

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

EFEITOS INTERATIVOS DAS DISPONIBILIDADES DE LUZ
E NUTRIENTES NO DESENVOLVIMENTO INICIAL DE
ARAUCARIA ANGUSTIFOLIA (BERTOL.) KUNTZE

Cláudia Cristina Clebsch

Orientadora: Lúcia Rebello Dillenburg

Trabalho apresentado com um dos requisitos para obtenção do grau de
Bacharel no Curso de Ciências Biológicas - Ênfase Ambiental.

Porto Alegre – RS

Dezembro de 2004

BIO
BIO
294

AGRADECIMENTOS

À Profª Lúcia Rebello Dillenburg pela oportunidade, confiança, amizade e dedicação.

Aos meus pais, Teodoro e Marina, que sempre se esforçaram para dar do melhor a seus filhos, eu agradeço de todo amor.

Aos meus irmãos, Paulo, Marcos e Susana, à minha cunhada Angelisa, ao meu cunhado Ronaldo e à pequena Larissa pelos momentos de alegria, pelo carinho, apoio e incentivo.

Ao Diego, meu namorado, pela parte gráfica e, acima de tudo, pelo companheirismo, carinho e apoio.

Aos meus amigos Vander, Iuri, Rafaella, Francine e Franceli pelos momentos que passamos juntos, pela amizade e apoio.

Aos colegas de laboratório, Morgana, Carol, Gustavo, Mário e Roberta pelos ensinamentos e ajudas.

Aos motoristas, Darci e Luís, que sempre estavam dispostos a me ajudar.

Ao Seu Zé, da casa de vegetação, pela ajuda e empréstimo de materiais.

Ao Daniel, do Laboratório de Fisiologia Vegetal, por me ajudar com o espectrofotômetro.

Ao professor Luís Mauro Rosa pelo empréstimo do medidor de área foliar.

Ao Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia por ceder espaço na casa de vegetação.

Ao PIBIC/CNPq pela bolsa concedida.

Efeitos interativos das disponibilidades de luz e nutrientes no desenvolvimento inicial de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze

Autora: Cláudia Cristina Clebsch

Orientadora: Lúcia Rebello Dillenburg

RESUMO

A *Araucaria angustifolia* (pinheiro brasileiro) é uma conífera nativa da região meridional da América do Sul de ampla ocorrência nos três estados do sul do Brasil. Devido à ampla exploração madeireira nos séculos XIX e XX, aliada à sempre crescente expansão da agricultura e eventual destruição pelo fogo, as formações com pinheiro brasileiro encontram-se ameaçadas de extinção. Portanto, estudos sobre os fatores que afetam a regeneração desta espécie são de primordial importância para orientar procedimentos de regeneração artificial. Desta forma, o objetivo do presente trabalho foi avaliar os efeitos interativos das disponibilidades de luz e nutrientes no desenvolvimento inicial do pinheiro brasileiro. Para isto, plântulas de araucária foram submetidas a quatro tratamentos : grande disponibilidade de nutrientes e alta irradiância (NI), pequena disponibilidade de nutrientes e alta irradiância (nI), grande disponibilidade de nutrientes e baixa irradiância (Ni) e pequena disponibilidade de nutrientes e baixa irradiância (ni). O cultivo destas plântulas ocorreu em casa de vegetação, em vasos contendo areia média lavada. Os dois níveis de nutrientes utilizados foram solução Hoagland modificada completa e solução Hoagland modificada diluída a 10%. Os níveis de luz utilizados foram 100% da irradiância, medida no interior da casa de vegetação, e 8 a 4 % desta irradiância. Altura, diâmetro caulinar e comprimento total da parte aérea foram periodicamente avaliados e a área foliar específica, o comprimento radicular, a massa seca, o grau de estiolamento, o grau de ramificação da parte aérea, o conteúdo de clorofilas e várias razões de crescimento foram medidos ao final do experimento. Os resultados obtidos revelaram que, em termos de biomassa, o sombreamento intenso resultou em menor crescimento global das plantas, enquanto os baixos níveis de nutrientes impostos neste experimento não resultaram em limitações ao crescimento destas. O padrão de crescimento, no entanto, foi afetado tanto pela disponibilidade de luz quanto de nutrientes, além de pela interação

de ambos os fatores. Assim, vários dos parâmetros medidos foram afetados de forma mais marcante pela luz quando a disponibilidade de nutrientes era alta e pela disponibilidade de nutrientes quando a irradiância era alta.

Advisor: Lúcia Zeri

ABSTRACT

Abstract text, very faint and mostly illegible due to bleed-through from the reverse side of the page. The text appears to be a summary of a study related to plant growth and nutrient availability under different light conditions.

Interactive effects of light and nutrient availabilities on the initial development of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze

Author: Cláudia Cristina Clebsch

Advisor: Lúcia Rebello Dillenburg

ABSTRACT

Araucaria angustifolia (Brazilian pine) is a native conifer in southern South America and has a wide distribution in the three southernmost states of Brazil. Due to the wide commercial exploration of its wood in the nineteenth and twentieth centuries, and to the ever-growing agricultural activities and fire practices, the Brazilian pine forests are threatened with extinction. Thus studies focusing on factors that affect its regeneration are of major importance in guiding artificial regeneration processes. The purpose of this study was to evaluate the interactive effects of light and nutrient availabilities on the initial development of Brazilian pine. Seedlings were then submitted to four treatments: high availability of nutrients and high irradiance (NI), low availability of nutrients and high irradiance (nI), high availability of nutrients and low irradiance (Ni) and low availability of nutrients and low irradiance (ni). Plant growth took place in a greenhouse, in pots containing washed, medium-textured sand. The two levels of nutrient availability were complete and modified Hoagland solution and 10% modified Hoagland solution. Light levels were 100% of the irradiance measured inside the greenhouse, and 8 to 4% of this irradiance. Plant height, stem diameter and total shoot length were periodically evaluated and specific leaf area, root length, dry masses, etiolation, shoot branching, chlorophyll content and several growth ratios were measured at the end of the experiment. The results revealed that shading resulted in less accumulation of biomass, while low nutrient availability did not limit mass accumulation by plants. Growth patterns, however, were affected by both light and nutrient availabilities, and also by their interactive effects. Thus, light effects were most pronounced when nutrient availability was high and nutrient effects were present when irradiance was high.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	ii
RESUMO	iii
ABSTRACT	v
SUMÁRIO.....	vi
RELAÇÃO DE FIGURAS.....	viii
1- INTRODUÇÃO.....	1
2- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	2
2.1- Distribuição Geográfica.....	2
2.2-Clima da Região de Ocorrência Natural de Araucária.....	2
2.3-Solos da Região de Ocorrência Natural da Araucária.....	3
2.4-Dinâmica dos Pinhais.....	5
2.5-Respostas às Variações nas Disponibilidades de Luz.....	6
2.6-Respostas às Variações nas Disponibilidades de Nutrientes.....	8
2.7-Efeitos Interativos das Disponibilidades de Luz e Nutrientes.....	9
3-MATERIAL E MÉTODOS:.....	11
3.1-Coleta , Tratamento e Plantio dos Pinhões.....	11
3.2-Condições de Cultivo.....	12
3.3-Tratamentos e Delineamento Experimental.....	12
3.4-Parâmetros Medidos nas Plantas.....	14
3.4.1-Diâmetro, Altura e Comprimento Total da Parte Aérea.....	14
3.4.2-Área Foliar Específica.....	14
3.4.3-Comprimento Radicular.....	14
3.4.4-Massa Seca.....	14
3.4.5-Grau de Estiolamento Caulinar.....	15
3.4.6-Grau de Ramificação da Parte Aérea.....	15
3.4.7-Razões de Crescimento.....	15
3.4.8-Conteúdo de Clorofila.....	15
3.5-Análise Estatística.....	17
4-RESULTADOS.....	21
4.1-Parâmetros da Parte Aérea.....	21
4.2 -Parâmetros Radiculares.....	29
4.3- Acúmulo e Partição de Massa Seca.....	34
5- DISCUSSÃO.....	37
5.1-Parâmetros da Parte Aérea.....	37
5.2-Parâmetros Radiculares.....	40
5.3-Acúmulo e Partição de Massa Seca.....	41
6-CONCLUSÕES.....	43
7- LITERATURA CITADA.....	44
8- ANEXOS.....	52
Anexo 1 - Análise estatística da altura final.....	52
Anexo 2 - Análise estatística do comprimento final.....	52
Anexo 3 - Análise estatística do diâmetro final.....	52
Anexo 4 - Análise estatística do estiolamento final avaliado através da razão entre a altura da planta e o diâmetro de base.....	52

Anexo 5 - Análise estatística do estiolamento avaliado através da razão entre a altura final da planta e a biomassa da parte aérea.....	53
Anexo 6 - Análise estatística do grau de ramificação da parte aérea.....	53
Anexo 7 - Análise estatística da área foliar específica.....	53
Anexo 8 - Análise estatística das clorofilas a, b e total medidas por unidade de massa foliar	53
Anexo 9 - Análise estatística das clorofilas a, b e total medidas por unidade de área	54
Anexo 10 - Análise estatística da razão de clorofila a/b.....	54
Anexo 11 - Análise estatística do comprimento da raiz principal.....	55
Anexo 12 - Análise estatística do comprimento da raiz de primeira ordem.....	55
Anexo 13 - Análise estatística da razão entre o comprimento das raízes laterais e a raiz principal	55
Anexo 14 - Análise estatística da razão entre a biomassa das raízes laterais e a raiz principal.....	55
Anexo 15 - Análise estatística da razão entre a biomassa total das raízes e a parte aérea	56
Anexo 16 - Análise estatística do acúmulo de massa seca	56

