramas dos monocultivos representam a densidade populacional de perfilhos de cada uma das 22 gerações de perfilhos ao longo do período experimental.

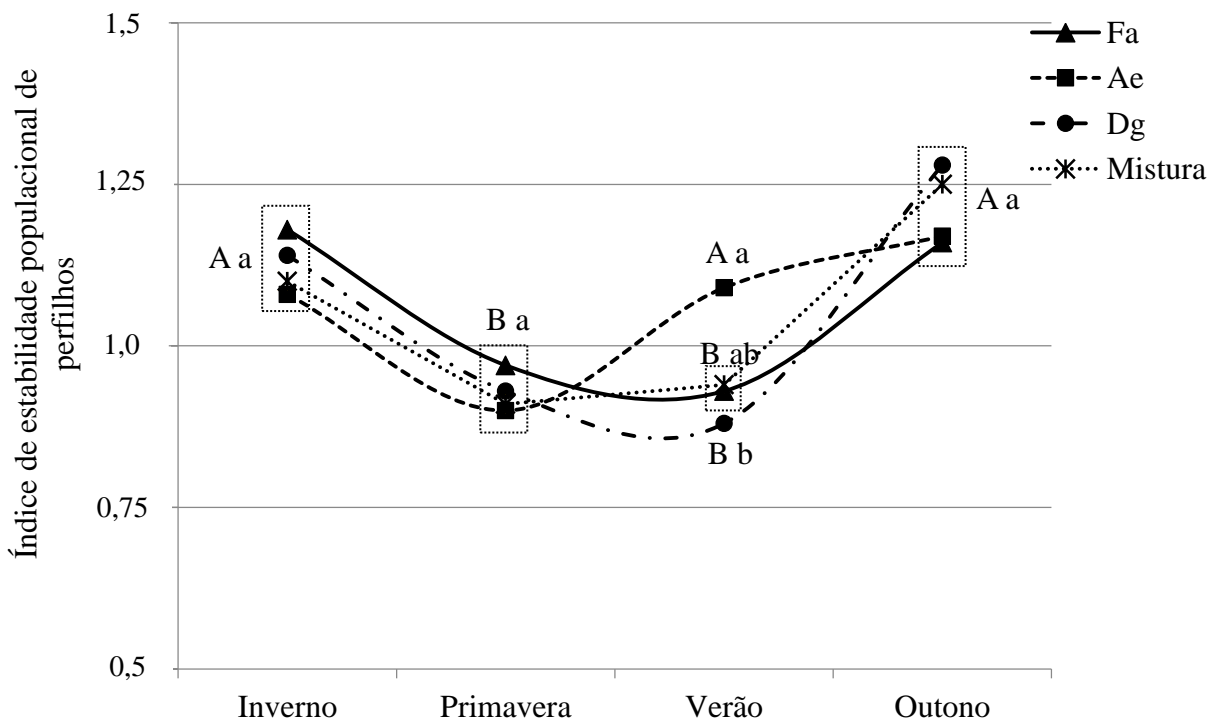


Fonte: Próprio autor

### 5.4.3 Estabilidade populacional e taxas de mortalidade e aparecimento de perfilhos

O índice de estabilidade populacional de perfilhos (IEP) foi o mesmo para todos os pastos ao longo do inverno, primavera e outono, porém, durante o verão, *A. elatius* foi mais estável que *D. glomerata* (Figura 3). *Arrhenatherum elatius* foi instável apenas na primavera, enquanto os demais pastos apresentaram instabilidade populacional de perfilhos durante a primavera e o verão.

Figura 3. Índice de estabilidade populacional de perfilhos ao longo das estações do ano em populações de *Festuca arundinacea* (Ae), *Arrhenatherum elatius* (Fa) and *Dactylis glomerata* (Dg) crescendo em monocultivos ou em mistura. As diferenças entre estações do ano para cada tratamento estão mostradas por letras maiúsculas e as diferenças entre tratamentos em cada estação do ano estão indicadas por letras minúsculas.



Fonte: Próprio autor

De modo geral, as maiores e menores taxa de mortalidade e de aparecimento de perfilhos ocorreram na *A. elatius* e *F. arundinacea*, respectivamente (Tabela 4). Considerando as estações do ano, *A. elatius*, *D. glomerata* e a mistura apresentaram as maiores taxas de mortalidade durante a primavera e verão, enquanto *F. arundinacea* apresentou taxas constantes ao longo do ano. Por outro lado, as maiores taxas de aparecimento ocorreram



durante o verão e outono para *A. elatius*, outono e inverno para *F. arundinacea* e apenas durante o outono para *D. glomerata* e a mistura.

Tabela 4 Taxas de mortalidade e aparecimento de perfilhos de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* em monocultivos ou em mistura ao longo das estações do ano.

Tratamentos	Inverno	Primavera	Verão	Outono	Média
<i>Taxas de mortalidade (perfilhos 100perfilhos<sup>-1</sup>30-dias<sup>-1</sup>)</i>					
<i>A. elatius</i>	24,2 B a	39,8 A a	40,2 A a	27,6 B a	32,9
<i>F. arundinacea</i>	5,6 A c	6,1 A c	10,5 A c	9,8 A b	8,0
<i>D. glomerata</i>	8,5 B bc	20,0 A b	25,4 A b	13,0 B b	16,7
Mistura	13,6 C b	21,9 AB b	24,2 A b	15,7 BC b	18,9
Média	13,0	21,9	25,1	16,5	
<i>Taxas de aparecimento (perfilhos 100perfilhos<sup>-1</sup>30-dias<sup>-1</sup>)</i>					
<i>A. elatius</i>	32,0 B a	30,7 B a	49,2 A a	44,8 AB a	39,2
<i>F. arundinacea</i>	23,2 A a	3,1 B b	3,5 B c	25,8 A b	13,9
<i>D. glomerata</i>	22,4 B a	13,3 B b	13,4 B bc	40,8 A a	22,5
Mistura	23,8 B a	13,1 B b	18,4 B b	40,3 A ab	23,9
Média	25,4	15,0	21,1	37,9	

Valores seguidos pela mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem entre si ( $P > 0,05$ ). Erro padrão da média para a interação tratamento\*estação do ano = 1,36 e 3,01 para taxa de mortalidade e para taxa de aparecimento de perfilhos, respectivamente. Fonte: Próprio autor

#### 5.4.4 Quantidade de perfilhos surgidos em cada estação do ano e suas meia-vidas

De modo geral, *A. elatius* apresentou a maior quantidade de perfilhos surgidos em cada estação do ano, sempre com valores acima de 3000 perfilhos  $m^{-2}$  (Tabela 5). Por outro lado, *F. arundinacea*, *D. glomerata* e a mistura tiveram as menores quantidades de perfilhos surgidos durante o verão e a primavera, enquanto as maiores quantidades foram observadas durante o inverno para a *F. arundinacea* e outono-inverno para *D. glomerata* e a mistura.

Em contrapartida, independente da estação em que surgiram, perfilhos de *A. elatius* apresentaram as menores longevidades e perfilhos de *F. arundinacea* as maiores (Tabela 5). Gerações de perfilhos de *A. elatius* surgidas durante o período de verão-outono foram mais longevas do que àquelas surgidas durante o inverno-primavera. *F. arundinacea*, *D. glomerata*

e a mistura apresentaram a mesma longevidade para os perfilhos surgidos em todas as estações do ano.

Tabela 5. Número total de perfilhos surgidos em cada estação do ano e suas respectivas meia-vidas em pastos de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* crescendo em monocultivos ou em mistura (considerando as três espécies).

Tratamentos	Inverno	Primavera	Verão	Outono	Média
<i>Número de perfilhos surgidos em cada estação (perfilhos)</i>					[155,4]
<i>A. elatius</i> (276,3)	3930 AB	3177 B	3428 AB	4433 A	3676 a
<i>F. arundinacea</i> (53,3)	2635 A	762 C	350 D	1698 B	1361 c
<i>D. glomerata</i> (11,4)	1802 A	1414 B	576 C	1868 A	1415 bc
Mistura (217,8)	2513 A	1590 B	1194 B	2582 A	1970 b
<i>Meia-vidas dos perfilhos surgidos em cada estação (dias)</i>					[7,6]
<i>A. elatius</i> (1,9)	36 B	30 B	51 A	50 A	41 c
<i>F. arundinacea</i> (19,8)	213 A	249 A	213 A	248 A	231 a
<i>D. glomerata</i> (11,4)	120 A	116 A	138 A	109 A	121 b
Mistura (14,5)	127 A	105 A	105 A	138 A	119 b

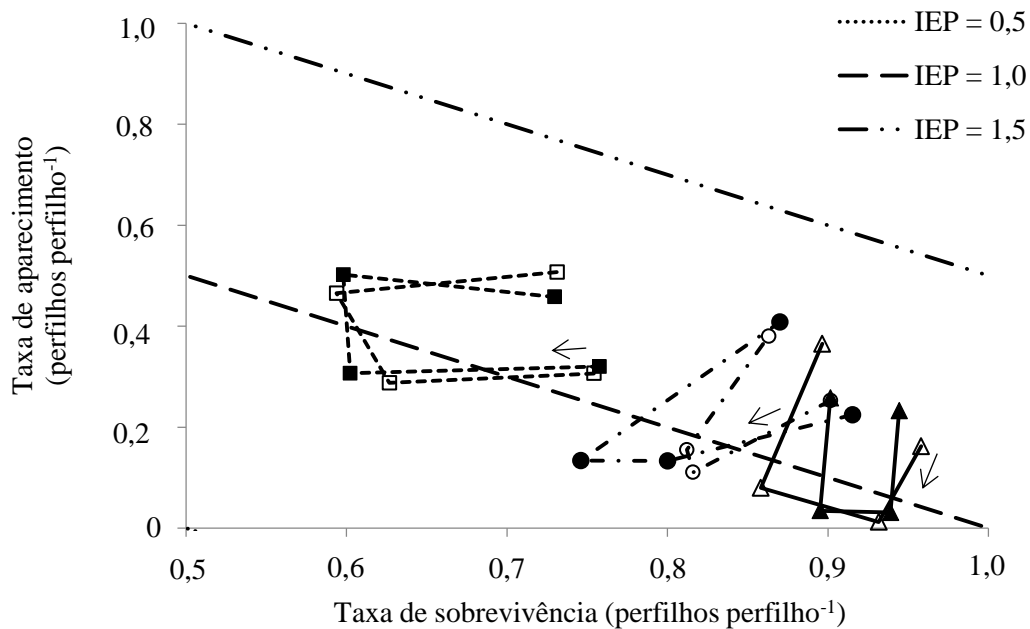
Valores seguidos pela mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem entre si ( $P > 0,05$ ).

Erro padrão da média para estação do ano (cada tratamento separado) e tratamento estão entre parêntesis e colchetes, respectivamente. Fonte: Próprio autor

#### 5.4.5. Estabilidade das populações de perfilhos de cada espécie

Não foi observado efeito do tipo de cultivo nem da interação tipo de cultivo\*estação do ano sobre as taxas de mortalidade e de aparecimento de perfilhos para as três espécies em estudo ( $P > 0,05$ ; Figura 4). Sendo assim, a forma de cultivo, se puras ou misturadas, também não influenciou o índice de estabilidade populacional das populações de *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata* em nenhuma estação do ano (interação estação do ano\*tipo de cultivo:  $P = 0,057$ ,  $0,2620$  e  $0,2749$  para *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata*, respectivamente), com valores médios de 1,04 (SEM = 0,023,  $P = 0,2580$ ), 1,07 (SEM = 0,021,  $P = 0,6099$ ) e 1,06 (SEM = 0,016,  $P = 0,5071$ ), respectivamente.

Figura 4. Diagrama da estabilidade populacional de perfilhos em populações de *Arrhenatherum elatius* (quadrados), *Festuca arundinacea* (triângulos) e *Dactylis glomerata* (círculos) em monocultivos (símbolos cheios) ou em mistura (símbolos vazios) ao longo das estações do ano. Os símbolos indicam o índice de estabilidade populacional de perfilhos (IEP) como resultado de combinações entre taxas de sobrevivência (TSP) e aparecimento (TAP) de perfilhos de acordo com a seguinte equação:  $IEP = TSP + TAP$  (Adaptado de Matthew & Sackville Hamilton, 2011). As setas indicam a sequência das estações do ano a partir do inverno.