RELAÇÃO DE FIGURAS

Figura 1 – Bancada de cultivo da casa de vegetação.....	18
Figura 2 – Aspecto geral das plantas sob os quatro tratamentos.....	23
Figura 3 – Aspecto visual da sustentação caulinar em 2 plantas estioladas dos tratamentos de baixa irradiância.....	23
Figura 4 – Altura das plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	24
Figura 5 – Comprimento total das plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	24
Figura 6 – Diâmetro de base de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	25
Figura 7 - Estiolamento de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes estimado através da razão entre altura e diâmetro basal.....	25
Figura 8 – Estiolamento de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes avaliado através da razão entre altura final e a biomassa da parte aérea.....	26
Figura 9 - Grau de ramificação de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	26
Figura 10 - Área foliar específica de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	27
Figura 11 - Conteúdo de clorofila <i>a</i> , <i>b</i> e <i>total</i> por unidade de massa foliar em plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	27
Figura 12 – Conteúdo de clorofila <i>a</i> , <i>b</i> e <i>total</i> por unidade de área foliar em plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	28
Figura 13 - Aspecto geral do sistema radicular do tratamento Ni.....	30
Figura 14 - Aspecto geral do sistema radicular do tratamento ni.....	30
Figura 15 - Aspecto geral do sistema radicular do tratamento NI.....	30
Figura 16 - Aspecto geral do sistema radicular do tratamento nI.....	30
Figura 17 - Ramificação da raiz principal (ni).....	31
Figura 18 - Presença de nódulos (NI).....	31
Figura 19 – Comprimento da raiz principal de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	32
Figura 20 – Comprimento das raízes de 1ª ordem de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	32
Figura 21 - Razão entre comprimento de raízes laterais e raiz principal de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	33
Figura 22 - Razão entre biomassa de raízes laterais e raiz principal de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	33
Figura 23 - Razão entre biomassa total das raízes e parte aérea de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	35
Figura 24 – Massa seca do sistema radicular, parte aérea e total de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	35
Figura 25 – Massa seca da raiz principal e das raízes de 1ª e 2ª ordem de plântulas de <i>A. angustifolia</i> sob diferentes níveis de luz e nutrientes.....	356

RELAÇÃO DE TABELAS

Tabela 1: Valores médios mensais de temperatura, temperatura máxima, temperatura mínima e umidade relativa do ar dentro da casa de vegetação.....	19
Tabela 2 – Composição da solução nutritiva de Hoagland modificada (adaptada de TAIZ & ZEIGER, 2002).....	20

1- INTRODUÇÃO

A *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, conhecida popularmente por araucária, pinheiro-brasileiro e pinheiro-do-paraná, é uma conífera nativa da região meridional da América do Sul, pertencente à família das Araucariáceas. (CARVALHO, 1994 ; REITZ *et al.*, 1983).

Até o início do século XIX, as florestas com araucária ocupavam cerca de 200.000 Km², sendo esta área de formato irregular e ocorrendo, principalmente, nos Estados do Paraná (40% de sua superfície), Santa Catarina (31%) e Rio Grande do Sul (25%), e como manchas esparsas no sul de São Paulo (3%), internando-se até o sul de Minas Gerais e Rio de Janeiro, em altitudes mais elevadas (1%) (CARVALHO, 1994).

Com o início da colonização, a destruição das matas com araucária começou a ocorrer basicamente devido a dois principais motivos: a derrubada da mata para o estabelecimento da agricultura e a exploração industrial de sua madeira.

A intensa exploração econômica do pinheiro, principalmente de 1920 a 1960, quando a porcentagem da araucária no volume total de madeira exportada chegou a 85-90% (HUECK, 1972), quase levou à completa destruição das reservas florestais nativas desta conífera, o que resultou em iniciativas de reflorestamento com a espécie.

Diversas destas iniciativas, porém, fracassaram, principalmente devido ao lento crescimento inicial e ao desconhecimento dos fatores ecológicos que determinam o estabelecimento do pinheiro brasileiro.

Atualmente, devido à proibição de seu corte, imposta pela legislação federal, os poucos remanescentes das matas com araucária estão aparentemente a salvo da ação antrópica, mas contam ainda com a invasão da mata latifoliada nas altitudes mais baixas, que vem restringindo cada vez mais a sua área. Por isso, não basta preservar apenas o que restou das matas originais, é necessário também favorecer a sua regeneração, e, para isto, é preciso que se conheçam bem os fatores ecológicos e fisiológicos que influenciam o crescimento e o estabelecimento da espécie. Desta forma, o presente trabalho teve por objetivo geral avaliar os efeitos interativos das disponibilidades de luz e nutrientes no desenvolvimento inicial de *Araucaria angustifolia*.

2- REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1- Distribuição Geográfica

A região do planalto sul-brasileiro, onde encontramos a *Araucaria angustifolia* em seu habitat natural, se apresenta de modo geral bastante variável (KLEIN, 1960). Em traços gerais, o pinheiro se encontra formando agrupamentos densos, principalmente na parte leste e central do planalto meridional do Brasil, abrangendo os Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grandes do Sul, ocorrendo ainda em manchas esparsas, também no sul do Estado de São Paulo, e na Serra da Mantiqueira, internando-se até o sul de Minas Gerais e Rio de Janeiro. Entre as latitudes 25°30' e 27° sul, atravessa para a Província Argentina de Misiones (REITZ *et al.*, 1966).

O limite inferior das matas de Araucária situa-se entre 500 e 600 m de altitude nos Estados do sul; ao norte este limite situa-se algumas centenas de metros acima. Na Serra da Mantiqueira e no Itatiaia, as matas de Araucária iniciam-se acima de 1.200 m. Ocorrências de araucária em altitudes mais baixas dão-se em geral em encostas de vales e cânions de erosão, nos quais ocorre acúmulo de frio (HUECK, 1972).

Os pinhais mais densos se limitam, sobretudo, aos cursos superiores dos rios, que possuem suas nascentes, ou na borda dos seus vales profundamente erodidos. Ocorrem ainda em grupos maiores ou menores, espalhados por todo o planalto; como árvore isolada no meio dos campos e/ou misturadas com elementos das matas subtropicais (REITZ & KLEIN, 1966).

2.2-Clima da Região de Ocorrência Natural de Araucária

As condições climáticas das matas de araucária caracterizam-se por apresentar alto índice de chuvas e por temperaturas moderadas, amiúde baixas no inverno. Em toda a região de ocorrência da araucária, só excepcionalmente se registram menos de 1.400 mm de chuvas anuais, e em nenhum lugar menos de 1.000 mm. Em certos lugares chegam a 2.450 mm ou mais, como em certos trechos da Serra do Mar e nos trechos entre o Rio Uruguai, mas as médias do planalto podem se estabelecer entre 1.500 e 1.750 mm anuais (REITZ & KLEIN, 1966). As precipitações se distribuem, de maneira geral, por todos os meses do ano, tendo, porém, na parte norte (Paraná e parte de Santa Catarina) há uma maior intensidade de chuvas nos meses de outubro a março. Na região

oeste e central do sul do planalto, se verificam as maiores precipitações durante a primavera (setembro-dezembro); o mesmo se deve dizer para a maior parte do Estado do Rio Grande do Sul. Embora ao norte do Paraná, durante os meses de inverno, haja um ou dois meses com pequenas precipitações, não podemos propriamente falar em estação seca no sentido da palavra (KLEIN, 1960).

No planalto dos Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, onde precisamente mais se adensam os pinhais, predomina um clima que varia do subtropical ao temperado, chegando mesmo a ser frio, sobretudo na borda oriental do planalto. No extremo oeste catarinense e paranaense, onde se encontram as menores altitudes, o clima é fracamente subtropical, enquanto o centro e, sobretudo as partes do leste, estão debaixo de um clima que tem as características de temperado passando a frio nas maiores altitudes da borda oriental (REITZ & KLEIN, 1966).

Do exposto acima se conclui que também as temperaturas médias dos diferentes locais devem ser bastante variáveis nos diferentes pontos da região. No extremo leste e em altitudes acima de 1.000 m, se constatam freqüentemente temperaturas abaixo do ponto de congelação. Ocorrem, não raras vezes, fortes nevadas na borda oriental do planalto durante os meses de junho e julho. Neste período do ano, também se podem verificar geadas noturnas em quase todo o planalto (REITZ & KLEIN, 1966).

A grosso modo, podemos estabelecer para a região onde normalmente encontramos o pinheiro brasileiro, as seguintes normais : médias térmicas de 20-21°C no verão e de 10-11°C no inverno. Contudo, convém salientar que na borda oriental do planalto a temperatura média é muito mais baixa, podendo chegar de 14-20°C abaixo de zero nos invernos mais rigorosos (REITZ & KLEIN, 1966).

2.3-Solos da Região de Ocorrência Natural da Araucária

Geologicamente, o planalto sul-brasileiro se apresenta bastante complexo, dominando, porém, principalmente na parte oeste, os solos provenientes pela decomposição das rochas melafíricas e basálticas. Estes tipos de solos, muitas vezes dominados por solos roxos, se encontram em vastas áreas, ao oeste dos Estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, bem como em consideráveis áreas do 2º e 3º planaltos do Estado do Paraná (norte e oeste). As rochas predominantes na borda oriental do planalto no Paraná (Serra do Mar), pertencem ao arqueano, sendo formadas sobretudo

de granito e gnaiss (1° planalto). Nas regiões dos Campos Gerais do Paraná (2° Planalto), aparecem comumente sedimentos devonianos e os arenitos do carbonífero superior, dando muitas vezes na sua degradação, solos bastante pobres em substâncias nutritivas, principalmente em potássio, fósforo e cálcio (REITZ & KLEIN, 1966).

Nas matas de araucária, a quantidade de húmus no solo, de maneira geral, é grande. Apesar de tipos de matas mais quentes produzirem maior quantidade de substâncias de decomposição, por produzirem mais substância orgânica por hectare, a decomposição dos restos orgânicos dá-se de forma diferente (HUECK, 1972). Sob a influência das baixas temperaturas, formam-se tipos de húmus que apresentam dificuldades para a decomposição completa, formando, assim, um solo de mata ricamente misturado com os componentes minerais, que se assemelha muito aos solos ricos em húmus dos solos húmidos das matas de regiões temperadas. Observa-se, porém, que falta nas matas de araucária o húmus de deposição, apesar da umidade do ar (HUECK, 1972).

A profundidade até a qual o solo tem coloração escura devido ao húmus é de 25-40 cm e os valores de pH nesse horizonte encontram-se entre 5,2 e 5,5; nas camadas arenosas mais inferiores, entre 5,1 e 5,9 (HUECK, 1972).

É digno de nota que a araucária prefira solos com lençol freático pouco profundo em altitudes baixas, enquanto que, em altitudes maiores das montanhas, os vales são preferidos por *Podocarpus lambertii*. Parece que nas altitudes mais baixas uma maior quantidade de água no solo deve compensar a maior ocorrência de chuvas e maior concentração de umidade do ar das grandes altitudes (HUECK, 1972).

Resumindo, podemos dizer que o pinheiro cresce melhor sob precipitações bem distribuídas e temperaturas amenas (médias em torno de 20-21°C durante o verão e de 10-11°C durante o inverno); mas aceita algumas variações. Em regime de estação seca há de o solo ser profundo e fértil, isto é, substrato útil à agricultura; muitos reflorestamentos com araucária fracassaram devido ao plantio em terras esgotadas e abandonadas pela lavoura (os solos cobertos de cerrado são os menos aceitáveis em virtude da baixa fertilidade). Solo profundo, verão fresco, inverno frio e umidade constante, são-lhe, portanto, necessários ao melhor crescimento (RIZZINI, 1971).

Em solos profundos, assentados sobre rocha básica, a árvore em pauta mantém um sistema superficial formado de raízes adventícias e laterais, irradiando em torno da base da raiz primária; esta, então, apresenta pouco desenvolvimento, raras descendo a

mais de 70 cm. Ao contrário, nos solos ácidos, uma grossa raiz axial afunda verticalmente até uns cinco metros. Conseqüentemente, solos ácidos e rasos (com menos de 100 cm) influenciam de maneira negativa o crescimento da araucária (RIZZINI, 1971).

2.4-Dinâmica dos Pinhais

Alguns autores consideram o pinhal uma formação em regressão nas altitudes mais baixas, onde está ocorrendo o avanço de uma formação vinda da região tropical, a mata latifoliada (KLEIN, 1960; REITZ *et al.*, 1978). Segundo BACKES (1988), a araucária não tem condições de competir com as espécies tropicais, favorecidas pelo clima atual do sul do Brasil. Como conseqüência, as áreas atualmente ocupadas pela araucária constituem os derradeiros refúgios dessa espécie. Em função da dinâmica do clima, a tendência é cada vez mais confinar esta espécie a regiões progressivamente menores. Mas, assim como a araucária é afastada de sua área nas altitudes mais baixas pela floresta tropical úmida, ela mesma também penetra atualmente nos campos, diminuindo a área destes (HUECK, 1972).

Segundo REITZ *et al.* (1978), a irradiação dos pinheiros como elementos isolados por sobre os campos limpos do planalto, formando agrupamentos de início esparsos e, posteriormente, tornando-se densos sob a forma de capões distribuídos preferencialmente nas depressões dos campos e cursos d'água, evidencia o seu caráter heliófito e pioneiro, apesar de ainda apresentar-se como a espécie mais importante e expressiva em sua área de ocorrência, além de demonstrar o início de uma série sucessional, tendente ao clímax. No entanto, estudos anteriores, realizados a fim de testar a tolerância de *A. angustifolia* a ambientes de baixa irradiância, revelaram ser a afirmação destes autores um tanto duvidosa. INOUE *et al.* (1979) avaliaram a capacidade fotossintética e a produção primária líquida de plântulas desta espécie submetidas a diferentes níveis de irradiância e concluíram que a araucária tem boa capacidade de aclimatação ao sombreamento moderado. INOUE & TORRES (1980) e DUARTE & DILLENBURG (2000) observaram que plântulas de araucária, cultivadas sob diferentes luminosidades, apresentaram respostas favoráveis em diferentes parâmetros ecofisiológicos a níveis moderados de sombreamento. Segundo estes autores, as plântulas apresentam tolerância considerável a um sombreamento de 45% da

radiação fotossinteticamente ativa (RFA), apesar de terem o desenvolvimento prejudicado em sombra severa (abaixo de 25% da RFA). Em condições naturais, DUARTE *et al.* (2002) avaliaram o estabelecimento do pinheiro em diferentes condições de irradiância e concluíram que a espécie é bastante plástica quanto ao seu estabelecimento e posterior desenvolvimento, podendo ocupar tanto ambientes abertos, com muita RFA disponível, quanto ambientes sombreados no interior da mata. Deve-se contudo ressaltar que a adaptação das espécies à sombra pode estar relacionada não apenas à tolerância destas à baixa irradiância, mas também a outros fatores, como a pobreza mineral do solo, causada possivelmente pela intensa absorção destes pelo estrato arbóreo (DUARTE & DILLENBURG, 2000). No entanto, pouco se sabe sobre a demanda nutricional da araucária e, menos ainda, sobre os efeitos interativos das disponibilidades de luz e nutrientes.

Um dos poucos estudos de nutrição com araucária foi realizado por SIMÕES (1973), que testou o efeito da omissão de nutrientes na alimentação mineral do pinheiro do paraná e concluiu que as omissões de N e P são as que mais afetam o seu desenvolvimento. Além disso, ZANDAVALLI (1999) e BREUNINGER *et al.* (2000) confirmaram a existência de associação simbiótica da araucária com fungos endomicorrízicos, os quais aumentam a absorção de nutrientes minerais de pouca mobilidade na solução, principalmente do fósforo. Mais tarde, ZANDAVALLI (2001) verificou um efeito significativo destas associações no crescimento da araucária.

2.5-Respostas às Variações nas Disponibilidades de Luz

No interior das florestas, o crescimento de muitas plântulas é limitado pela escassez de luz. Por outro lado, o aparecimento de clareiras tem grande papel no crescimento destas, pois aumenta a quantidade de luz num determinado trecho, levando a variações de outros fatores, como a atividade de microorganismos, a umidade do solo e a taxa de mineralização da matéria orgânica, afetando, com isto, a disponibilidade de nutrientes (KITAJIMA, 1996).

Com alteração do regime de luz e/ou nutricional, as espécies costumam mostrar alterações morfo-fisiológicas para maximizar o ganho de massa seca nas novas condições (ILLENSEER & PAULILO, 2002). Dentre as alterações que podem ser percebidas em função das mudanças nas taxas de luminosidade, podemos citar as

variações no acúmulo e alocação de massa, no crescimento, na fotossíntese, na morfologia e arquitetura das folhas e/ou caules, no aproveitamento e eficiência de utilização de nutrientes, na produção de compostos secundários, dentre outros aspectos.

Em relação ao crescimento em massa, geralmente é observada uma estimulação deste quando há maiores intensidades de luz e, obviamente, uma diminuição em baixas taxas de luminosidade (RICE & BAZZAZ, 1989). A alocação de massa também é tipicamente afetada pela disponibilidade de luz, sendo que o sombreamento induz uma maior alocação de massa para a parte aérea, em detrimento do sistema radicular (WALTERS *et al.* 1993). Este decréscimo na relação raiz/parte aérea em plantas adaptadas à sombra pode ser considerado uma resposta universal, e reflete, provavelmente, o fato de as plantas de sombra apresentarem uma menor demanda transpiratória e, portanto, menor desenvolvimento de superfície de absorção de água, como observado em *Alocasia macrorrhiza* (PEARCY & SIMS, 1994). Ainda com relação à alocação, WARING & PITMAN (1985) propuseram que os fotossintatos são preferencialmente alocados para as folhas, em seguida para as raízes, estocagem e crescimento do caule à medida que a disponibilidade de carbono aumenta.

Com relação à morfologia do caule, o sombreamento geralmente induz seu alongamento, o que proporciona um crescimento maior em altura, tendo esta resposta fenotípica grande valor adaptativo para plantas que se encontram em ambientes sombreados, já que caules mais altos tendem a aumentar a captura de luz em ambientes pouco iluminados. Por outro lado, caules curtos promovem estabilidade mecânica e minimizam os custos em ambientes mais iluminados (CALLAHAN & PIGLIUCCI, 2002).

As folhas desenvolvidas em altos níveis luminosos têm camadas adicionais de mesófilo, o que as torna mais espessas e reduz a sua área foliar específica (DE LUCIA *et al.* 1995). Ainda com relação à arquitetura da parte aérea, em ambientes bem iluminados os pecíolos foliolares tendem a ser mais curtos, as folhas distribuídas de forma mais densa nos ramos e a planta a apresentar reduzida dominância apical. Além disso, as folhas normalmente apresentam menos clorofila por unidade de peso seco e mais por área foliar e a relação entre o conteúdo de clorofilas *a* e *b* tende a aumentar. O contrário acontece em ambientes pouco iluminados (BOARDMAN, 1977; LEVERENZ & JARVIS, 1980; HENRY & AARSSSEN, 1997).

Do ponto de vista fisiológico, as plantas de sombra apresentam menor capacidade fotossintética e saturam a fotossíntese com níveis mais baixos de luz do que as plantas de sol (SALISBURY & ROSS, 1992). Segundo BROOKS *et al.* (1996), a diminuição da capacidade fotossintética nas plantas adaptadas à sombra ocorre tanto por causa da menor concentração de enzimas fotossintéticas em relação ao volume celular, quanto pela diminuição do mesmo. Além disso, observa-se nestas plantas uma menor capacidade dos seus sistemas de transporte de elétrons (DE LUCIA *et al.*, 1995). Com relação ao ponto de compensação de luz (respiração = fotossíntese bruta) e as taxas respiratórias, estes são menores em plantas de sombra do que em plantas de sol, resultando no fato de que a baixos níveis de irradiância as plantas de sombra são capazes de fotossintetizar mais do que plantas de sol (SALISBURY & ROSS, 1992).

Sob regime de luz não limitante as espécies tendem a aproveitar melhor um aumento nutricional (PEACE & GRUBB *apud* ILLENSEER & PAULILO, 2002), enquanto a eficiência na utilização de nutrientes varia com a espécie e o nutriente avaliado (ELLIOT & WHITE *apud* ILLENSEER & PAULILO, 2002).

Por fim, plantas que crescem em ambientes de alta irradiância possuem maior concentração de compostos secundários em seus tecidos do que plantas que crescem em ambientes sombreados, o mesmo ocorrendo com as plantas que crescem em ambientes de baixa disponibilidade de nutrientes em relação às de alta (BRYANT *et al.*, *apud* FAJER *et al.*, 1991).

2.6-Respostas às Variações nas Disponibilidades de Nutrientes

Por serem facilmente observáveis, a maioria dos sintomas bem descritos de deficiência de nutrientes são associados às partes aéreas. Esses sintomas incluem o crescimento raquítico dos ramos e folhas, morte localizada de tecidos (necrose) e amarelecimento das folhas devido à perda ou à reduzida formação de clorofila (clorose) (RAVEN *et al.*, 2001). Em muitas espécies, a baixa disponibilidade de nutrientes acarreta, também, um aumento na proporção de biomassa alocada para as raízes (WILSON *apud* POWELSON & LIEFFERS, 1992).