Fonte: Próprio autor

## 5.5 DISCUSSÃO

### 5.5.1 Estratégias de crescimento × estratégias de persistência

*Arrhenatherum elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata* em monocultivo foram estáveis, porém as maiores taxas de mortalidade (TMP) e de aparecimento de perfilhos (TAP) foram observadas na espécie mais competitiva (*A. elatius*), enquanto as menores taxas ocorreram na espécie mais conservadora (*F. arundinacea*). Nesse sentido, o *D. glomerata*, espécie medianamente competitiva, apresentou TMP e TAP intermediárias às demais espécies. Esses resultados podem ser explicados, pelo menos em parte, pela velocidade de renovação dos órgãos das plantas, de modo que espécies mais competitivas apresentam

maiores taxas de crescimento e morte de tecidos (CRUZ et al., 2002). Como consequência, essas espécies produzem maior quantidade de gemas axilares capazes de gerar novos perfilhos (DAVIES 1974), porém, por serem pouco tolerantes aos estresses (GRIME, 1977), muitos perfilhos pequenos e jovens morrem em decorrência do desenvolvimento mais rápido de perfilhos maiores (ONG et al., 1978). Sendo assim, e de acordo com nossa primeira hipótese, é sugestivo que, em situações onde não há restrição de recursos, a estratégia de crescimento de gramíneas perenes exerce forte influência sobre sua dinâmica do perfilhamento e, conseqüentemente, sua estratégia de persistência. Vale destacar que, conforme previsto, a *A. elatius* apresentou características de espécies competidora, como alto teor de nitrogênio nas folhas (AMÉRICO, 2017), rápida renovação de tecidos e elevada área foliar específica (ECHEVERRIA, J. R. 2017, comunicação pessoal) conforme descrito por Cruz et al. (2002) e Pontes et al. (2012). Por outro lado, a *Festuca arundinacea* apresentou características inversas às da *A. elatius*, típicas de espécies com estratégia de crescimento conservadora, enquanto o *Dactylis glomerata* apresentou características intermediárias (AMÉRICO, 2017; ECHEVERRIA, J. R. 2017, comunicação pessoal).

Independentemente da espécie, foram observadas reduções na DPP durante a primavera e, exceto para *A. elatius*, durante o verão, com posterior recuperação da população de perfilhos até o inverno. McKenzie (1997) e Scheneiter e Améndola (2012) também encontraram reduções na DPP em pastos de *Lolium perenne* e *F. arundinacea* (C<sub>3</sub>), respectivamente, durante as épocas mais quentes do ano em outras regiões de clima subtropical. Considerando a *F. arundinacea*, esse comportamento pode estar associado com a redução do perfilhamento em temperaturas mais elevadas e aumento do número de perfilhos em temperaturas mais amenas, principalmente associado com menores fotoperíodos (SAXENA et al., 2014). Segundo Yeh et al. (1976), temperaturas elevadas reduzem o perfilhamento da *F. arundinacea* devido a aumentos na concentração de auxinas endógenas na base dos colmos. Da mesma forma, Ryle (1964) mostrou que altas temperaturas diminuem o *site usage* (DAVIES, 1974) de gramíneas C<sub>3</sub>, porém aumentam o fluxo de tecidos da parte aérea (DURU e DUCROCQ, 2000), podendo aumentar a mortalidade de perfilhos. Além disso, altas DPP e estímulos ao florescimento durante a primavera podem ter contribuído para reduzir o perfilhamento (HEIDE, 1994; McSTEEN, 2009), além de favorecer o alongamento de colmos e a mortalidade de perfilhos devido a decapitação do meristema apical. Entretanto, segundo Sbrissia et al. (2010), redução temporária em DPP não necessariamente representa prejuízo à persistência dos pastos, sendo que ajustes entre o número e o tamanho de perfilhos podem assegurar o potencial produtivo das pastagens (MATTHEW et al., 1995). De fato,

perfilhos mais pesados e com maior área foliar (dados não publicados) ocorreram concomitantemente com as menores DPP, permitindo produções de forragem semelhantes ao longo das estações do ano (Figura 6).

Contudo, a *F. arundinacea*, espécie conservadora de recursos ou estresse tolerante (PONTES et al., 2012; GRIME, 1977), embora tenha mostrado perfilhamento extremamente baixo durante as estações mais quentes do ano (primavera-verão), também apresentou TMP extremamente baixas nesse período. Por outro lado, *A. elatius*, espécie competidora, apresentou suas maiores TAP no outono e principalmente no verão, quando foram registradas as maiores temperaturas. Segundo Briske (1996), manter concomitantemente altas taxas de mortalidade e aparecimento de perfilhos tende a ser uma estratégia ineficiente do ponto de vista da manutenção de carbono na planta, porém são típicas de espécies competidoras com habilidade de resistir ao pastejo por mecanismos de tolerância e manter perfilhos jovens disponíveis para recompor o dossel após a desfolhação (NELSON, 2000).

A recuperação da DPP na *A. elatius* esteve associada com a maior sobrevivência de perfilhos durante o outono-inverno, enquanto na *F. arundinacea* os aumentos em DPP ocorreram por meio de gerações numerosas no mesmo período. Vale destacar que o *D. glomerata* apresentou comportamento intermediário às demais espécies, com igual importância dos aumentos nas taxas de sobrevivência e aparecimento de perfilhos na recuperação de sua DPP. Esses resultados reforçam a ideia de que espécies competidoras apresentam estratégias de persistência baseadas na emissão de novos perfilhos, enquanto espécies conservadoras de recursos persistem priorizando a sobrevivência dos perfilhos existentes e estão de acordo com as estratégias de crescimento propostas pelos modelos do ‘*r-K* contínuo’ (MacARTHUR e WILSON, 1967) e das ‘três estratégias primárias’ (GRIME, 1974 e 1977). Esse pode ser um dos motivos pelos quais Liancourt et al. (2005) encontraram relação entre espécies dominantes e suas respectivas habilidades competitivas, sendo que ambientes férteis favoreceram a *Arrhenatherum elatius* (espécie mais competidora) enquanto ambientes pobres foram dominados por *Bromus erectus* (espécie mais conservadora de recursos). Da mesma forma, Quétier et al. (2007) mostraram que em pastagens não adubadas  $80 \pm 8\%$  da biomassa era composta por espécies conservadoras de recursos, enquanto que em ambientes férteis as espécies conservadoras e competidoras representam a mesma proporção. Isso porque, a disponibilidade de nutrientes afeta mais o crescimento das plantas que sua sobrevivência (GOLDBERG e NOVOPLANSKY, 1997), de modo que as altas taxas de mortalidade de perfilhos inerentes às espécies competidoras não podem ser compensadas com

altas taxas de aparecimento, uma vez que as gemas laterais parecem competir com o meristema apical quando existe limitação de recursos (MURPHY e BRISKE, 1992).

Segundo Matthew et al. (2013), a meia-vida de perfilhos é extremamente variável entre espécies e gerações de perfilhos, ficando entre 36-143 dias para *Lolium perenne* (KORTE, 1986) e 321-902 dias para *Paspalum notatum* (PAKIDING e HIRATA, 1999). Embora as estratégias de crescimento não tenham sido discutidas nesses trabalhos, o *L. perenne* parece apresentar estratégia de resistência ao pastejo baseada em tolerância e o *P. notatum* é um exemplo clássico de resistência baseada em escape e, portanto, é bastante sugestivo que o *L. perenne* seja mais competidor que *Paspalum notatum* (BRISKE, 1996) em habitats igualmente favoráveis a ambos (apesar de pertencerem a ciclos fisiológicos distintos, C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub>, respectivamente). Liancourt et al. (2005) também observaram menor sobrevivência de perfilhos para *Arrhenatherum elatius* (mais competidora) em relação à *Brachypodium rupestre* e *Bromus erectus* (mais conservadoras). Da mesma forma, no presente estudo, a meia-vida dos perfilhos foi crescente da espécie mais competidora para a mais conservadora, com valores entre 17-69 dias para *A. elatius*, 77-173 para o *D. glomerata* e 116-347 para *F. arundinacea*. Nesse sentido, Matthew (2000) sugeriu que espécies com perfilhos bastante longevos podem apresentar menores variações sazonais em DPP. Entretanto, parece que em situações onde não há limitação de recursos, espécies competidoras podem compensar a baixa longevidade de seus perfilhos com altas taxas de aparecimento, resultando em pastos igualmente estáveis ao longo do ano por meio de mecanismos distintos.

Apesar dos perfilhos de *A. elatius* que apareceram durante o inverno-primavera serem menos longevos que os surgidos durante o verão-outono, possivelmente esse comportamento seja uma resposta às condições climáticas e não decorrente de gerações específicas de perfilhos *per se*. Isso porque, devido à baixa longevidade dessa espécie a grande maioria de seus perfilhos dura menos de uma estação, de modo que as gerações que se desenvolvem no decorrer da primavera-verão estão mais sujeitas aos fatores que aumentam as taxas de mortalidade de perfilhos discutidas acima. Por outro lado, a semelhança na longevidade dos perfilhos de *F. arundinacea* e *D. glomerata* surgidos durante as quatro estações do ano pode ser reflexo dos perfilhos mais longevos dessas espécies e do manejo adotado. Isso porque, apesar de Scheneiter e Améndola (2012) terem observado variações sazonais de perfilhamento em *F. arundinacea*, estas foram associadas com o florescimento primaveril dessa espécie. No caso do nosso experimento, a interrupção da rebrotação quando os dosséis atingiam 20 cm de altura foram efetivos em controlar o florescimento de todas as espécies (inflorescências presentes apenas nos cortes de primavera, porém com percentuais na massa

de forragem em pré-corte inferiores a 0,5%), inclusive da *F. arundinacea*, permitindo que a grande maioria dos perfilhos apresentasse apenas desenvolvimento vegetativo durante todo o período experimental.

### **5.5.2 Dinâmica do perfilhamento dos monocultivos × das populações na mistura**

Embora a DPP da mistura tenha sido ligeiramente superior à *D. glomerata*, suas dinâmicas de perfilhamento foram semelhantes. Isso porque, além da *A. elatius* e *F. arundinacea* contribuírem igualmente para a DPP da mistura, o *D. glomerata* representou 52,4% dos perfilhos desse tratamento e com taxas de aparecimento e mortalidade de perfilhos intermediárias àquelas espécies. Entretanto, confirmando nossa segunda hipótese, as populações de *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata* cultivadas em ambientes férteis e com desfolhações frequentes apresentaram a mesma dinâmica de perfilhamento se em monocultivo ou misturadas.

O aparecimento e a mortalidade de perfilhos são controlados por diversos fatores, sendo alguns deles intrínsecos às espécies e ao seu desenvolvimento e outros decorrentes do ambiente em que esses perfilhos se desenvolvem, como intensidade e qualidade de luz e disponibilidade de nutrientes (GAUTIER et al., 1999; McSTEEN, 2009). Além disso, alguns trabalhos encontraram diferentes impactos da competição intra e interespecífica sobre a dinâmica de perfilhamento (LATERRA et al., 1997; GATTI et al., 2012), porém possivelmente esses resultados sejam resposta aos ambientes criados pela presença de espécies com diferentes arquiteturas. Nesse sentido, nossos resultados sugerem que em pastagens cultivadas em ambientes férteis e com desfolhações frequentes e lenientes, para controlar a estrutura do dossel, a redução da competição por recursos (WEDIN e TILMAN, 1993; BORER et al., 2014) permite que os fatores intrínsecos as espécies sejam os principais determinantes do seu padrão demográfico de perfilhamento.

## **5.6 CONCLUSÃO E IMPLICAÇÕES**

Nosso trabalho mostra de forma experimental que a estratégia de crescimento de gramíneas perenes influencia o impacto de cada uma das duas vias utilizadas para sua

persistência, embora ambientes férteis e com desfolhações frequentes e lenientes permitam estabilidade populacional semelhante entre espécies competidoras e conservadoras de recursos. Nesse sentido, espécies competidoras apresentam altas taxas de mortalidade de perflhos em todas as estações do ano e, portanto, são extremamente dependentes de sucessivas gerações numerosas de perflhos, sendo necessário garantir constantemente os recursos adequados ao perfilhamento para que essas espécies persistam. Por outro lado, embora espécies conservadoras de recursos sejam menos impactadas por estresses, o fornecimento adequado de recursos em momentos específicos do ano é essencial para sua persistência em longo prazo. Além disso, ambientes férteis e desfolhações frequentes e lenientes permitem padrões demográficos de perfilhamento semelhantes entre populações que crescem em monocultivo ou misturadas e indica a possibilidade de utilizar pastos multiespecíficos em sistemas intensivos de produção animal sem prejuízos a persistência das espécies utilizadas. Nesse sentido, avaliar misturas de espécies com perfilhamento assíncrono e com a presença de animais pode ser um próximo passo em estudos de dinâmica do perfilhamento em pastagens multiespecíficas.

## 5.7 REFERÊNCIAS

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

AMÉRICO, L. F. **Índice de Nutrição Nitrogenada em Pastos Perenes de Inverno Cultivados Puros ou em Consórcio**. Lages, SC, 2017. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal), Universidade do Estado de Santa Catarina: Centro de Ciências Agroveterinárias.

BAHMANI, I. et al. Tiller dynamics of perennial ryegrass cultivars derived from different New Zealand ecotypes: effects of cultivar, season, nitrogen fertilizer, and irrigation. **Australian Journal of Agriculture Research**, v. 54, p. 803-817, 2003.

BORER, E. T. et al. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. **Nature**, v. 508, p. 517-520, 2014.

BRISKE, D.D. Strategies of plant survival in grazed ecosystems: A functional interpretation. In: HODGSON, J., ILLIUS, A.W. (Eds.). **The Ecology and Management of Grazing Systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p.37-68.



COMISSÃO DE QUÍMICA E FERTILIDADE DO SOLO - RS/SC. **Manual de Adubação e Calagem para os Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. 10. ed. Porto Alegre, 2004. 400p.