Dentre os nutrientes mais estudados, estão o nitrogênio e o fósforo, que por serem requeridos em grandes quantidades pelas plantas, são os que mais limitam seu crescimento. A exemplo disto podemos citar o trabalho de FRIEND *et al.* (1990), que

ao estudarem como o estresse produzido pelo nitrogênio altera a proliferação de raízes em plântulas de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco concluíram que este tinha um efeito mínimo no crescimento total de raízes finas, mas grande efeito na distribuição do crescimento dentro do sistema radicular, de modo que as raízes cresceram preferencialmente nos locais com alta disponibilidade de nitrogênio comparadas com os de baixa. Similarmente, JACKSON & BLOOM (1990) estudaram a distribuição das raízes de tomate em relação à disponibilidade de nitrogênio e verificaram que a distribuição destas não apresenta nenhuma relação com a disponibilidade de nutrientes, sendo uniformemente esparsa. Portanto, podemos dizer que alguns taxa, em certos estágios fenológicos, apresentam proliferação das raízes em zonas que contém altos níveis de água, nitrogênio ou fósforo. Em outros casos, a distribuição das raízes apresenta-se pouco responsiva às variações nas disponibilidades de recursos, o que pode ocorrer tanto por causa do crescimento da raiz ser confinado a um pequeno período da estação de crescimento, quando a água e nutrientes são abundantes, ou porque as raízes possuem um padrão de crescimento pré-estabelecido (JACKSON & BLOOM, 1990).

IASON & HESTER (1993), testando a resposta de *Calluna vulgaris* à sombra e nutrientes concluíram que a aplicação de nutrientes (N,P,K, Ca e Mg) gera um aumento da florescência por galho, além de um maior número de galhos floridos. Estes autores verificaram também que a concentração de nitrogênio total da parte aérea aumentou enquanto a de lignina diminuiu com o acréscimo de nutrientes.

Por fim, a taxa de crescimento relativo tem mostrado ser positivamente correlacionada com a taxa de adição de nutrientes, principalmente com a do nitrogênio (INGESTAD & KÄHR, 1985; INGESTAD, 1979).

2.7-Efeitos Interativos das Disponibilidades de Luz e Nutrientes

Em relação aos efeitos interativos das disponibilidades de luz e nutrientes, podemos dizer que, quando a água não é um fator limitante, respostas aos acréscimos de fertilização dependem da disponibilidade de luz (OBERBAUER *apud* FETCHER *et al.*, 1996). KOLB *et al.*(1990) compararam o crescimento de duas espécies (*Quercus rubra* L. e *Liriodendron tulipifira* L.) em relação à luz e nutrientes e concluíram que as reduções no crescimento, devido à baixa fertilidade do solo, são maiores sob alta

disponibilidade de luz. Resultados similares foram encontrados por POWELSON & LIEFFERS (1992) com *Calamagrostis canadensis*, EICKMEIER & SCHUSSLER (1993) com *Claytonia virginica* e ILLENSEER & PAULILO (2002) com *Euterpe edulis*. Além disso, KOLB *et al.* (1990), constataram que as reduções no crescimento, devido a níveis sub-ótimos de todos os fatores, foram maiores para *L. tulipifira* do que para *Q. rubra* (que é mais tolerante à sombra); e que sob altos níveis de todos os fatores, o crescimento foi maior em *L. tulipifira* do que para *Q. rubra*. Resultados semelhantes foram encontrados nos estudos feitos por FETCHER *et al.* (1996), nos quais as espécies pioneiras (*Cecropia schreberiana* e *Phytolacca rivinoides*) responderam muito mais ao acréscimo de luz e nutrientes do que as espécies não-pioneiras (*Palicourea riparia* e *Manilkara bidentata*).

Mas assim como a disponibilidade de luz afeta as respostas da planta ao acréscimo de nutrientes, o contrário também é válido. Já é bem conhecido que o status nutricional da planta afeta a performance fotossintética e sua habilidade para utilizar a luz. O conteúdo foliar de nitrogênio afeta a síntese de proteínas e clorofila, o que acarreta taxas proporcionais de saturação fotossintética (FIELD & MOONEY, 1986). Embora a resposta aos níveis de P e K sejam menos drásticas do que para o N, esses nutrientes também podem afetar a performance fotossintética (CHAPIN, 1980).

Para completar, HIROSE & BAZZAZ (1998), concluíram que existe um *trade-off* (correlação negativa) entre a eficiência na utilização de luz e eficiência na utilização de nutrientes, a qual resulta de diferenças na concentração de N por unidade de área foliar e de diferenças na área foliar desenvolvida no dossel. A eficiência na utilização de luz aumenta com o aumento da concentração de nitrogênio foliar, enquanto a eficiência na utilização de nitrogênio aumenta com o aumento da disponibilidade de luz no dossel. Desse modo, podemos dizer que a planta sempre aloca mais energia para os órgãos associados com a captura do recurso mais limitante no momento (HUNT & NICHOLLS *apud* POWELSON & LIEFFERS, 1992).

3-MATERIAL E MÉTODOS:

3.1-Coleta , Tratamento e Plantio dos Pinhões

Os pinhões utilizados no experimento, provenientes do município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, foram comprados na estrada que liga este município à Porto Alegre (RS-020), no mês de junho de 2003. Ao chegarem no laboratório, os pinhões foram acondicionados em embalagens plásticas e mantidos em geladeira, pois conforme PRANGE (1964), o armazenamento em recipientes plásticos proporciona uma maior germinabilidade do que aqueles conservados em embalagens de papel ou aniação.

Antes do plantio, as sementes foram selecionadas manualmente, conforme o tamanho e o estado geral de sanidade dos envoltórios externos. Após a seleção manual, os pinhões foram imersos em água e descartados os sobrenadantes, uma vez que só aqueles que permanecem no fundo são considerados viáveis (MARTINO, 1970). A fim de reduzir o ataque por microorganismos, os pinhões foram desinfestados em solução de hipoclorito de sódio 1,25% durante 20 minutos, sendo posteriormente enxaguados várias vezes em água destilada. Em seguida, os pinhões foram escarificados mecanicamente através da remoção dos envoltórios externos em cerca de 1/3 do extremo proximal do pinhão. Segundo FERREIRA & HANDRO (1979), AQUILA & FERREIRA (1984) e FRANCO & FERREIRA (1987), a retirada parcial dos envoltórios externos do pinhão permite uma germinação mais uniforme e em menor tempo médio.

Para germinar, os pinhões foram colocados em bandejas plásticas contendo vermiculita autoclavada e úmida, mantidas sobre bancadas, no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Dezesesseis dias após o início da germinação, que ocorreu no dia 23 de julho de 2003, os pinhões pré-germinados foram pesados e plantados individualmente em recipientes de cultivo. A utilização de pinhões pré-germinados no experimento teve como objetivo minimizar a perda de unidades experimentais.

O plantio foi realizado na casa de vegetação do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS, localizada no município de Porto Alegre (30° 01' 59" S, 51° 13' 48" W, altitude 4m), Rio Grande do Sul. Os recipientes contendo as plântulas foram colocados em uma bancada de madeira de formato retangular. Toda a

bancada foi coberta com plástico transparente, para evitar goteiras, uma vez que foi verificada a presença de vidros quebrados no telhado sobre a bancada.

3.2-Condições de Cultivo

Como recipientes de cultivo, foram utilizadas garrafas plásticas de 2 litros, cortadas logo abaixo do gargalo, perfuradas na base e revestidas com papel pardo. O substrato de cultivo utilizado foi areia média lavada, a qual teve a sua superfície coberta, em todos os vasos, com uma camada de bolinhas de isopor, a fim de reduzir a perda de água do solo para a atmosfera. Cada vaso recebeu 2,55 Kg de areia.

Durante quase todo o período experimental foram registradas as marchas diárias de temperatura e umidade do ar dentro da casa de vegetação, utilizando-se um data logger (tab.1). Para a determinação da temperatura média diária (T_m) foi utilizada a seguinte equação:

$$T_m = (T_9 + 2(T_{21}) + T_{\max} + T_{\min}) / 5$$

Onde: T_9 e T_{21} são a temperatura as 9 e 21 horas, respectivamente; T_{\max} e T_{\min} são a temperatura diária máxima e mínima, respectivamente.

Para a determinação da umidade relativa média diária ($U_{r,m}$) foi utilizada a seguinte equação:

$$U_{r,m} = (UR_9 + UR_{15} + 2(UR_{21})) / 4$$

Onde: UR_9 , UR_{15} e UR_{21} são a umidade relativa as 9, 15 e 21 horas, respectivamente (Tab.1).

3.3-Tratamentos e Delineamento Experimental

Ao todo foram utilizadas 56 plantas (unidades experimentais), distribuídas em quatro tratamentos (14 repetições por tratamento):

- a) Tratamento I (NI): grande disponibilidade de nutrientes e alta irradiância.
- b) Tratamento II (nI): pequena disponibilidade de nutrientes e alta irradiância.
- c) Tratamento III (Ni): grande disponibilidade de nutrientes e baixa irradiância.
- d) Tratamento IV (ni): pequena disponibilidade de nutrientes e baixa irradiância.

As plantas dos tratamentos com baixa irradiância (Ni e ni) foram abrigadas em uma estrutura de madeira de aproximadamente 1m^3 , revestida por duas camadas de sombrite de corte 70% cada (fig. 1). A irradiância medida para esses dois tratamentos no dia 09 de outubro de 2003 (62 dias após o plantio) foi de $84,99 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, o que representou um corte de luz de aproximadamente 95,41% com relação à irradiação medida no exterior da casa de vegetação. Porém, devido às altas temperaturas no interior da casa de vegetação durante o verão, foi adicionado um sombrite no telhado no dia 05 de Novembro, o que implicou na redução da irradiância para todos os tratamentos. Quando nova medição da irradiância foi realizada, no dia 11 de fevereiro de 2004 (187 dias após o plantio), o valor encontrado foi de $14 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, o que significou um corte de mais de 99% de luz.

Já para os tratamentos com alta irradiância (NI e nI), que estavam dispostos em cima da bancada, cobertas apenas por um plástico, os valores de irradiância, antes e depois do acréscimo do sombrite, foram de $1070 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (~ 42,16% de corte de luz em relação ao ambiente externo), e de $415 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (~ 74,85% de corte de luz), respectivamente. Estas medições foram realizadas entre 11:00h e 13:00h, com o uso de um sensor quântico de um porômetro de estado estacionário (LI - 190S - 1).

Enquanto as plantas dos tratamentos Ni e NI receberam a solução de Hoagland modificada completa, uma vez por semana, com volume correspondente à capacidade de vaso (~ 430 mL), as plantas dos tratamentos ni e nI receberam a mesma solução, na mesma quantidade, só que a 10% da concentração original (tab. 2). Antes de colocada a solução nutritiva, seu pH era ajustado para um valor entre 5,2 e 5,5 com o auxílio de um pHmetro portátil. Cabe aqui dizer que os tratamentos com diferentes níveis de nutrientes só começaram no dia 03 de outubro de 2003 (56 dias após o plantio); até então, as plantas eram apenas irrigadas com água destilada, até a capacidade de vaso, uma vez por semana.