CRUZ, P. et al. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. **Fourrages**, v. 172, p. 335-354, 2002.

Da SILVA, S. C. et al. Sward structural characteristics and herbage accumulation of *Panicum maximum* cv. Mombaça subjected to rotational stocking managements. **Scientia Agricola**, v. 66, n. 1, p. 8-19, 2009.

DAVIES, A. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. **The Journal of Agricultural Science**, v. 82, n. 1, p. 165-172, 1974.

DURU, M.; DUCROCQ, H. Growth and senescence of the successive leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. **Annals of Botany**, v. 85, n. 5, p. 645-653, 2000.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 2.ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2006. 306p.

GATTI, M. L. et al. Leaf and tiller dynamics in two competing C 3 grass species: influence of neighbours and nitrogen on morphogenetic traits. **Grass and Forage Science**, v. 68, n.1, p. 151-164, 2012.

GAUTIER, H.; VARLET-GRANCHER, C.; HAZARD, L. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. **Annals of Botany**, v. 83, n. 4, p. 423-429, 1999.

GOLDBERG, D.; NOVOPLANSKY, A. On the relative importance of competition in unproductive environments. **Journal of Ecology**, v. 85, n. 4, p. 409-418, 1997.

GRIME, J. P. Vegetation classification by reference to strategies. **Nature**, v. 250, n. 5461, p. 26-31, 1974.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

Gross, N. et al. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1296-1305, 2007.

HEIDE, O. M. Control of flowering and reproduction in temperate grasses. **New Phytologist**, v. 128, n. 2, p. 347-362, 1994.

KORTE, C. J. Tillering in 'Grasslands Nui' perennial ryegrass swards 2. Seasonal pattern of tillering and age of flowering tillers with two mowing frequencies. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v. 29, n. 4, p. 629-638, 1986.

KORTE, C. J.; WATKIN, B. R.; HARRIS, W. Use of residual leaf area index and light interception as criteria for spring-grazing management of a ryegrass-dominant pasture. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v. 25, n. 3, p. 309-319, 1982.

LATERRA, P.; DEREGIBUS, V. A.; MACEIRA, N. O. Demographic variability in tiller populations of two perennial pampa grasses. **Journal of Vegetation Science**, v. 8, n. 3, p. 369-376, 1997.

LEMAIRE, G.; GASTAL, F. N uptake and distribution in plant canopies. In: LEMAIRES, G. (Ed.) **Diagnosis of the Nitrogen Status in Crops**. Berlin: Springer, 1997, p 3-43.

LIANCOURT, P.; CORCKET, E.; MICHALET, R. Stress tolerance abilities and competitive responses in a watering and fertilization field experiment. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 6, p. 713-722, 2005.

MacARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, NJ, 1967.

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

MATTHEW, C.; SACKVILLE-HAMILTON, N. R. Analysing persistence of grass swards in terms of tiller birth and death. **Pasture Persistence—Grassland Research and Practice**, v. 15, p. 63-68, 2011.

MATTHEW, C. et al. State of knowledge in tiller dynamics. **Proceedings of the 22<sup>nd</sup> International Grassland Congress**, Sydney, Austrália. Setembro, 2013.

MATTHEW, C. et al. Tiller dynamics of grazed swards. In: LEMAIRES, G. et al. (Eds.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**, Wallingford: CABI International, p. 127-150, 2000.

MATTHEW, C. et al. A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. **Annals of Botany**, v. 76, n. 6, p. 579-587, 1995.

McKENZIE, F. R. Influence of grazing frequency and intensity on the density and persistence of *Lolium perenne* tillers under subtropical. **Tropical Grasslands**, v. 31, p. 219-226, 1997.

McSTEEN, P. Hormonal regulation of branching in grasses. **Plant Physiology**, v. 149, n. 1, p. 46-55, 2009.

MURPHY, J. S.; BRISKE, D. D. Regulation of tillering by apical dominance: chronology, interpretive value, and current perspectives. **Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives**, v. 45, n. 5, p. 419-430, 1992.

NELSON, C. J. Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs. tillering. In: LEMAIRES, G. et al. (Eds.) **Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology**, Wallingford: CABI International, p. 101-126, 2000.

ONG, C. K.; MARSHALL, C.; SAOAR, G. R. The physiology of tiller death in grasses 2. Causes of tiller death in a grass sward. **Grass and Forage Science**, v. 33, n. 3, p. 205-211, 1978.

PAKIDING, W.; HIRATA, M. Tillering in a bahia grass (*Paspalum notatum*) pasture under cattle grazing: results from the first two years. **Tropical Grasslands**, v. 33, n. 3, p. 170-176, 1999.

PASARI, J. R. et al. Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 25, p. 10219-10222, 2013.

PEDREIRA, C.G.S. Avanços metodológicos na avaliação de pastagens. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, Recife, Pernambuco, 2002. **Anais...** Recife, p. 100-150, 2002.

PEMBLETON, K. G. et al. Simple versus diverse pastures: opportunities and challenges in dairy systems. **Animal Production Science**, v. 55, n. 7, p. 893-901, 2015.

PONTES, L. S. et al. Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. **Grass and Forage Science**, v. 62, n. 4, p. 485-496, 2007.

PONTES, L. S. et al. Impacts of species interactions on grass community productivity under contrasting management regimes. **Oecologia**, v. 168, n. 3, p. 761-771, 2012.

PONTES, L. S. et al. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. **Annals of Botany**, v. 105, n. 6, p. 957-965, 2010.

QUÉTIER, F.; THÉBAULT, A.; LAVOREL, S. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. **Ecological Monographs**, v. 77, n. 1, p. 33-52, 2007.

ROSCHER, C. et al. Detecting the role of individual species for overyielding in experimental grassland communities composed of potentially dominant species. **Oecologia**, v. 154, n. 3, p. 535-549, 2007.

RYLE, G. J. A. A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. **Grass and Forage Science**, v. 19, n. 3, p. 281-290, 1964.

SBRISSIA, A. F. et al. Tillering dynamics in palisadegrass swards continuously stocked by cattle. **Plant Ecology**, v. 206, n. 2, p. 349-359, 2010.

SCHENEITER, O.; AMÉNDOLA, C. Tiller demography in tall fescue (*Festuca arundinacea*) swards as influenced by nitrogen fertilization, sowing method and grazing management. **Grass and Forage Science**, v. 67, n. 3, p. 426-436, 2012.

TRACY, B. F.; SANDERSON, M. A. Productivity and stability relationships in mowed pasture communities of varying species composition. **Crop Science**, v. 44, n. 6, p. 2180-2186, 2004.

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

WOLFINGER, R. Covariance structure selection in general mixed models. **Communications in Statistics-Simulation and Computation**, v. 22, n. 4, p. 1079-1106, 1993.

YEH, R. Y.; MATCHES, A. G.; LARSON, R. L. Endogenous growth regulators and summer tillering of tall fescue. **Crop Science**, v. 16, n. 3, p. 409-413, 1976.

## 6 GRAMÍNEAS PERENES COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE CRESCIMENTO PODEM COMPOR MISTURAS PRODUTIVAS E ESTÁVEIS EM AMBIENTES INTENSIVAMENTE MANEJADOS

### 6.1 RESUMO

Pastagens compostas por espécies de tipos funcionais distintos são capazes de maximizar seus serviços ecossistêmicos. Entretanto, as espécies mais hábeis em competir pelo recurso limitante pode se tornar dominante, atuando na redução da diversidade de espécies. O objetivo do presente trabalho foi testar a hipótese central de que gramíneas perenes de diferentes tipos funcionais podem coexistir em ambientes onde as competições por recursos são minimizadas por meio de adubação e desfolhações frequentes e lenientes. Três espécies com formas e estratégias de crescimento contrastantes (*Arrhenatherum elatius* L., *Dactylis glomerata* L. e *Festuca arundinacea* Schreb.) foram cultivadas em monocultivo e em mistura durante três anos. No primeiro ano, foram realizados manejos para implantação das comunidades de plantas e nos dois anos subsequentes foram realizadas adubações para manter níveis elevados de fertilidade e desfolhações frequentes e lenientes (máximo de 95% de interceptação luminosa e rebaixados em 50% da altura correspondente). A proporção das espécies na mistura foi a mesma ao longo de todo o período experimental. Não foi observado *transgressive overyielding*, porém a mistura apresentou a mesma produção dos monocultivos mais produtivos, mesmo com 68,1% da sua biomassa em pós-corte ser de *D. glomerata*, que foi a espécie com menor produção em monocultivo. Populações de *A. elatius* e *F. arundinacea* tiveram menor variação intra-anual quando em monocultivo, porém a mistura foi mais estável que a média dos monocultivos. *Arrhenatherum elatius* e *F. arundinacea* apresentaram *overyieldings* e, mesmo estando em menor proporção, foram responsáveis por *overyieldings* na mistura. Para as três espécies os *overyieldings* foram mais influenciados pela produção de folhas. Entretanto, enquanto os *overyieldings* da *F. arundinacea* e do *D. glomerata* ocorreram principalmente pelo maior número de perfilhos por unidade de biomassa, maior crescimento em perfilhos individuais foi igualmente importante para os *overyieldings* da *A. elatius*. Os resultados aqui apresentados mostram que a implantação de misturas entre gramíneas perenes com diferentes estratégias de crescimento em ambientes

férteis e com desfolhações que reduzam a competição por luz é persistente, estável e pode potencializar a produção de folhas quando manejadas intensivamente.

**Palavras-chave:** Complementariedade, consórcio, estabilidade produtiva, monoculturas, *overyielding*, produção de folhas.

## 6.2 INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas as pastagens passaram a ser tratadas como ecossistemas multifuncionais, que podem ter suas funções maximizadas com incrementos em biodiversidade (WEIGELT et al., 2009; PASARI et al., 2013). Nesse sentido, diversos trabalhos têm mostrado uma relação positiva entre biodiversidade e as funções desses ecossistemas, normalmente discutidas como resultado da complementariedade entre espécies pertencentes a diferentes grupos funcionais (HECTOR et al., 1999; SANDERSON et al., 2005). Embora, na maioria dos trabalhos, famílias distintas (e.g. *Poaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae*, etc) componham cada ‘grupo funcional’, Cruz et al. (2002) e Silveira et al. (2010) propuseram que espécies pertencentes a uma mesma família (e.g. *Poaceae*) possam ser classificadas em diferentes ‘tipos funcionais’, uma vez que a habilidade de captação e utilização dos recursos apresenta variações interespecíficas (MAIRE et al., 2009; PONTES et al., 2010; SILVEIRA et al., 2010). Esse pode ser um dos motivos pelos quais aumentos na diversidade de espécies em misturas exclusivas de gramíneas também têm apresentado relação positiva com produção de forragem e estabilidade produtiva (GROSS et al., 2007; PONTES et al., 2012).

Embora existam relações positivas entre aumentos em biodiversidade e as diversas funções dos ecossistemas pastoris, incrementos mais significativos ocorrem com a introdução de poucas espécies (TRACY e SANDERSON, 2004; TILMAN e DOWNING, 1994; SANDERSON et al., 2005; TILMAN et al., 1996; PÉRÈZ et al., 2013; ROSCHER et al., 2007). Sendo assim, Tracy e Sanderson (2004) sugeriram que para incrementar a produção de forragem em pastagens, bem como sua estabilidade produtiva, a utilização de 2-3 espécies poderia ser mais eficiente que implantar uma mistura complexa de forma aleatória, desde que as espécies escolhidas sejam bem adaptadas às condições ambientais e estratégias de manejo adotadas. Da mesma forma, Roscher et al. (2007) mostraram que a complementariedade entre

espécies em misturas compostas por plantas dominantes satura com a utilização de poucas espécies (três nesse caso). A partir desse ponto, escolher corretamente quais as espécies a serem implantadas nesses sistemas parece ser de fundamental importância, pois para que se complementem e otimizem a multifuncionalidade do ecossistema pastagem é necessário que a diversidade de espécies persista na área. Nesse sentido, Gross et al. (2007) afirmaram que espécies com diferentes habilidades competitivas (competidoras × conservadoras de recursos) são capazes de coexistir em ambientes férteis, uma que vez que essa condição reduz a competição por recursos abaixo do solo (WEDIN e TILMAN, 1993). Ademais, a imposição do pastejo pode atuar como facilitador da coexistência de espécies com diferentes hábitos de crescimento por diminuir a competição por luz (BORER et al., 2014).

A implantação de pastagens biodiversas em sistemas produtivos pode resultar, de forma indireta, em maiores produtividades (PEMBLETON et al., 2015), pois aumentam a capacidade de produção e a estabilidade produtiva do sistema em relação aos monocultivos (TILMAN e DOWNING, 1994; SANDERSON et al., 2005; PONTES et al., 2012). Entretanto, nesses cenários é relevante saber como cada espécie particiona seus fotoassimilados quando cultivadas em monocultivo ou em misturas, ou seja, se os incrementos em produção são decorrentes de maior produção de folhas ou de colmos. Isso porque, a qualidade dos colmos é inferior à das folhas (GRIFFIN e JUNG, 1983) e sua presença em estratos superiores do dossel pode restringir o consumo de forragem pelos animais em pastejo (BENVENUTTI et al., 2006) e, conseqüentemente, seu desempenho. Nesse sentido, Roscher et al. (2007) encontraram maiores produções de colmos para a maioria das espécies em estudo quando cultivadas em misturas em relação aos seus monocultivo, visto que a maior biomassa das misturas resultou em maior competição por luz (CASAL et al., 1985). Entretanto, apenas um corte era realizado no pico de produção de biomassa após o primeiro corte de primavera. Por outro lado, estratégias de manejo com base em critérios de interceptação luminosa (ou sua altura correspondente), evitando que um pasto intercepte além de 95% da radiação incidente, tem se mostrado uma ferramenta eficiente para minimizar o alongamento de colmos e maximizar a produção de folhas (KORTE et al., 1982; CARNEVALLI et al., 2006). Nesse sentido, Duchini et al. (2016) encontraram maior produção de folhas em uma mistura composta por aveia-preta (*Avena strigosa* Schreb.) e azevém anual (*Lolium multiflorum* L.) em relação à seus monocultivo, sendo que todos os pastos foram manejados para minimizar a competição por luz e o alongamento de colmos.

Com base no exposto, esse trabalho utilizou *Arrhenatherum elatius* L. (espécie competidora por recursos), *Festuca arundinacea* Schreb. (espécies conservadora de recursos)

e *Dactylis glomerata* L. (espécie medianamente competidora), três espécies potencialmente dominantes (ROSCHER et al., 2007; PONTES et al., 2012), como modelos para testar as hipóteses de que, em ambientes férteis e com desfolhações frequentes e lenientes: I) a mistura entre espécies dominantes com diferentes estratégias de crescimento é capazes de apresentar a mesma produção de forragem, porém com menor variação intra-anual, que os monocultivos das espécies mais produtivas que a compõem; II) possíveis *overyieldings* dessa mistura são decorrentes da combinação entre os desvios da produção esperada ao longo do ano das diferentes espécies que o compõem; III) favorece *overyieldings* decorrentes da maior produção de folhas.

### 6.3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 6.3.1 Local e preparo da área experimental

O experimento foi conduzido no Centro de Ciências Agroveterinárias da Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, Santa Catarina, Brasil (27°47' S, 50°18' O, 960 m.a.n.m). Segundo a classificação de Köppen essa região apresenta clima do tipo Cfb (clima temperado), com inverno frio, verão ameno e chuvas bem distribuídas ao longo do ano (ALVARES et al., 2013). A pluviosidade anual média da região é de 1543 mm e a temperatura média do ar varia de 11,0 °C em julho a 20,4 °C em janeiro (Figura 1). O solo da área experimental, classificado como Cambissolo Húmico Alumínico Típico (EMBRAPA, 2006) foi preparado em abril de 2013 e apresentava na camada de 0-20 cm de profundidade as seguintes características químicas: pH (SMP) = 4,3; MO = 2,1%; K = 48 mg dm<sup>-3</sup>; P = 3,6 mg dm<sup>-3</sup>; Ca = 1,16 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; Mg = 0,82 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; H + Al = 30,7 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; capacidade de troca de cátions em pH 7,0 = 32,8 cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>; saturação por bases = 6,4%; e argila = 52%. Com base nesses resultados, a partir do dia 04 de junho de 2013 foram realizadas adubações de correção e manutenção para gramíneas perenes de inverno de acordo com o Manual de Adubação e Calagem para os Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, Brasil (CQFS - RS/SC, 2004; Tabela 1).



### 6.3.2 Tratamentos e manejos

Após realizar a adubação e calagem em toda a área experimental, 12 parcelas de 45 m<sup>2</sup> cada (unidades experimentais) foram demarcadas e separadas entre si por corredores de 1 m de largura. Os corredores e o entorno da área experimental foram mantidos livres de vegetação. De forma inteiramente casualizada, dia 13 de junho de 2013, quatro tratamentos foram repetidos três vezes e distribuídos nas unidades experimentais: *Arrhenatherum elatius* cv. SCS314 Santa Vitória, *Dactylis glomerata* cv. Ambar e *Festuca arundinacea* cv. Quantum II implantados em monocultivo e uma mistura formada com as três espécies nas mesmas proporções. As três espécies foram escolhidas considerando dois critérios: I) espécies potencialmente dominantes (ROSCHEER et al., 2007; PONTES et al., 2012); II) diferença entre estratégias de crescimento (GROSS et al., 2007; MAIRE et al., 2009; PONTES et al. 2010), sendo a *A. elatius* competidora (alta área foliar específica, teor de nitrogênio nas folhas e renovação de tecidos), a *F. arundinacea* conservadora (baixa área foliar específica, teor de nitrogênio nas folhas e renovação de tecidos) e o *D. glomerata* medianamente competidora (características intermediárias). Além disso, são espécies que apresentam alta capacidade produtiva quando manejadas intensivamente, tanto em monocultivo quanto em misturas (PONTES et al., 2007; PONTES et al., 2012).

A semeadura foi realizada a lanço no dia 14 de junho de 2013 na densidade de 18 kg ha<sup>-1</sup> de sementes puras viáveis (recomendação comercial de 15 kg ha<sup>-1</sup> + 20% para plantio a lanço), sendo 1/3 para cada espécie na mistura. A partir da semeadura os pastos foram mantidos em crescimento livre para estabelecimento e ressemeadura natural que ocorreu entre outubro de 2013 e fevereiro de 2014. Durante o crescimento livre foi realizada a segunda dose da adubação de correção com potássio e a primeira aplicação de nitrogênio (70 kg de N ha<sup>-1</sup>). Em março de 2014 foi realizado um corte a sete centímetros do nível do solo para nivelamento dos tratamentos e aplicada, em pós-corte, a segunda dose de nitrogênio (50 kg de N ha<sup>-1</sup>). Dois meses depois foi realizado mais um corte a 10 cm de altura para início do período de coleta de dados que se estendeu de maio de 2014 até agosto de 2016.

Durante o período de coleta dos dados, quando os pastos alcançavam 20 cm de altura (altura pré-corte) eram rebaixados para 10 cm de altura (altura pós-corte; 50% de severidade de desfolhação) por meio de corte com roçadeira costal de lâmina, retirando o material cortado da área com rastelo. As alturas em pré-corte foram utilizadas por corresponderem à

condição média em que o dossel interceptava cerca de 95% da radiação incidente durante o estágio de desenvolvimento vegetativo pleno para as três espécies utilizadas. Para isso, em intervalos de cinco dias durante as rebrotas de maio até setembro de 2014, duas leituras acima e 10 abaixo do dossel de cada parcela eram tomadas com um ceptômetro (AccuPAR LP-80, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA) e quando 95% da radiação incidente era interceptada media-se em 20 pontos por parcela a altura correspondente. As alturas em pré e pós-corte eram mensuradas em 20 pontos por parcela com auxílio de transparência e régua (PEDREIRA, 2002) ao longo de todo o período experimental.

Ao final de cada outono, novas análises do solo eram realizadas de forma independente para cada tratamento e adubações de correção e manutenção foram realizadas sempre que necessário para manter níveis de fertilidade elevados (Tabela 1). As adubações nitrogenadas foram realizadas com ureia a cada 40 dias nas quantidades de 30 kg de N ha<sup>-1</sup> (270 kg de N ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) no primeiro ano experimental (2014/2015) e com 50 kg de N ha<sup>-1</sup> (450 kg de N ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) no segundo ano experimental (2015/2016) para manter índices de nutrição nitrogenada (INN) próximos a 1 (LEMAIRE e GASTAL, 1997). As doses do primeiro ano foram determinadas com base em trabalhos prévios (LEMAIRE e GASTAL, 1997), porém como os índices de nutrição nitrogenada do primeiro ano ficaram próximos do limiar inferior (INN = 0,80) para as três espécies, optou-se por aumentar a dose de N durante o segundo ano.

Quando necessário foram utilizados fungicidas para controle de manchas foliares e ferrugem e inseticida para controle de *Collaria scenica* (Hemiptera: Miridae). Espécies indesejadas também foram controladas de forma manual, especialmente espécies C<sub>4</sub> durante os meses mais quentes do ano. Todos os manejos adotados foram realizados para evitar ao máximo que fatores externos às interações intra e interespecífica influenciassem os resultados.

### **6.3.3 Produção de forragem e composição de espécies**

A produção líquida de forragem, bem como a produção bruta de cada componente e de cada espécie na mistura foi calculado pela diferença entre a biomassa em pré-corte e a biomassa pós-corte anterior. Imediatamente após cada corte duas amostras de 70 × 20 cm por parcela eram cortadas no nível do solo e levadas para laboratório. No mesmo momento, outras duas áreas com características semelhantes as que foram cortadas (avaliação visual de altura, biomassa, quantidade de folhas) eram demarcadas em cada parcela para serem coletadas no

próximo pré-corte. Assim, no momento em que o pasto de cada piquete atingia a altura em pré-corte, amostras de 70 × 20 cm eram cortadas rente ao solo dentro das áreas previamente identificadas e levadas para o laboratório. Em todo material coletado em pós e pré-corte eram realizadas separações botânicas (*A. elatius*, *F. arundinacea*, *D. glomerata* e outras espécies) e contada a densidade populacional de perfilhos (DPP) das três espécies em estudo. Em seguida, procedia-se com a separação morfológica (folhas, colmo + pseudocolmos e inflorescências), sendo os componentes acondicionados separadamente em sacos de papel e secos em estufa com circulação forçada de ar a 65 °C por 72 horas para determinação do peso seco de cada componente. Para a mistura eram determinados os pesos secos de cada componente separados por espécie. Para outras espécies determinou-se apenas a biomassa em pré e pós-corte, não sendo determinada a DPP nem o peso seco para cada componente. Devido à dificuldade de separar o material morto por espécie, esse componente foi determinado de forma conjunta na mistura e utilizado para calcular apenas a produção líquida de forragem de cada tratamento (comunidade de plantas).

#### **6.3.4 Variação intra-anual da produção de forragem**

As variações na produção de forragem entre as estações do ano foram calculadas para as comunidades de plantas (todas as espécies contidas na amostra) e para as populações de plantas (cada espécie separada) quando cultivadas puras ou misturadas. Na primeira situação, considerou-se variação na produção de forragem os desvios padrões das produções ocorridas entre as estações do ano (PONTES et al., 2012). No entanto, para as populações de plantas de cada espécie, optou-se por utilizar os coeficientes de variação (CV), uma vez que as proporções da área ocupada por cada espécie na mistura em relação aos seus monocultivos foram diferentes.

#### **6.3.5 Expectativas de produção e *overyieldings***

A expectativa de produção de cada espécie na mistura ( $E_i$ ) foi estimada de acordo Loreau (1998):

$$E_i = p_i M_i$$

onde  $p_i$  é a proporção da espécie  $i$  na mistura e  $M_i$  é a produção de forragem observada para a espécie  $i$  em monocultivo.

Os *overyieldings* das populações de cada espécie foram mensurados pelos desvios proporcionais da produção esperada ( $D_i$ ) a partir da produção de forragem de seus monocultivos segundo Loreau (1998):

$$D_i = \frac{O_i - E_i}{E_i}$$

onde  $O_i$  é a produção observada para a espécie  $i$  na mistura. Vale ressaltar que, como a proporção de cada espécie na mistura ao longo do período experimental foi diferente da proporção efetivamente semeada e pequenas variações ocorreram entre repetições e estações do ano, os valores de  $p_i$  foram calculados com base na proporção da cada espécie na biomassa em pós-corte. Optou-se por utilizar a biomassa pós-corte uma vez que os valores de  $D_i$  são decorrentes da maior ou menor capacidade de crescimento de um pasto a partir da condição residual do seu dossel, ou seja, qual a capacidade produtiva de cada quilograma de matéria seca remanescente quando competições intra ou interespecíficas estão presentes. De forma equivalente foram quantificados os  $D_i$  para produção de colmos, de folhas e DPP (quantidade de perfilhos por quilograma de biomassa), considerando valores de  $O_i$  e  $M_i$  para cada variável. Já os  $D_i$  para crescimento por perfilho individual foram quantificados substituindo  $E_i$  por  $M_i$ .