A partir do dia 30 de outubro de 2003, devido ao aparecimento de algumas folhas necrosadas no tratamento NI, começou a ser realizada a lavagem dos vasos (com água destilada na capacidade de vaso) a cada período de 14 dias para evitar o efeito de salinização (PEREIRA *et al.* 1996).

Quanto ao delineamento experimental, este foi completamente casualizado, sendo alterada a posição de cada planta semanalmente, a fim de compensar a

heterogeneidade de temperatura, luz e umidade na casa de vegetação. Das 56 plantas inicialmente utilizadas, apenas as de crescimento atrofiado e as mortas durante o experimento não foram utilizadas para análises. O desmonte ocorreu apenas no final do experimento.

3.4-Parâmetros Medidos nas Plantas

3.4.1-Diâmetro, Altura e Comprimento Total da Parte Aérea

Para as medidas não destrutivas de diâmetro de base, altura e comprimento da parte aérea, as avaliações foram semanais, de 09 de outubro de 2003 até o dia 20 de novembro; a partir de então, tais medidas foram tiradas a cada duas semanas, até o fim do experimento.

As medições de diâmetro de base foram feitas com um paquímetro e as de altura (comprimento do ramo principal) e do comprimento total da parte aérea (somatório dos comprimentos do ramo principal e dos ramos laterais) foram feitas com uma régua graduada em mm.

3.4.2-Área Foliar Específica

A área foliar específica foi obtida através da razão entre a área de 15 acículas (Medidor de Área Portátil Li-Cor LI-3000) e a massa seca das mesmas ($m^2.g^{-1}$), para cada plântula.

3.4.3-Comprimento Radicular

O comprimento da raiz principal foi medido diretamente com o auxílio de uma régua graduada em mm. Já as raízes laterais tiveram que ser excisadas e desenhadas uma a uma, em folha de papel, para posteriormente serem medidas com uma régua milimetrada. Como apenas as raízes laterais de 1ª ordem foram medidas, o comprimento total de raízes aqui apresentado refere-se ao somatório do comprimento da raiz principal com os das laterais de 1ª ordem.

3.4.4-Massa Seca

Após os procedimentos descritos acima, parte aérea e raízes foram secas em estufa à 60°C até atingirem massa constante, sendo então pesadas em balança analítica.

3.4.5-Grau de Estiolamento Caulinar

O grau estiolamento caulinar foi estimado através da razão entre altura e diâmetro basal durante as medições periódicas e no final do experimento através da razão entre altura final e a biomassa da parte aérea.

3.4.6-Grau de Ramificação da Parte Aérea

Este parâmetro foi obtido através da razão entre comprimento total dos ramos laterais e altura do ramo principal.

3.4.7-Razões de Crescimento

A partir dos valores de comprimento e massa seca da parte aérea, raiz principal e raízes laterais, foram calculadas as seguintes razões, visando caracterizar os padrões de alocação entre os órgãos vegetativos da araucária:

- Razão entre biomassa total das raízes e parte aérea;
- Razão entre biomassa de raízes laterais e raiz principal;
- Razão entre comprimento de raízes laterais e raiz principal;

3.4.8-Conteúdo de Clorofila

O conteúdo de clorofilas foi obtido através do método de KNUDSON *et al.* (1977), modificado. Para análise do conteúdo de clorofilas, retirou-se de cada planta, por ocasião do desmonte, 6 acículas, dando preferência às medianas. Antes de serem imersas em etanol (etanol absoluto P.A.), a área das acículas foi obtida através do medidor de área (Medidor de Área Portátil Li-Cor LI-3000), e a superfície lixada com lixa de unha para que a penetração do solvente através da cutícula fosse facilitada. Após esses procedimentos, as acículas foram armazenadas em frascos plásticos preto contendo 15 ml de etanol.

O tempo necessário para a extração máxima, nesta espécie, é de, no mínimo, uma semana em temperatura ambiente; mas, como segundo KNUDSON *et al.* (1977), o armazenamento das amostras por 6 semanas no escuro gera uma perda de clorofila inferior a 3%, optou-se pelo período de extração de 6 semanas.

Após a extração, o volume do extrato foi medido com uma pipeta e a leitura de absorvância foi realizada no espectrofotômetro nos comprimentos de onda 649 e 665 nm, contra um branco contendo etanol puro. Depois da leitura espectrofotométrica, as acículas foram secas em estufa e pesadas em balança analítica.

A concentração de clorofilas em $\mu\text{g.ml}^{-1}$ do extrato foi obtida através das equações de WINTERMANS & DeMOIS (1965):

$$Cl_a (\mu\text{g.ml}^{-1} \text{ solução}) = 13,7 A_{665} - 5,76 A_{649}$$

$$Cl_b (\mu\text{g.ml}^{-1} \text{ solução}) = 25,8 A_{649} - 7,6 A_{665}$$

$$Cl_{tot} (\mu\text{g.ml}^{-1} \text{ solução}) = 6,1 A_{665} + 20,04 A_{649},$$

onde Cl_a , Cl_b e Cl_{tot} , são, respectivamente, as concentrações de clorofilas a , b e total, em $\mu\text{g.ml}^{-1}$, e A_{665} e A_{649} são as absorvâncias em 665 e 649 nm, respectivamente.

A concentração de clorofilas (C_{clor}) em mg.m^{-2} de área foliar foi calculada através da seguinte equação:

$$C_{clor} (\text{mg.m}^{-2}) = Cl (a, b \text{ ou } tot) V_{ext} 10^{-3} / A 10^{-4}, \text{ onde}$$

Cl = concentração de clorofila no extrato, em $\mu\text{g.ml}^{-1}$;

V_{ext} = volume do extrato, em ml;

A = área foliar, em cm^2 .

A concentração de clorofilas (C_{clor}) em mg.g^{-1} de peso seco da amostra foi calculada pela seguinte equação:

$$C_{clor} (\text{mg.g}^{-1}) = Cl (a, b \text{ ou } tot) V_{ext} 10^{-3} / PS, \text{ onde}$$

PS = peso seco, em g.

3.5-Análise Estatística

Os dados obtidos foram analisados no programa estatístico Sigmastat (SPSS Institute Inc., version 2.03) através de análise de variância (ANOVA) e Teste de Fisher de separação de médias, sendo que os fatores de variação utilizados foram luz, nutrientes e interação luz-nutrientes. Quando os dados não apresentaram homogeneidade de variâncias e normalidade de distribuição (requisitos necessários para a aplicação desta análise), foi realizada uma ANOVA não paramétrica (teste de Kruskal Wallis), a qual foi complementada com o método de Dunn's para separação de médias. Adotou-se como critério de significância valores de $\alpha \leq 0,05$.



Figura 1 – Bancada de cultivo da casa de vegetação, do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS. Verificar a presença da estrutura de madeira revestida com sombrite onde foram cultivadas as plantas dos tratamentos de baixa irradiância.

Tabela 1: Valores médios mensais de temperatura, temperatura máxima, temperatura mínima e umidade relativa do ar dentro da casa de vegetação.

Mês	Temperatura média °C	Temperatura máxima média °C	Temperatura mínima média °C	Umidade relativa média %
¹ set	18,2	32,1	11,4	71,1
² out	25,0	40,2	16,6	65,3
³ nov	24,7	35,4	17,3	60,6
⁴ dez	26,0	36,4	19,7	61,1
⁵ jan	27,9	37,9	22,0	57,9
⁶ fev	25,8	35,9	19,7	61,9
⁷ mar	24,4	34,3	18,6	65,4
⁸ abr	23,2	31,9	17,9	69,7
⁹ mai	17,1	25,1	12,7	77,8
¹⁰ jun	16,8	25,7	12,0	75,5

¹ Média dos dias 09/09 a 30/09/03; ² média dos dias 01/10 a 09/10 e de 23/10 a 31/10/03; ³ média dos dias 01/11 a 05/11 e de 08/11 a 30/11/03; ⁴ média dos dias 01/12 a 04/12 e de 21/12 a 31/12/03; ⁵ média dos dias 01/01 a 31/01/04, ⁶ média dos dias 01/02 a 10/02 e de 14/02 a 29/02; ⁷ média dos dias 01/03 a 23/03/04; ⁸ média dos dias 01/04 a 30/04/04; ⁹ média dos dias 01/05 a 11/05 e de 14/05 a 31/05/04; ¹⁰ média dos dias 01/06 a 16/06 e de 19/06 a 30/06/04.

Tabela 2 – Composição da solução nutritiva de Hoagland modificada (adaptada de TAIZ & ZEIGER, 2002).

Composto	Peso Molecular	Concentração da solução de estoque	Volume da solução estoque por litro da solução final		Elemento	Concentração final do elemento
			g.mol ⁻¹	g.L ⁻¹		
Macronutrientes						
KNO ₃	101,10	101,10	6,0		N	16.000
Ca(NO ₃) ₂ .4H ₂ O	236,16	236,16	4,0		K	6.000
NH ₄ H ₂ PO ₄	115,08	115,08	2,0		Ca	4.000
MgSO ₄ .7H ₂ O	246,48	246,49	1,0		P	2.000
					S	1.000
					Mg	1.000
Micronutrientes						
KCL	74,55	1,864	}	2,0	Cl	50
H ₃ BO ₃	61,83	0,773			B	25
MnSO ₄ .H ₂ O	169,01	0,169			Mn	2,0
ZnSO ₄ .7H ₂ O	287,54	0,288			Zn	2,0
CuSO ₄ .5H ₂ O	249,68	0,062			Cu	0,5
H ₂ MoO ₄ (85%MoO ₃)	161,97	0,040			Mo	0,5
FeSO ₄ .7H ₂ O	278,00	2,78	}	10,0	*Fe	100
NaEDTA	372,00	3,72				

*Na solução Hoagland modificada a quantidade de Fe utilizada é de 16,1-53,7μM.

4-RESULTADOS

4.1-Parâmetros da Parte Aérea

As plantas que cresceram sob baixa irradiância (tratamentos Ni e ni), apresentaram, até o 118º dia após o plantio, uma estatura significativamente superior às plantas que cresceram sob alta irradiância (tratamentos NI e nI), sendo o efeito da luz bastante semelhante para os dois níveis de nutrientes. A partir de então, as plantas dos tratamentos Ni e ni começaram a estabilizar o crescimento e do 174º até o 247º dia após o plantio apenas as plantas do tratamento Ni, que passaram a crescer relativamente menos do que as do tratamento ni (embora não tenha havido diferença significativa entre elas), tiveram alturas significativamente menores que as plantas sob alta irradiância. A partir do 260º, as plantas sob alta irradiância passaram a se diferenciar, com aquelas que receberam mais nutrientes (NI) atingindo maiores alturas do que aquelas que receberam menos nutrientes (nI) (fig. 2 e 4).