*Overyieldings* na comunidade de plantas foram quantificados pelos desvios proporcionais ponderados ( $\bar{D}$ ) e totais ( $D_t$ ) do rendimento esperado (LOREAU e HECTOR, 2001).  $\bar{D}$  e  $D_t$  foram calculados conforme as equações abaixo:

$$\bar{D} = \sum_i p_i D_i$$

$$D_t = \frac{O_t - E_t}{E_t}$$

Onde:

$$O_t = \sum_i O_i \quad e \quad E_t = \sum_i p_i M_i$$

### 6.3.6 Análise estatística

Como os tratamentos foram manejados por meio de cortes baseados em altura, o momento de corte não foi o mesmo para todos os tratamentos ao longo de todo período experimental. Sendo assim, todas as variáveis coletadas foram interpoladas de forma a obter valores para cada estação do ano e permitir que as variáveis em estudo pudessem ser comparadas sob influência das mesmas condições climáticas. Posteriormente, os dados foram submetidos à análise de variância utilizando o procedimento MIXED do pacote estatístico SAS<sup>®</sup> (*Statistical Analysis System*), versão 9.2. Para selecionar a matriz de covariância que melhor se adequasse a cada conjunto de dados foi utilizado o Critério de Informação de Akaike (AIC; WOLFINGER, 1993). Para as variáveis ‘produção líquida de forragem’, ‘expectativas de produção’ e ‘desvios da produção esperada’ ( $D_i$ ,  $\bar{D}$  e  $D_t$ ) foram incluídos no modelo os efeitos de tratamento, estação do ano, ano e suas interações, sendo considerado efeito fixo os tratamentos e aleatórios os efeitos de época e ano. As médias foram estimadas pelo procedimento LSMEANS e comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. As comparações das variações intra-anuais da produção de forragem foram realizadas por contrastes ortogonais ( $P < 0.05$ ). Também foram geradas regressões entre os desvios proporcionais da produção esperada ( $D_i$ ) de cada espécie e seus desvios na produção de cada componente (folhas e colmos) e na quantidade e crescimento de perfilhos após cada corte (ROSCHEER et al., 2007) utilizando o software Past<sup>®</sup>, versão 2.16, para estimar os coeficientes angulares segundo o método do RMA (*Reduced Major Axis*). Intervalos de confiança de 95% foram utilizados para considerar diferentes de zero os desvios das produções esperadas e significantes as diferenças entre os coeficientes das regressões.

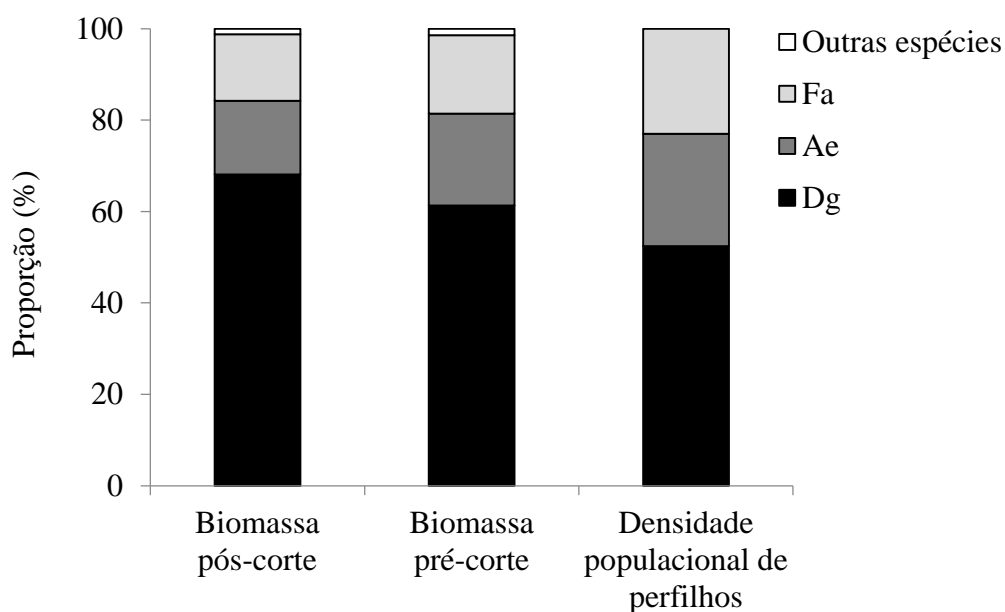
## 6.4 RESULTADOS

### 6.4.1 Composição de espécies na mistura

A proporção de cada espécie na mistura se manteve constante ao longo de todo o período experimental, independente se avaliada com base nas biomassas em pós-corte e pré-corte ou na densidade populacional de perfilhos (DPP, Figura 5). *Dactylis glomerata* foi a

espécie que apresentou a maior proporção, com 68,1% da biomassa em pós-corte, 61,3% da biomassa em pré-corte e 52,4% da DPP. *Arrhenatherum elatius* e *F. arundinacea* contribuíram com proporções iguais, sendo que cada uma delas representou 15,3, 18,6, e 23,8% da biomassa em pós-corte, pré-corte e DPP da mistura, respectivamente.

Figura 5. Proporção de cada espécie em uma mistura de *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) e *Dactylis glomerata* (Dg) semeadas na mesma proporção considerando as biomassas em pós e pré-corte ou densidade populacional de perfilhos. Médias de três repetições, quatro estações do ano e dois anos ( $n = 24$ ).

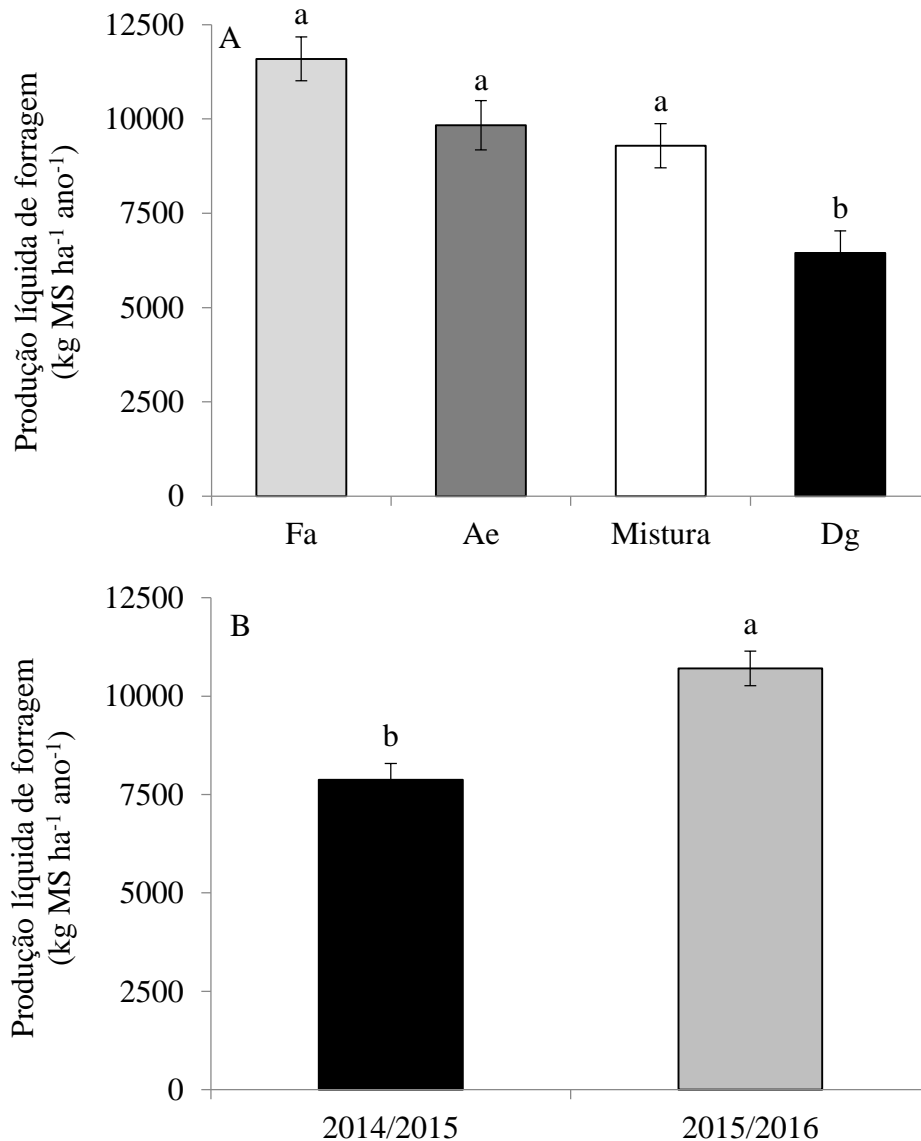


Fonte: Próprio autor

#### 6.4.2 Produção de forragem e contribuição de cada espécie na mistura

As interações tratamento\*estação do ano e tratamento\*ano não foram significativas ( $P > 0,05$ ), assim como o efeito da estação do ano ( $P > 0,05$ ). *Festuca arundinacea*, *A. elatius* e a mistura apresentaram as maiores produções líquidas de forragem (média de 10.238 kg MS  $ha^{-1} ano^{-1}$ ;  $P < 0,001$ ), enquanto a *D. glomerata* mostrou as menores produções (6.447 kg MS  $ha^{-1} ano^{-1}$ , Figura 6A). A produção líquida média de forragem dos quatro tratamentos foi 26,6% superior ( $P < 0,001$ ) em 2015/2016 em relação à 2014/2015 (Figura 6B).

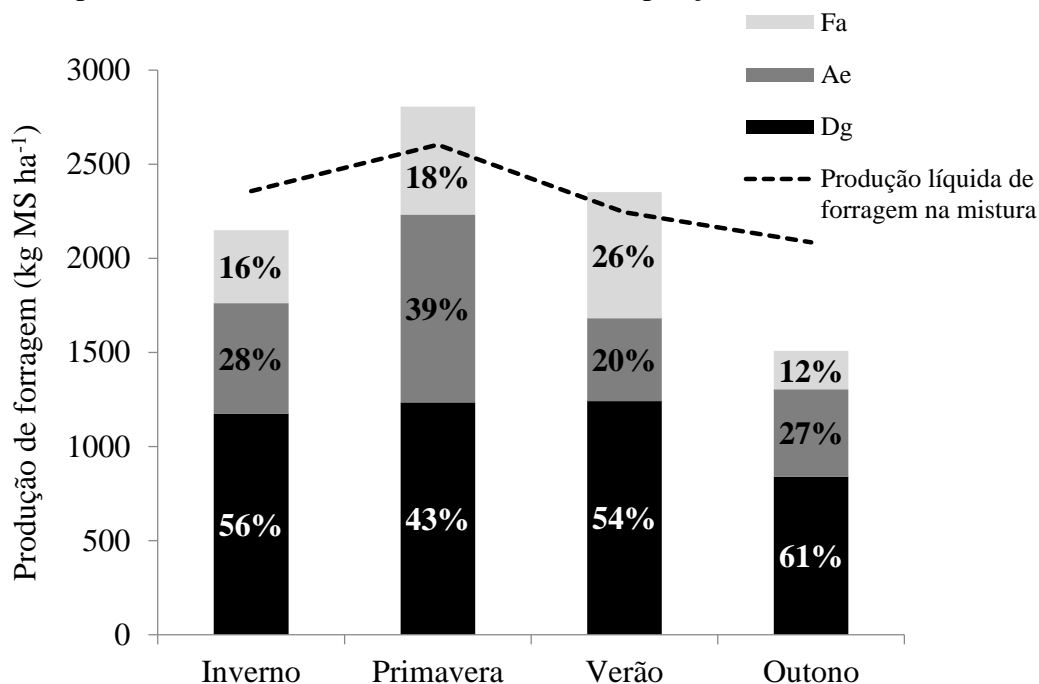
Figura 6. (A) Produção líquida de forragem em pastos de *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) e *Dactylis glomerata* (Dg) em monocultivos ou em mistura. Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ). (B) Produção líquida média de forragem desses quatro tratamentos em dois anos. Médias de três repetições e quatro tratamentos ( $n = 12$ ).



Fonte: Próprio autor

Em todas as estações do ano o *D. glomerata* foi a espécie que mais produziu na mistura, porém a *A. elatius* teve sua maior contribuição durante a primavera e produziu quantidade de forragem semelhante ao *D. glomerata* (Figura 7). Ao longo do ano a *F. arundinacea* teve menor participação na produção líquida de forragem da mistura, mas sua maior contribuição ocorreu durante o verão.

Figura 7. Participação de cada espécie na produção de forragem de uma mistura composta por *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) e *Dactylis glomerata* (Dg) semeadas na mesma proporção ao longo das estações do ano. A linha pontilhada indica a produção líquida de forragem (considerando material morto e outras espécies) na mesma mistura. Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ).



Fonte: Próprio autor

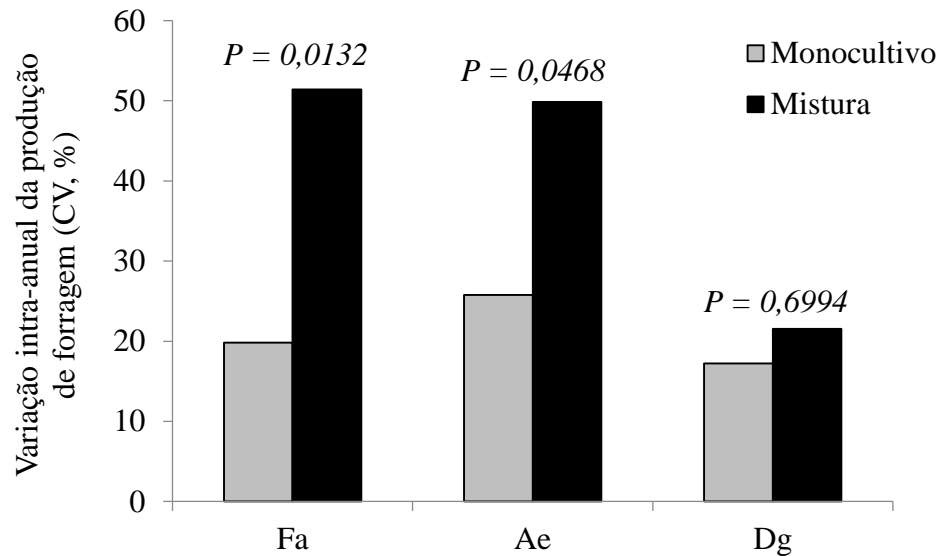
### 6.4.3 Variação intra-anual da produção de forragem

As variações intra-anuais da produção de forragem das populações de *A. elatius* e *F. arundinacea* cultivadas em monocultivo foram menores que as da mistura (Figura 8). De outra forma, as populações de *D. glomerata* apresentaram variações intra-anuais da produção de forragem semelhantes se cultivadas puras ou misturadas.

As menores variações intra-anuais da produção líquida de forragem foram observadas nas misturas e *D. glomerata* em monocultivo, porém não foram observadas diferenças entre as três espécies em monocultivo (Tabela 6).



Figura 8. Variação intra-anual da produção de forragem em populações de *Festuca arundinacea* (Fa), *Arrhenatherum elatius* (Ae) e *Dactylis glomerata* (Dg) em monocultivos ou em mistura. Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ).



Fonte: Próprio autor

Tabela 6. Variação intra-anual da produção líquida de forragem em pastos de *Festuca arundinacea*, *Arrhenatherum elatius* e *Dactylis glomerata* em monocultivos ou em mistura. Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ).

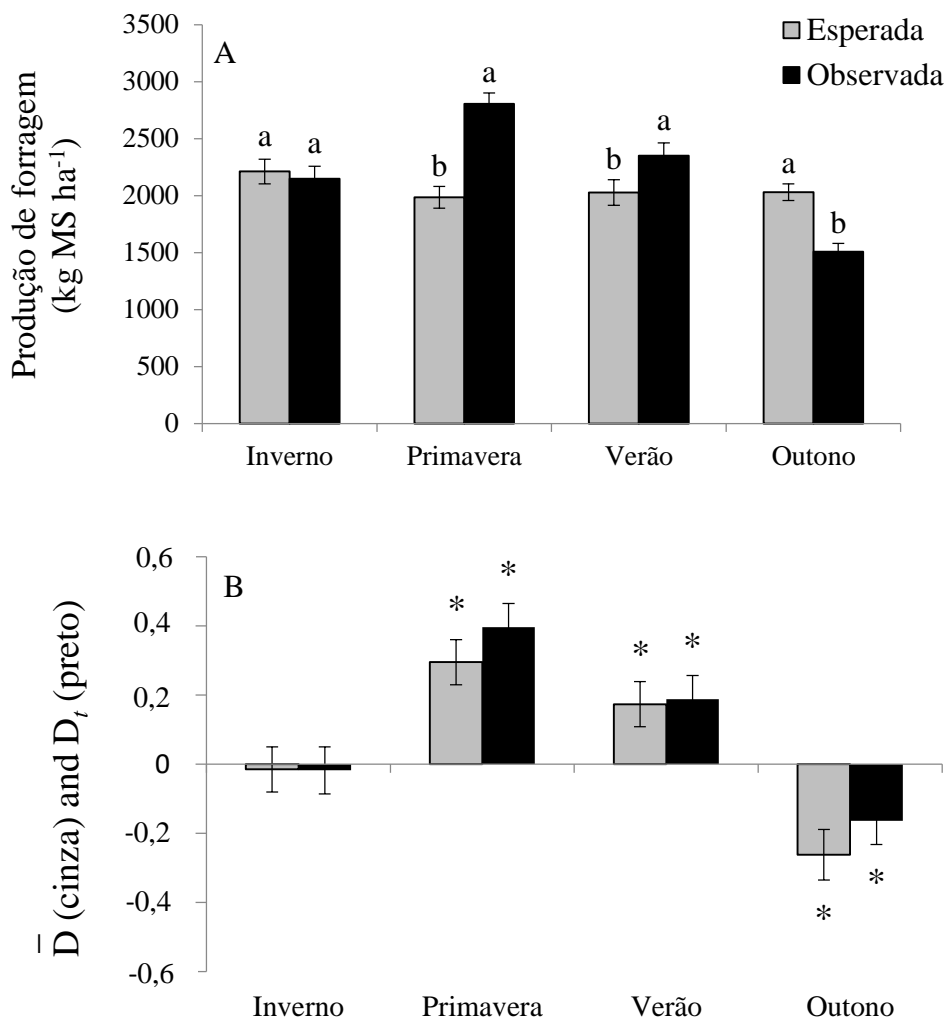
	Tratamentos				Mistura
	<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	Média dos monocultivos	
Variação intra-anual da produção de forragem ( $kg MS ha^{-1} estação^{-1}$ )	574,2	566,1	373,9	504,7	309,7
	<i>Valores de P para contrastes ortogonais</i>				
<i>Arrhenatherum elatius</i>	-	0,9425	0,0892	0,4533	<b>0,0295</b>
<i>Festuca arundinacea</i>	0,9425	-	0,1018	0,5070	<b>0,0341</b>
<i>Dactylis glomerata</i>	0,0892	0,1018	-	0,1671	0,5699
Média dos monocultivos	0,4533	0,5070	0,1671	-	<b>0,0465</b>
Mistura	<b>0,0295</b>	<b>0,0341</b>	0,5699	<b>0,0465</b>	-

Fonte: Próprio autor

#### 6.4.4 Expectativas de produção na mistura e *overyieldings*

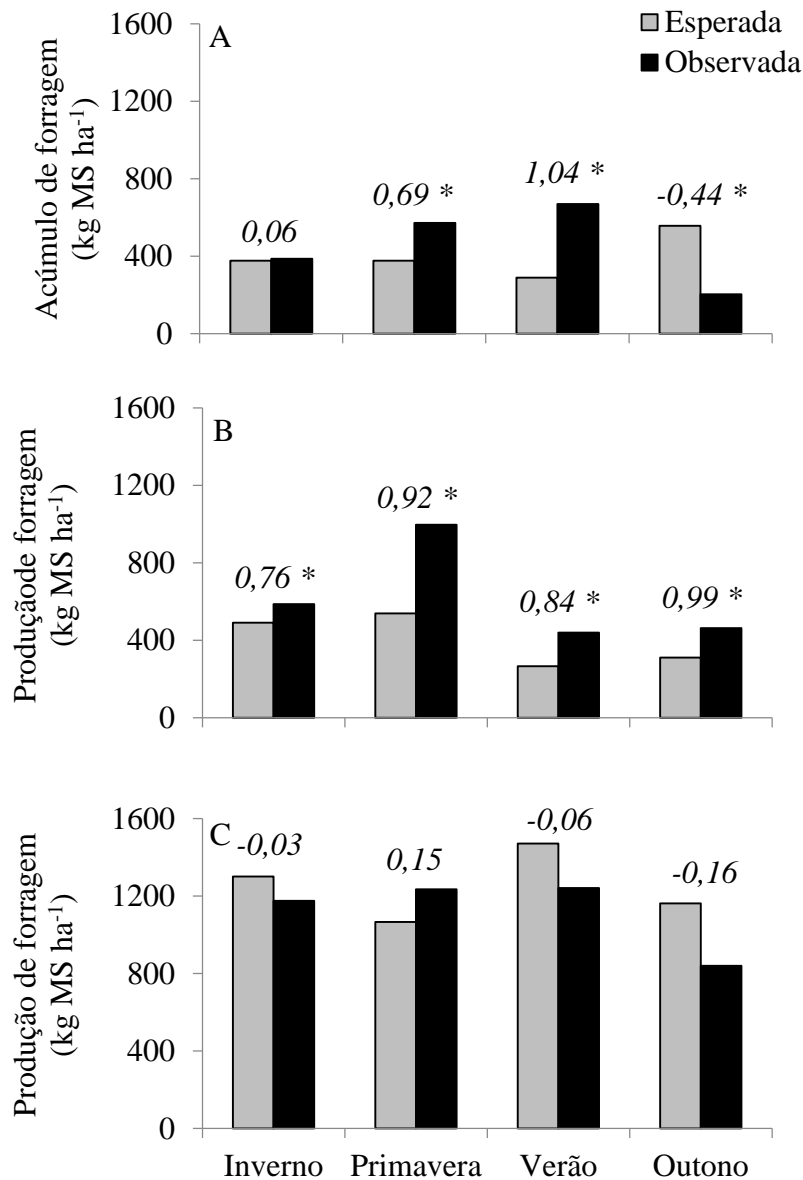
Produções líquidas de forragem acima da esperada na mistura foram observadas na primavera e no verão, ficando abaixo durante o outono (Figura 9A). Da mesma forma, a mistura apresentou valores positivos para os desvios proporcionais totais ( $D_t$ ) e ponderados ( $\bar{D}$ ) da produção de forragem esperada na primavera e verão e negativos no outono (Figura 9B).

Figura 9. (A) Produção de forragem observada e esperada (considerando a proporção de cada espécie e suas respectivas produções de forragem em monocultivo) de uma mistura composta por *Festuca arundinacea*, *Arrhenatherum elatius* e *Dactylis glomerata* semeada nas mesmas proporções ao longo das estações do ano e (B) seus desvios proporcionais totais ( $D_t$ ) e ponderados ( $\bar{D}$ ) da produção de forragem esperada na mistura (Adaptado de Loreau, 1998). Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ). Os asteriscos indicam  $\bar{D}$  e  $D_t$  diferentes de zero (0,0) com um intervalo de confiança de 95%.



Considerando cada uma das espécies constituintes da mistura,  $D_i$  positivos foram observados para *A. elatius* em todas as estações do ano (Figura 10B) e para *F. arundinacea* na primavera e verão (Figura 10A). Por outro lado,  $D_i$  negativos foram observados apenas para *F. arundinacea* no outono (Figura 10A). A população de *D. glomerata* na mistura produziu dentro da expectativa durante o ano todo (Figura 10C).

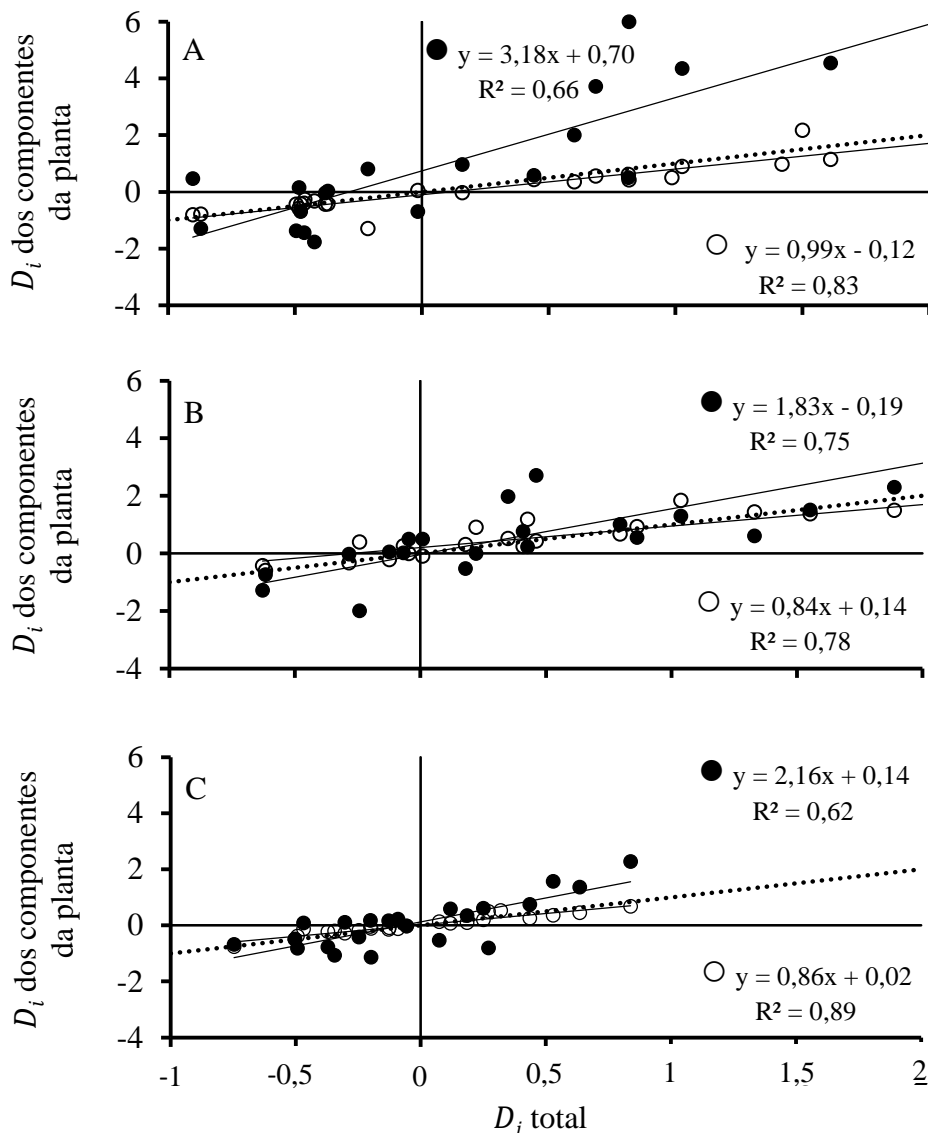
Figura 10. Produção de forragem observada e esperada (considerando a proporção de cada espécie e suas respectivas produções de forragem em monocultivo) em populações de *Festuca arundinacea* (A) *Arrhenatherum elatius* (B), e *Dactylis glomerata* (C) crescendo em uma mistura semeada com as mesmas proporções ao longo das estações do ano e seus respectivos desvios proporcionais da produção de forragem esperada (valores em itálico =  $D_i$ ; Adaptado de Loreau, 1998). Médias de três repetições e dois anos ( $n = 6$ ). Os asteriscos indicam  $D_i$  diferente de zero (0,0) com um intervalo de confiança de 95%.