Com relação ao comprimento total (ramo principal + ramos laterais), o padrão de variação foi semelhante ao de altura. A partir do 160º dia em diante, o comprimento total das plantas cultivadas sob alta irradiância começou a ser significativamente maior do que o das plantas cultivadas sob baixa irradiância, sendo que em nenhum dos dois níveis de luz as quantidades de nutrientes causaram diferenças significativas (fig. 5).

A partir do 62º dia, as plantas sob alta irradiância apresentaram diâmetros significativamente maiores do que as plantas sob baixa irradiância. O efeito nutricional só se manifestou ao final do experimento e, embora não tenha havido uma interação estatisticamente significativa entre luz e nutrientes ($p = 0,171$), ele só foi significativo sob alta irradiância, sendo as médias em NI superiores às de nI (fig. 6).

Quanto ao estiolamento estimado através da razão entre altura e diâmetro de base do ramo principal, os tratamentos de baixa irradiância, até o 218º dia após o plantio, apresentaram plantas mais estioladas que os tratamentos de alta irradiância. A partir de então, além dos tratamentos diferirem em relação ao fator luz, os tratamentos mantidos sob baixa irradiância (Ni e ni) começaram a diferir significativamente entre si, de modo que o tratamento ni se tornou o mais estiolado de todos, seguido do Ni (fig. 7). Por outro lado, quando o estiolamento foi avaliado através da razão entre altura final e a biomassa da parte aérea, só houve diferença significativa para o fator luz (fig. 8). Uma

análise visual mostrou que a maioria das plantas cultivadas sob baixa irradiância apresentaram perda de sustentação do caule, sendo este mais evidente nas plantas do tratamento Ni (fig. 3).

O grau de ramificação também diferiu significativamente apenas em relação ao fator luz, sendo que as plantas cultivadas sob alta irradiância apresentaram um grau muito mais elevado de ramificação (fig. 9).

A área foliar específica das plantas cultivadas sob baixa irradiância foi significativamente maior do que a das plantas cultivadas sob alta irradiância; porém, os tratamentos não diferiram significativamente em relação à quantidade de nutrientes em nenhum dos níveis de luz utilizados (fig. 10).

Em relação aos conteúdos foliares de clorofilas a, b e total, estes foram significativamente maiores nas plantas cultivadas sob baixa irradiância, quando expressos por unidade de massa seca. Esta diferença foi mais acentuada quando a disponibilidade de nutrientes era baixa. As plantas cultivadas sob alta disponibilidade de nutrientes só obtiveram média significativamente maior do que as de baixa quando a irradiância era alta (fig. 11). Quando os teores de clorofila foram expressos por unidade de área, os tratamentos de irradiância não mais diferiram entre si, mas as plantas cultivadas com maior disponibilidade de nutrientes acumularam mais clorofilas que aquelas cultivadas com menos nutrientes apenas quando as irradiâncias eram altas (fig. 12). Por fim, a razão de clorofila a/b não diferiu significativamente entre os tratamentos.

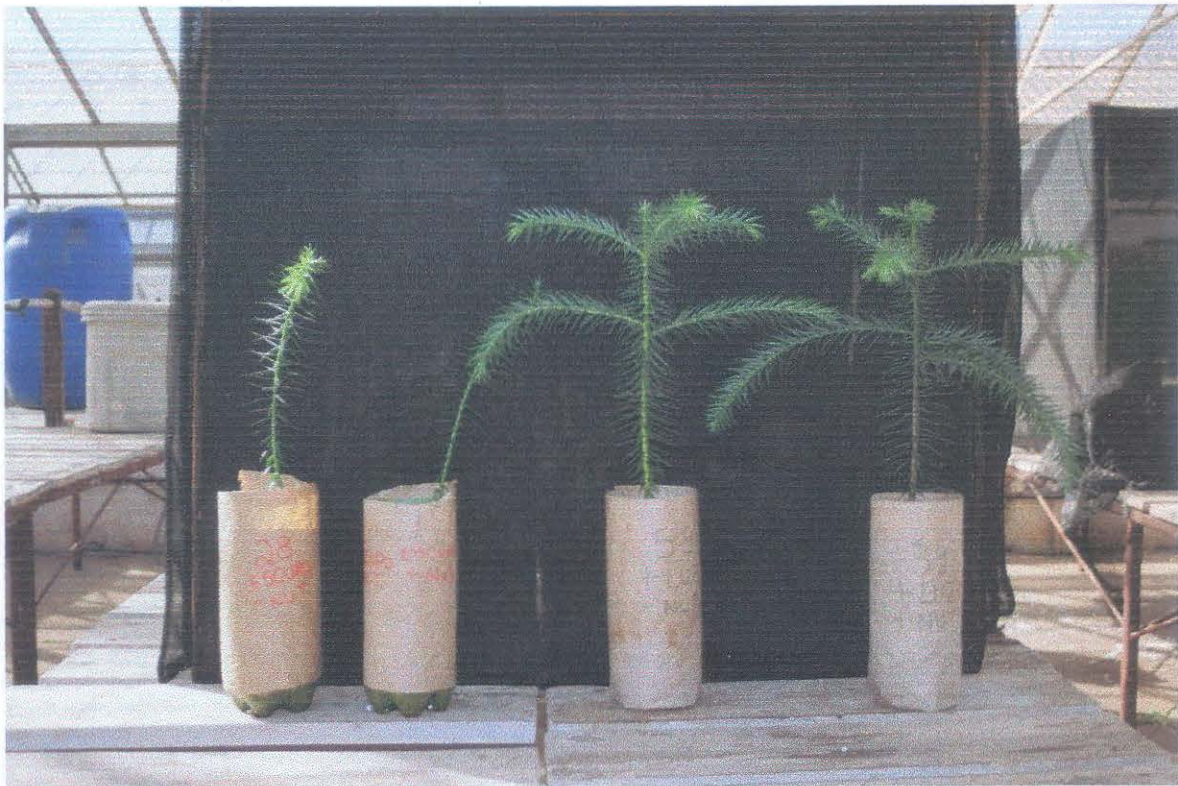


Figura 2 – Aspecto geral das plantas sob os quatro tratamentos. Da esquerda para a direita estão, respectivamente, os tratamentos ni, Ni, nI e NI.

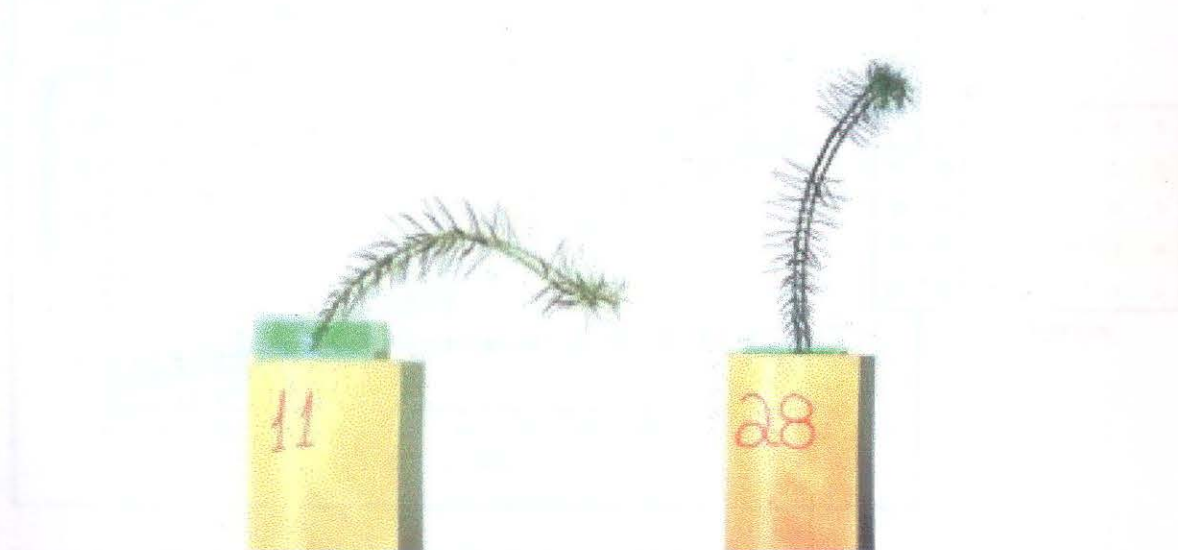


Figura 3 – Aspecto visual da sustentação caulinar em 2 plantas estioladas dos tratamentos de baixa irradiância. Esquerda corresponde ao Ni e direita ao ni.

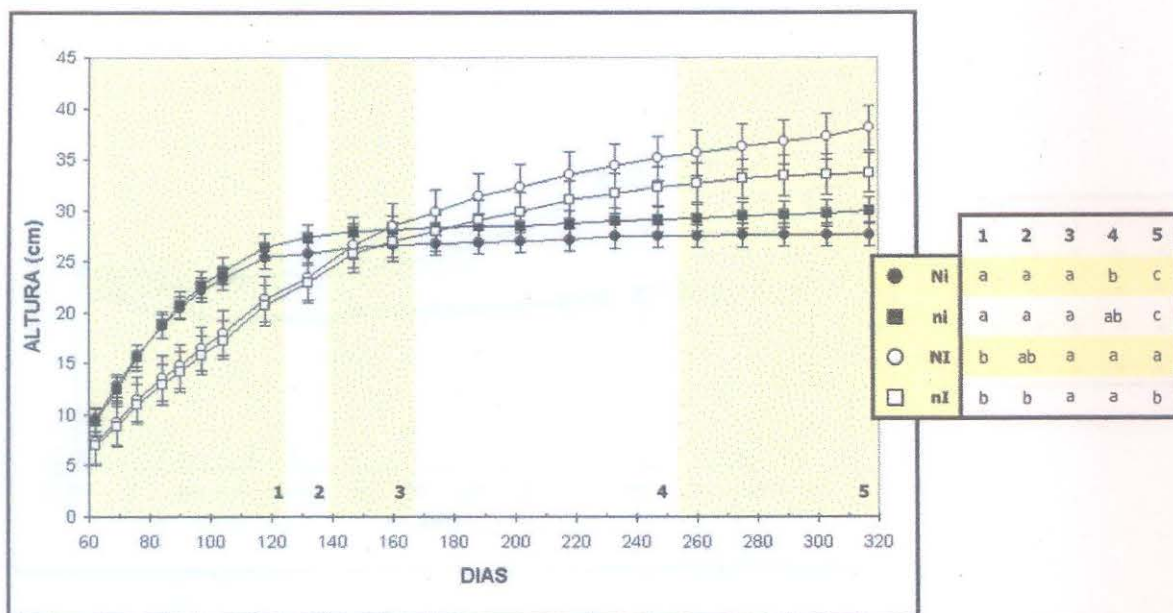


Figura 4 – Altura das plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

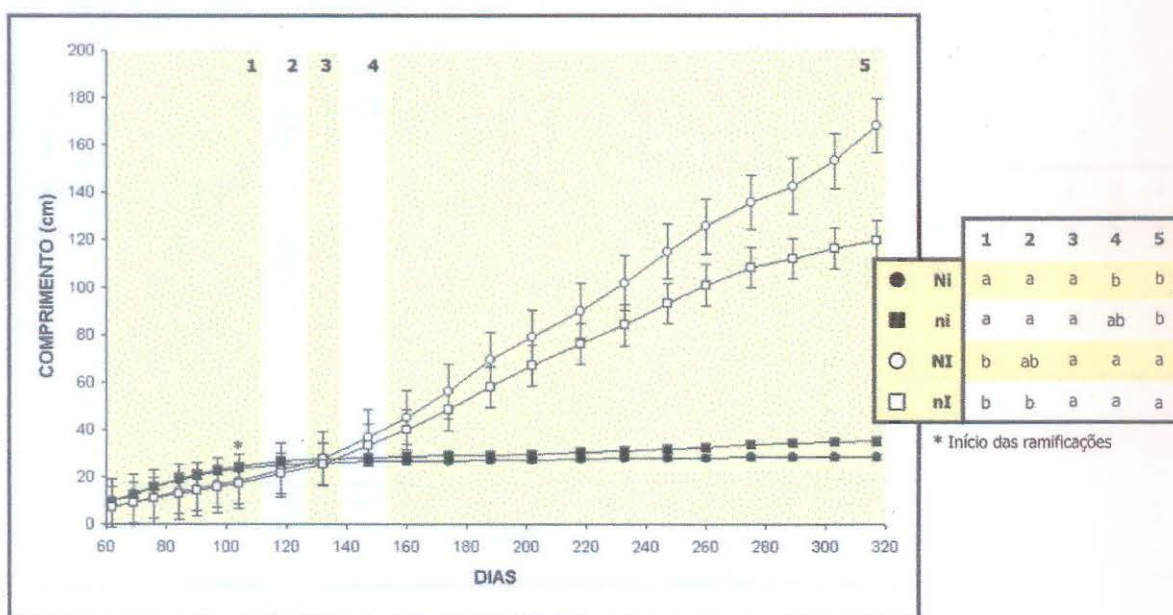


Figura 5 – Comprimento total das plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

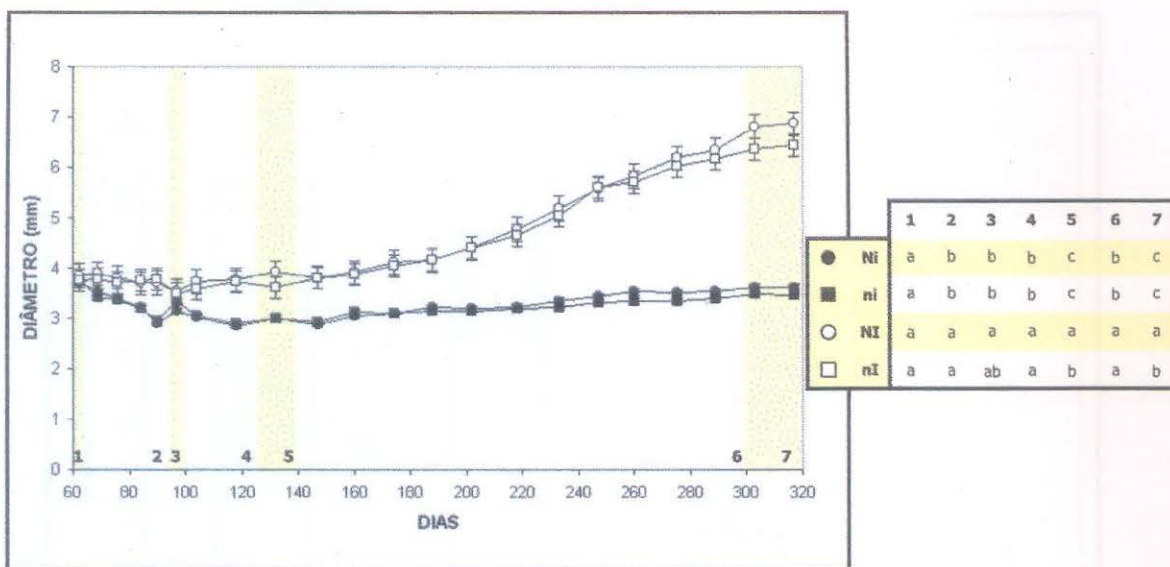


Figura 6 – Diâmetro de base de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média. ⁻¹

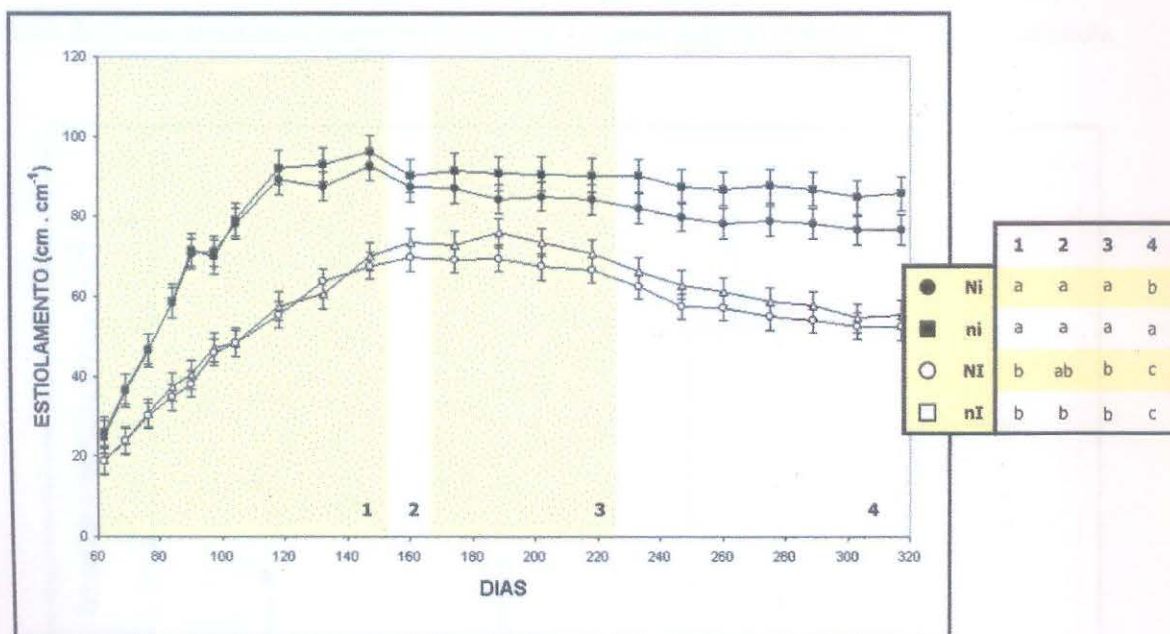


Figura 7 - Estiolamento de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes estimado através da razão entre altura e diâmetro basal. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

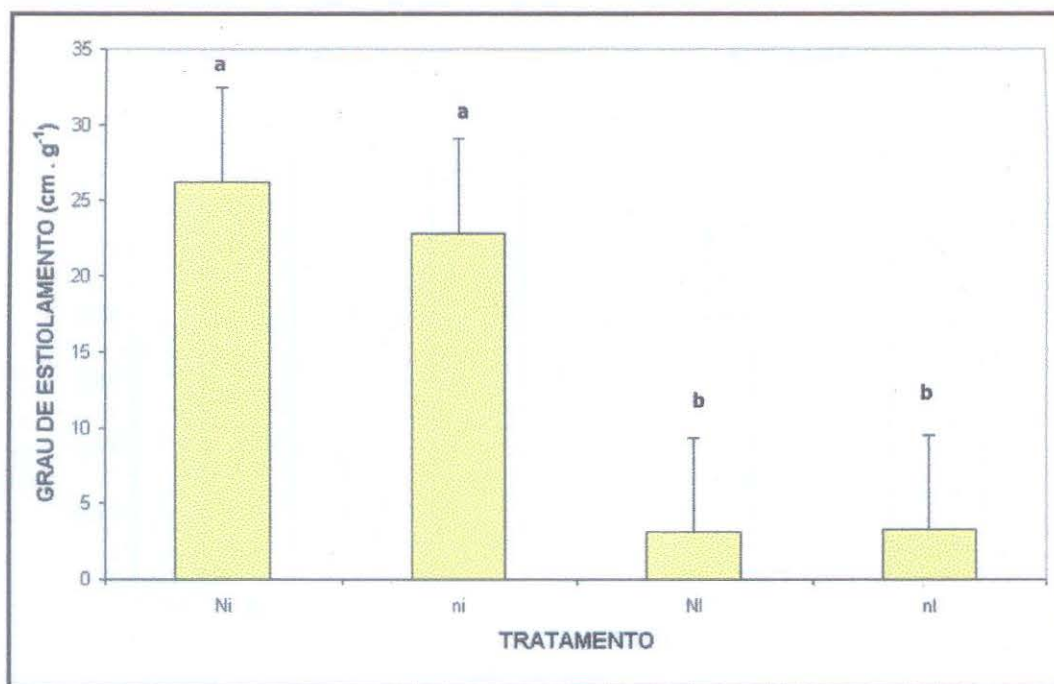


Figura 8 – Estiolamento de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes avaliado através da razão entre altura final e a biomassa da parte aérea. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