### 6.4.5 Desvios proporcionais determinantes do $D_i$ total para cada espécie

Para as três espécies em estudo as relações entre  $D_i$  total e  $D_i$  para colmo apresentaram maiores coeficientes angulares do que as relações entre  $D_i$  total e  $D_i$  para folhas (Figura 11). Entretanto, para todas as espécies os  $D_i$  para folhas foram os principais determinantes dos  $D_i$  totais.

Figura 11. Regressões pelo método do RMA (*reduced major axis*) entre o  $D_i$  total e seus respectivos  $D_i$  para folhas (círculos vazios) e colmos (círculos cheios) em populações de *Festuca arundinacea* (A), *Arrhenatherum elatius* (B) e *Dactylis glomerata* (C) crescendo em uma mistura semeada com as mesmas proporções. Os círculos representam os valores para cada parcela e em cada estação do ano. A linha pontilhada representa uma relação de 1:1 e os asteriscos indicam regressões com diferentes coeficientes angulares com um intervalo de confiança de 95%.



Os  $D_i$  totais observados para *A. elatius* foram influenciados igualmente por  $D_i$  ocorridos na densidade populacional de perfilhos e na produção de perfilhos individuais (Tabela 7). Entretanto,  $D_i$  totais para *F. arundinacea* e *D. glomerata* foram determinados principalmente pelos  $D_i$  ocorridos na populacional de perfilhos.

Tabela 7. Parâmetros das regressões entre os  $D_i$  na densidade populacional de perfilhos ( $D_i$  DPP; perfilhos  $\text{kg}^{-1} \text{MS}^{-1}$ ) ou produção de matéria seca por perfilho ( $D_i$  P/p; g perfilho $^{-1}$ ) e os  $D_i$  totais em populações de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* crescendo em uma mistura semeada com as mesmas proporções.

Parâmetros	Regressão pelo RMA		IC (95%) <sup>†</sup>
	$D_i$ DPP * $D_i$ total	$D_i$ P/p * $D_i$ total	
<i>Arrhenatherum elatius</i>			
b	1,68	1,50	ns
a	-0,02	0,32	ns
Significância da Regressão	<0,0001	0,0095	
R <sup>2</sup>	0,62	0,32	
<i>Festuca arundinacea</i>			
b	2,02	1,01	*
a	0,21	0,03	ns
Significância da Regressão	<0,0001	0,0001	
R <sup>2</sup>	0,57	0,58	
<i>Dactylis glomerata</i>			
b	1,78	0,36	*
a	0,21	-0,24	*
Significância da Regressão	<0,0001	<0,0001	
R <sup>2</sup>	0,62	0,66	

<sup>†</sup> Parâmetros seguidos de asteriscos diferem entre si com um intervalo de confiança de 95%.

Fonte: Próprio autor

## 6.5 DISCUSSÃO

A implantação de *Arrhenatherum elatius*, *Festuca arundinacea* e *Dactylis glomerata* misturadas não resultou em *transgressive overyielding* (produção de forragem maior que a espécie mais produtiva em monocultivo), mesmo resultado encontrado por outros estudos que também compararam a produção de misturas com suas respectivas espécies em monocultivo (CARDINALE et al., 2007; PONTES et al., 2012; COUGNON et al., 2013). Entretanto, a

produção de forragem na mistura foi igual aos monocultivos mais produtivos (*F. arundinacea* e *A. elatius*), mesmo sendo composto majoritariamente por *D. glomerata*, que foi a espécie menos produtiva quando implantada em monocultivo. É importante destacar que, apesar de terem sido aplicadas diferentes doses de nitrogênio em 2014/2015 (280 kg de N ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) e 2015/2016 (450 kg de N ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) e, provavelmente, esse ser o principal motivo pelas maiores produções de forragem em 2015/2016 (Figura 1), não houve interação tratamento\*ano para produção líquida de forragem. Além disso, corroborando com outros trabalhos (HECTOR et al., 2010; COTTINGHAM et al., 2001), embora as populações de *A. elatius* e *F. arundinacea* crescendo na mistura tivessem maiores instabilidades produtivas do que quando em monocultivo, a mistura (considerando o balanço entre as três espécies) apresentou a menor variação intra-anual da produção de forragem.

### 6.5.1 Efeito da complementariedade entre espécies no *overyielding* da mistura

Diversos índices foram propostos para quantificar os efeitos da competição interespecífica sobre os diversos aspectos funcionais dos ecossistemas (WEIGELT e JOLLIFFE, 2003), porém nós optamos por utilizar os desvios proporcionais totais ( $D_t$ ) e ponderados ( $\bar{D}$ ) do rendimento esperado por apresentarem proporcionalidade com a complementariedade entre espécies e os efeitos líquidos da biodiversidade, respectivamente, sobre os *overyieldings* (LOREAU e HECTOR, 2001). Além disso, desvios proporcionais da produção esperada de cada espécie ( $D_i$ ) foram utilizados para auxiliar na compreensão da função de cada espécie sobre possíveis *overyieldings* da mistura (LOREAU, 1998).

Segundo Loreau e Hector (2001), o efeito líquido da biodiversidade sobre as diversas funções dos ecossistemas (e.g. produção de forragem) é resultado do balanço entre os efeitos da seleção das espécies que compõem uma mistura e da complementariedade entre elas. Entretanto, no presente estudo será desconsiderado o efeito de seleção, uma vez que as três espécies avaliadas em monocultivo fizeram parte efetivamente da mistura. Além disso, uma mistura dominada por espécie(s) que apresentam produções moderadas (quando em monocultivo) em relação às demais espécies presentes, como o *D. glomerata* neste caso, e a semelhança entre os valores de  $D_t$  e de  $\bar{D}$ , são indicativos de ausência do efeito de seleção (LOREAU e HECTOR, 2001). Sendo assim, os *overyieldings* quantificados no presente estudo serão discutidos como oriundos do efeito da complementariedade entre espécies.

A participação de cada espécie na produção de forragem da mistura, bem como o efeito da complementariedade entre espécies sobre essa produção, foi avaliada ao longo das quatro estações do ano. Embora o *D. glomerata* tenha sido a espécie que mais produziu na mistura, esse resultado foi reflexo direto de sua maior abundância, uma vez que sua produção ficou dentro do esperado em todas as estações do ano. Possivelmente, sua forma de crescimento mais prostrada durante o estabelecimento das populações permitiu uma grande ocupação da área por essa espécie. Maire et al. (2012), avaliando misturas entre gramíneas C<sub>3</sub>, mostraram que existe uma relação inversa entre a abundância e os *overyieldings* de cada espécie devido à diferença entre nichos ecológicos e, conseqüentemente, menor impacto da competição inter-específica em relação a competição intra-específica. No presente estudo, os *overyieldings* ocorridos na primavera e verão e o *underyielding* ocorrido no outono foram reflexos da combinação do desempenho das três espécies, uma vez que nenhuma das espécies explicou de forma isolada os rendimentos da mistura, nem mesmo a *A. elatius*, uma espécie extremamente competitiva (MAIRE et al., 2009; PONTES et al. 2010), que apresentou *overyielding* em todas as estações do ano. Provavelmente, a proporção dessa espécie na mistura (16,1% da biomassa pós-corte) impossibilitou que seus elevados *overyieldings* pudessem, exclusivamente, explicar as produções acima da esperada na mistura. Dessa forma, *overyieldings* ocorreram quando, além da *A. elatius*, a *F. arundinacea*, outra espécie pouco presente na mistura, também apresentou produções além da esperada. Pontes et al. (2012) também encontraram produções além da esperada para espécies que apresentavam pouca biomassa em misturas de gramíneas. Sendo assim, e de acordo com nossa segunda hipótese, parece que os *overyieldings* observados em misturas são reflexos da combinação do desempenho de cada espécie componente da mistura, com grande importância para as espécies presentes em pequenas proporções.

### **6.5.2 Efeito da complementariedade entre espécies na estabilidade produtiva da mistura**

Enquanto, mesmo em sistemas produtivos, incrementos em produtividade têm sido relatados em pastagens com maior biodiversidade (SANDERSON et al., 2005; PEMBLETON et al., 2015) devido a complementariedade espacial entre espécies na captação de recursos acima e abaixo do solo (SPEHN et al., 2000; TILMAN et al., 1996), maior estabilidade produtiva também pode ocorrer em misturas por meio de complementariedade temporal na utilização desses recursos (HECTOR et al., 2010; SANDERSON et al., 2005). Nesse sentido,

as contribuições de cada espécie para a produção de forragem da mistura em estudo evidenciam que todas as espécies tiveram papel fundamental na produção e na estabilidade produtiva da mistura. Isso porque, mesmo sem apresentar *overyieldings* o *D. glomerata* teve grande importância na manutenção das produções de inverno e outono, enquanto *A. elatius* e *F. arundinacea* foram fundamentais nas produções de primavera e verão, respectivamente. Dessa forma, a consistência produtiva do *D. glomerata*, que pôde ser observada mesmo quando cultivado em monocultivo, associada com a alternância na importância relativa de *A. elatius* e *F. arundinacea* durante a primavera e o verão, provavelmente em função de suas maiores instabilidades quando na mistura, foram capazes de tornar a mistura mais estável ao longo do ano (HECTOR et al., 2010). Importante notar que, embora esse experimento tenha sido conduzido por dois anos, a manutenção das proporções das três espécies na mistura indica que, em condições normais, os mesmos resultados devem ser esperados para os próximos anos.

### **6.5.3 Impactos dos $D_i$ para folhas, colmos, DPP e produção por perfilhos individuais sobre o $D_i$ total**

Questões como o impacto das variações em densidade e tamanho de perfilhos sobre *overyieldings*, bem como mudanças na partição do crescimento de forragem entre os diferentes órgãos das plantas, foram objetivos de trabalho conduzido por Roscher et al. (2007). Entretanto, nós hipotetizamos que, quando os pastos são manejados visando seu uso potencial em sistemas intensivos de produção (e.g., ambientes férteis, cortes frequentes e lenientes) os efeitos ou, pelo menos sua magnitude, são diferentes do que quando em crescimento livre (e.g. um ou poucos cortes por ano). Nesse sentido, enquanto Roscher et al. (2007) observaram impactos diferentes dos  $RY_i$  (*relative yield*; com significado semelhante ao  $D_i$ ) de colmos e folhas sobre o  $RY_i$  de espécies com diferentes habilidades competitivas, nós encontramos maiores incrementos na produção de colmos em comparação a produção de folhas com aumentos no  $D_i$  total para as três espécies em estudo; *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata* (espécies com estratégias de crescimento bastante distintas; Pontes et al., 2012). Entretanto, vale ressaltar que, como foram utilizadas metas de manejo para reduzir a competição por luz e o alongamento de colmos (BALLARÉ et al., 1991; CARNEVALLI et al., 2006), os  $D_i$  para folhas foram os principais determinantes dos  $D_i$  totais para as três espécies, uma vez que a produção de colmos representou 19,6, 5,1 e 6,5% da produção líquida



de forragem para *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata*, respectivamente. Resultado semelhante foi encontrado por Duchini et al. (2016) estudando uma mistura de aveia-preta e azevém anual, que não encontraram maior produção de colmos na mistura em comparação aos monocultivos das mesmas espécies, porém transgressiva *overyielding* foi observado para produções de folhas durante o estágio de desenvolvimento vegetativo das plantas. Dessa forma, nossa terceira hipótese se mostra parcialmente correta, pois, embora os  $D_i$  totais tenham apresentado, teoricamente, maior influência sobre os  $D_i$  para colmos o manejo adotado controlou o alongamento de colmos, de modo que os *overyieldings* observados na mistura foram determinados principalmente por  $D_i$  nas produções de folhas das três espécies utilizadas.

Em uma mistura de gramíneas os *overyieldings* (para folhas, colmos e total) podem ocorrer por duas vias: I) maior densidade populacional de perfilhos para uma mesma biomassa; II) maior crescimento em perfilhos individuais. Nossos resultados mostram que ambas as vias têm impactos sobre os *overyieldings* das três espécies em estudo quando os pastos são manejados com desfolhações frequentes para minimizar a competição por luz (interceptação de luz máxima de 95% da radiação incidente). Entretanto, enquanto para *F. arundinacea* e *D. glomerata* *overyieldings* por meio de aumentos em densidade de perfilhos foram mais impactantes, ambas as vias tiveram a mesma importância para *A. elatius*. Possivelmente, diferente dos resultados encontrados por Roscher et al. (2007), que avaliaram misturas com apenas dois cortes por ano, no presente estudo o efeito da competição interespecífica para a *A. elatius* foi menor que da competição intraespecífica, visto que essa espécie apresenta elevada capacidade de alongar colmos (PFITZENMEYER, 1962) e maior habilidade competitiva em relação as demais espécies componentes da mistura (MAIRE et al., 2009; PONTES et al. 2010). Dessa forma, apenas para a *A. elatius* os incrementos além do esperado em crescimento por perfilhos individuais tiveram o mesmo impacto que os incrementos em DPP sobre seus  $D_i$ . Esse pode ser um dos motivos pelos quais *A. elatius* apresentou *overyielding* em todas as estações do ano, de modo que aumentos crescentes na proporção de espécies altamente competidoras poderiam ser testados como ferramenta para aumentar as produções da mistura. Contudo, como não houve limitação de recursos, mesmo com a maior habilidade competitiva da *A. elatius*, nem *F. arundinacea* nem *D. glomerata* tiveram reduzidas suas participações na composição da mistura. Esse resultado corrobora o trabalho de Gross et al. (2007), que mostrou a coexistência de gramíneas de diferentes grupos funcionais em ambiente com nível intermediário de fertilidade (adubação com 210 kg N ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> para uma estação de crescimento de 6 meses). Sendo assim, a utilização de misturas se

mostra como ferramenta importante para aumentar a produção de forragem e estabilidade produtiva em sistemas de produção animal baseados em pastagens.

## 6.6 CONCLUSÕES E IMPLICAÇÕES

Os resultados aqui apresentados mostram que a implantação de misturas entre espécies de gramíneas com diferentes estratégias de crescimento em ambientes férteis e com manejo de cortes que reduzam a competição por luz é persistente e estável. Nesse sentido, embora a mistura entre *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata* não apresente *transgressive overyielding* ela é capaz de produzir a mesma quantidade que os monocultivos mais produtivos por meio da combinação do desempenho de cada espécie ao longo das estações do ano, com grande importância das espécies presentes em menor proporção. Além disso, a associação da consistência produtiva do *D. glomerata* com a alternância na importância produtiva da *A. elatius* e da *F. arundinacea*, decorrente de suas instabilidades quando misturadas, permitiram que a mistura entre elas fosse a pastagem mais estável ao longo do ano. Por fim, nossos resultados sugerem que *overyieldings* ocorridos em misturas de gramíneas manejadas com critérios que minimizem a competição por luz e nutrientes podem ser mais influenciados por incrementos na produção de folhas do que de colmos. Sendo assim, avaliar misturas entre gramíneas com diferentes estratégias de crescimento em sistemas intensivos de produção animal, bem como estratégias de manejo que alterem suas proporções, parece ser uma linha interessante para estudos futuros.

## 6.7 REFERÊNCIAS

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

BALLARÉ, C. L.; SCOPEL, A. L.; SANCHEZ, R. A. On the opportunity cost of the photosynthate invested in stem elongation reactions mediated by phytochrome. **Oecologia**, v. 86, n. 4, p. 561-567, 1991.

- BENVENUTTI, M. A.; GORDON, I. J.; POPPI, D. P. The effect of the density and physical properties of grass stems on the foraging behaviour and instantaneous intake rate by cattle grazing an artificial reproductive tropical sward. **Grass and Forage Science**, v. 61, n. 3, p. 272-281, 2006.
- BORER, E. T. et al. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. **Nature**, v. 508, p. 517-520, 2014.
- CARDINALE, B. J. et al. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 104, n. 46, p. 18123-18128, 2007.
- CARNEVALLI, R. A. et al. Herbage production and grazing losses in *Panicum maximum* cv. Mombaça under four grazing managements. **Tropical grasslands**, v. 40, n. 3, p. 165, 2006.
- CASAL, J. J.; DEREGIBUS, V. A.; SANCHEZ, R. A. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation. **Annals of Botany**, v. 56, n. 4, p. 553-559, 1985.
- COMISSÃO DE QUÍMICA E FERTILIDADE DO SOLO - RS/SC. Manual de adubação e calagem para os Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina. 10. ed. Porto Alegre, 2004. 400p.
- COTTINGHAM, K. L.; BROWN B. L.; LENNON, J. T. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. **Ecology Letters**, v. 4, p. 72–85, 2001.
- CRUZ, P. et al. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. **Fourrages**, v. 172, p. 335-354, 2002.
- DUCHINI, P. G. Intercropping black oat (*Avena strigosa*) and annual ryegrass (*Lolium multiflorum*) can increase pasture leaf production compared with their monocultures. **Crop and Pasture Science**, v. 67, n. 5, p. 574-581, 2016.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2.ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2006. 306p.
- GRIFFIN, J. L.; JUNG, G. A. Leaf and stem forage quality of big bluestem and switchgrass. **Agronomy Journal**, v. 75, n. 5, p. 723-726, 1983.
- GROSS, N. et al. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1296-1305, 2007.
- HECTOR, A. et al. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony andoveryielding. **Ecology**, v. 91, n. 8, p. 2213-2220, 2010.
- HECTOR, A. et al. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. **Science**, v. 286, n. 5442, p. 1123-1127, 1999.

- KORTE, C. J.; WATKIN, B. R.; HARRIS, W. Use of residual leaf area index and light interception as criteria for spring-grazing management of a ryegrass-dominant pasture. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, v. 25, n. 3, p. 309-319, 1982.
- LEMAIRE, G.; GASTAL, F. N uptake and distribution in plant canopies. In: LEMAIRES, G. (Ed.) **Diagnosis of the nitrogen status in crops**. Berlin: Springer, 1997, p 3-43.
- LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, v. 412, n. 6842, p. 72-76, 2001.
- MAIRE, V. et al. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. **New Phytologist**, v. 196, n. 2, p. 497-509, 2012.
- MAIRE, V. et al. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. **Functional Ecology**, v. 23, n. 4, p. 668-679, 2009.
- PASARI, J. R. et al. Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 25, p. 10219-10222, 2013.
- PEDREIRA, C.G.S. Avanços metodológicos na avaliação de pastagens. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, Recife, Pernambuco, 2002. **Anais...** Recife, p. 100-150, 2002.
- PEMBLETON, K. G. et al. Simple versus diverse pastures: opportunities and challenges in dairy systems. **Animal Production Science**, v. 55, n. 7, p. 893-901, 2015.
- PFITZENMEYER, C. D. C. Biological flora of British Isles. *Arrhenatherum Elatius* (L.) J. & C. Presl. **Journal of Ecology**, v. 50, n. 1, p. 235-245, 1962.
- PÉRÈS, G. et al. Mechanisms linking plant community properties to soil aggregate stability in an experimental grassland plant diversity gradient. **Plant and Soil**, v. 373, n. 1-2, p. 285-299, 2013.
- PONTES, L. S. et al. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. **Annals of Botany**, v. 105, n. 6, p. 957-965, 2010.
- PONTES, L. S. et al. Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. **Grass and Forage Science**, v. 62, n. 4, p. 485-496, 2007.
- PONTES, L. S. et al. Impacts of species interactions on grass community productivity under contrasting management regimes. **Oecologia**, v. 168, n. 3, p. 761-771, 2012.
- ROSCHE, C. et al. Detecting the role of individual species for overyielding in experimental grassland communities composed of potentially dominant species. **Oecologia**, v. 154, n. 3, p. 535-549, 2007.

SANDERSON, M. A. et al. Forage mixture productivity and botanical composition in pastures grazed by dairy cattle. **Agronomy Journal**, v. 97, n. 5, p. 1465-1471, 2005.

SILVEIRA, M. C. T. D. et al. Morphogenetic and structural comparative characterization of tropical forage grass cultivars under free growth. **Scientia Agricola**, v. 67, n. 2, p. 136-142, 2010.

SPEHN, E. M. et al. Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. **Functional Ecology**, v. 14, p. 326-337, 2000.

TILMAN, D.; DOWNING, J. A. Biodiversity and stability in Grasslands. **Nature**, v. 367, n. 6461, p. 363-365, 1994.

TILMAN, D.; WEDIN, D.; KNOPS, J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. **Nature**, v. 379, n. 6567, p. 718-720, 1996.

TRACY, B. F.; SANDERSON, M. A. Productivity and stability relationships in mowed pasture communities of varying species composition. **Crop Science**, v. 44, n. 6, p. 2180-2186, 2004.

VAN RUIJVEN, J.; BERENDSE, F. Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. **Ecology Letters**, v. 6, n. 3, p. 170-175, 2003.

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

WEIGELT, A.; JOLLIFFE, P. Indices of plant competition. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 5, p. 707-720, 2003.

WEIGELT, A. et al. Biodiversity for multifunctional grasslands: equal productivity in high-diversity low-input and low-diversity high-input systems. **Biogeosciences**, v. 6, n. 8, p. 1695-1706, 2009.

WOLFINGER, R. Covariance structure selection in general mixed models. **Communications in Statistics-Simulation and Computation**, v. 22, n. 4, p. 1079-1106, 1993.



## 7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente Tese utilizou materiais e métodos experimentais para avaliar os impactos da competição interespecífica sobre a dinâmica populacional e aspectos produtivos de espécies de gramíneas com formas e estratégias de crescimento contrastantes manejadas intensivamente (ambientes férteis e com desfolhações frequentes e lenientes). A partir de características intrínsecas às espécies e descritas na literatura como indicadoras da estratégia de crescimento das plantas foram escolhidas três espécies modelo: *Arrhenatherum elatius* como espécie competidora (elevado teor de nitrogênio nas folhas, alta área foliar específica e rápida renovação de tecidos), *Festuca arundinacea* como espécie conservadora (baixo teor de nitrogênio nas folhas, baixa área foliar específica e lenta renovação de tecidos) e *Dactylis glomerata* como medianamente competidora (características intermediárias). As três espécies foram semeadas em monocultivos e misturadas para testar a hipótese central de que gramíneas perenes com estratégias de crescimento contrastantes podem ser utilizadas para compor misturas estáveis, produtivas e persistentes em ambientes intensivamente manejados.

A dinâmica do perfilhamento mostrou que as espécies mais competidoras têm maiores taxas de mortalidade e aparecimento de perfilhos. Dessa forma, espécies competidoras são extremamente dependentes de gerações numerosas ao longo do ano para persistirem. Por outro lado, espécies conservadoras de recursos apresentam intenso perfilhamento em curtos períodos, sendo que grande parte desses perfilhos persistem até o pico de perfilhamento do ano seguinte. Esses resultados indicam que a persistência de espécies competidoras passa pelo fornecimento adequado de recursos para o perfilhamento durante todas as estações do ano enquanto as espécies conservadoras são dependentes de grande quantidade de recursos em momentos específicos do ano. Além disso, ambientes férteis e desfolhações frequentes e lenientes permitem padrões demográficos de perfilhamento semelhantes entre populações que crescem em monocultivo ou misturadas. Nesse sentido, as proporções de *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata* na mistura se mantiveram constantes ao longo de todo o período experimental. Tais resultados sugerem que espécies com estratégias de crescimento contrastantes podem coexistir e manter populações estáveis quando os manejos adotados controlam a competição por recursos, podendo ser utilizadas para compor pastagens multiespecíficas em sistemas intensivos de produção animal sem prejuízo a persistência das espécies utilizadas.

Apesar de *A. elatius*, *F. arundinacea* e *D. glomerata* apresentarem as menores densidades populacionais de perfilhos no verão, em decorrência de instabilidade pós-invernal, incremento no tamanho dos perfilhos durante a primavera-verão mantiveram o potencial produtivo desses pastos durante todas as estações do ano. Nesse sentido, embora não tenha sido observado *transgressive overyielding*, a mistura produziu a mesma quantidade de forragem que as espécies mais produtivas, embora o *D. glomerata*, espécie menos produtiva em monocultivo, representasse mais de 50% da sua população de perfilhos e 60% da sua biomassa. Nesse sentido, *A. elatius* e *F. arundinacea* foram responsáveis pelos *overyieldings* observados na mistura, que foram mais influenciados por incrementos na produção de folhas. Além disso, a mistura apresentou estabilidade produtiva superior a média dos monocultivos em decorrência da consistência produtiva do *D. glomerata* e da alternância na importância da *A. elatius* e da *F. arundinacea* ao longo do ano.

Por fim, os dados aqui apresentados sugerem que a utilização de espécies de gramíneas perenes com características e estratégias de crescimento contrastantes podem compor misturas estáveis, produtivas e persistentes em sistemas intensivos de produção animal. Sendo assim, avaliar misturas implantadas com diferentes densidades de semeadura e/ou compostas por espécies com perfilhamento assíncrono (e.g. espécies hibernais misturadas com espécies estivais), bem como manejos que possibilitem manipular a proporção de cada espécie na mistura, podem ser caminhos futuros para estudos com pastagens multiespecíficas e poderiam fornecer informações relevantes para maximizar o potencial produtivo dessas misturas em sistemas produtivos.