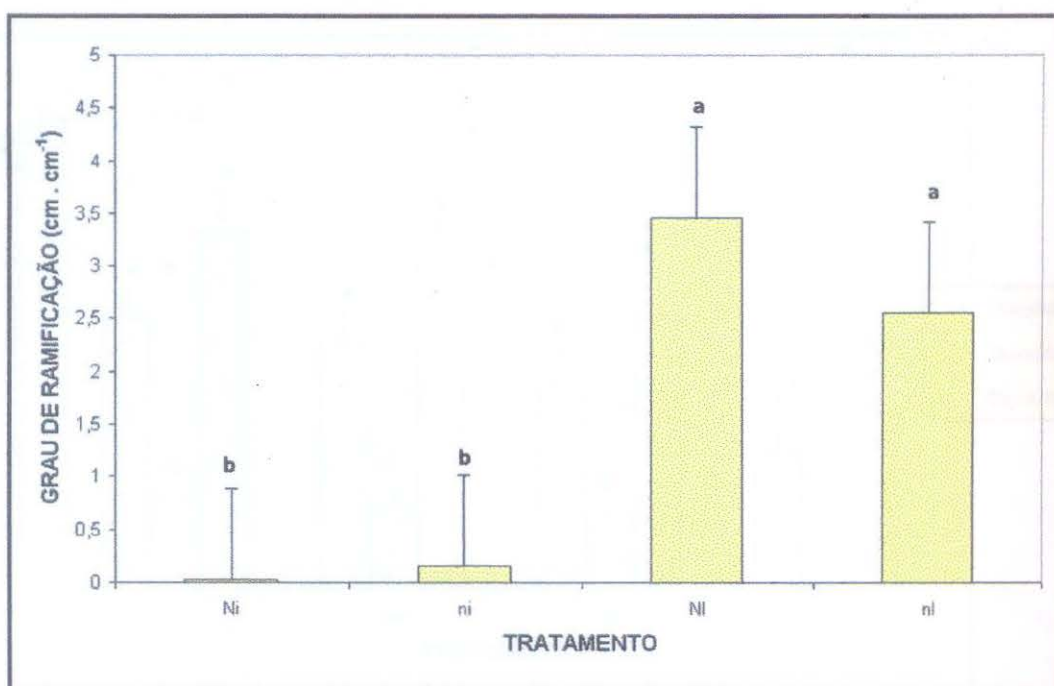


Figura 9 - Grau de ramificação de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

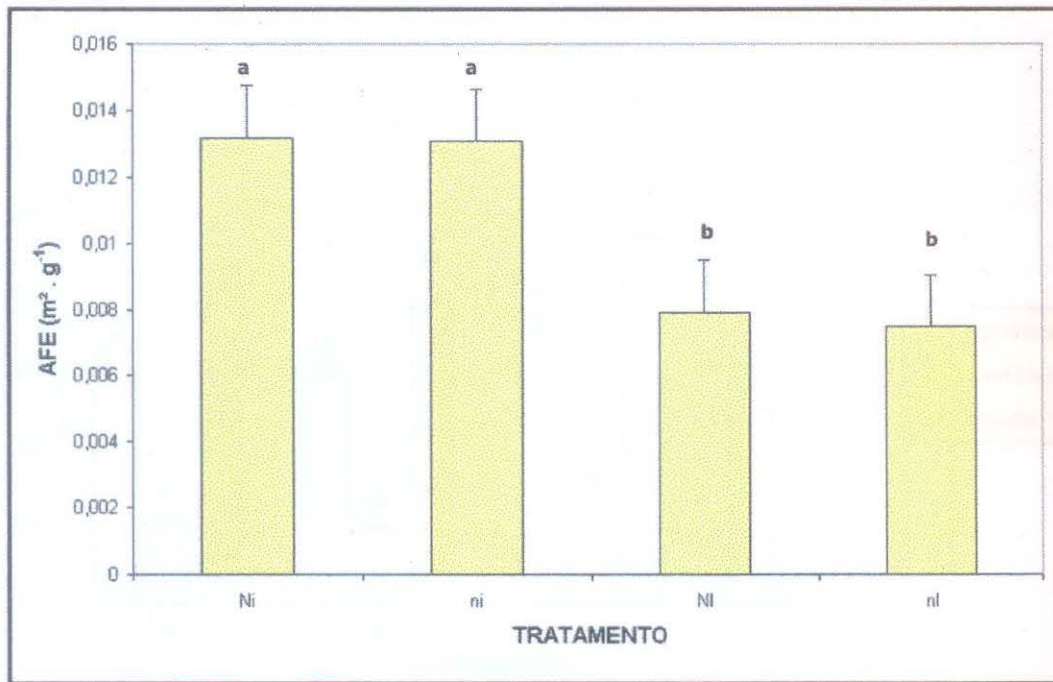


Figura 10 - Área foliar específica de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

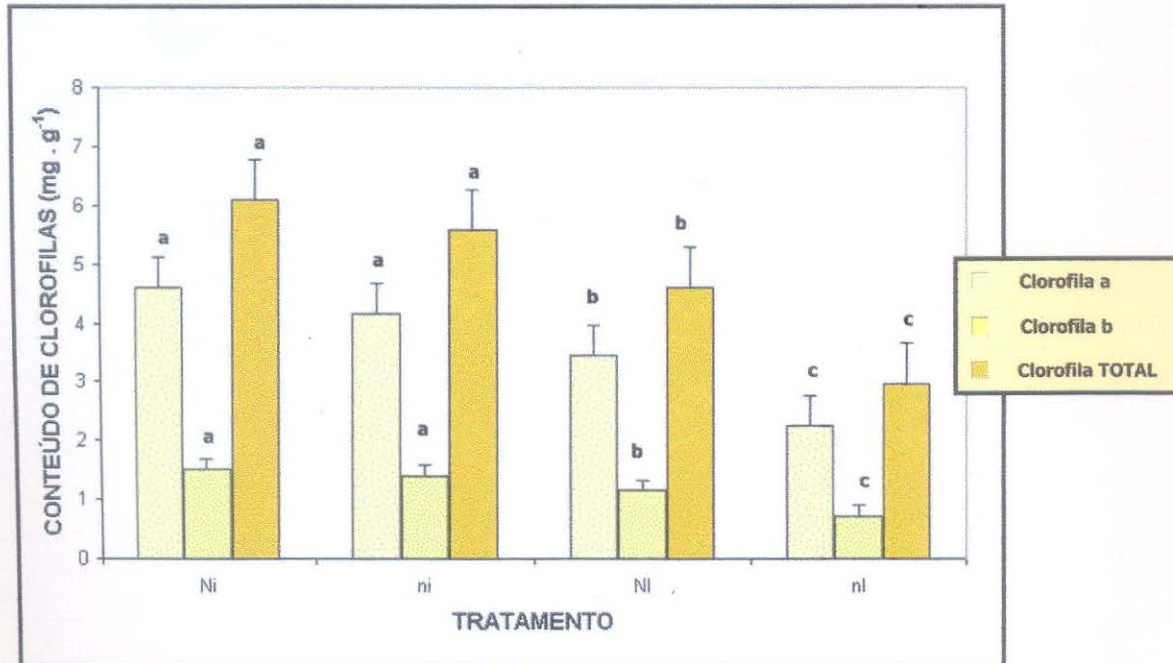


Figura 11 - Conteúdo de clorofila *a*, *b* e *total* por unidade de massa foliar em plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

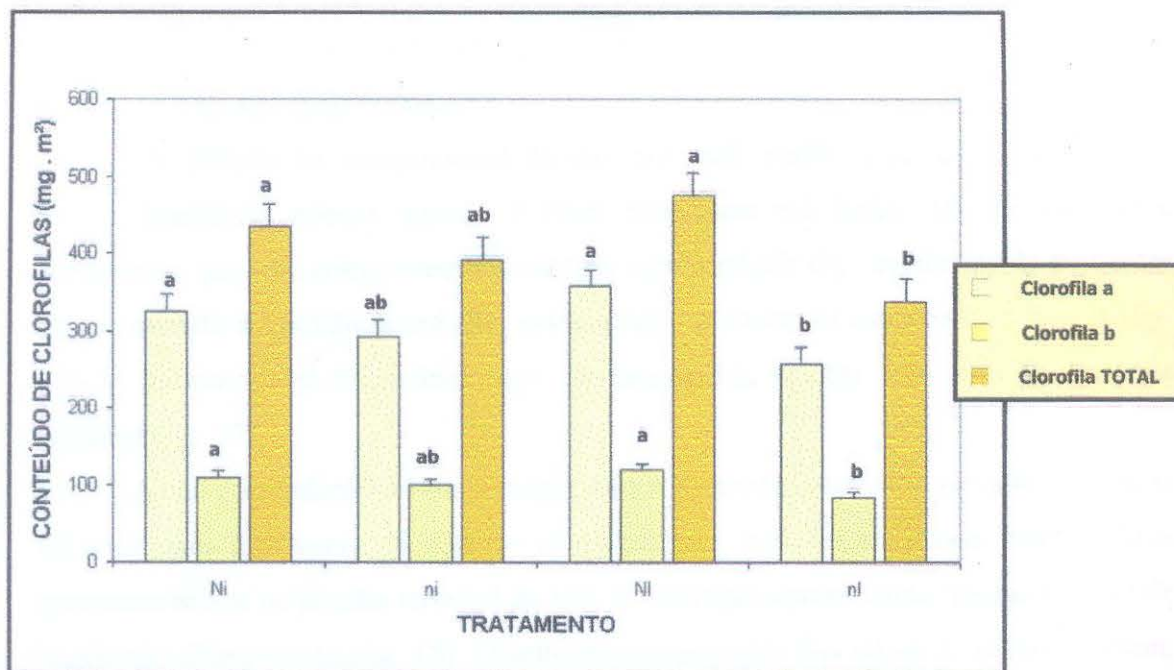


Figura 12 – Conteúdo de clorofila *a*, *b* e *total* por unidade de área foliar em plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

4.2 –Parâmetros Radiculares

As figuras 13,14,15 e 16 ilustram o aspecto geral do sistema radicular de plantas representativas dos quatro tratamentos.

Em relação ao comprimento da raiz principal, verificou-se um aumento deste com a irradiância apenas quando o nível nutricional era baixo. Da mesma forma, verificou-se que este comprimento aumentou com a menor disponibilidade de nutrientes apenas quando a irradiância era alta, evidenciando a interação entre os dois fatores (fig. 19). O tratamento nI foi o único que não apresentou plantas com mais de uma raiz principal (fig. 17).

Ainda com relação à raiz principal, nos tratamentos mantidos sob alta irradiância foi constatada a presença de nódulos na maioria das unidades amostrais. Estes nódulos apresentavam-se na porção terminal da raiz e manifestavam-se como massas brancas de tecido não diferenciado (fig. 18). Quanto ao comprimento das raízes de primeira ordem, as plantas sob alta irradiância apresentaram comprimento maior do que as submetidas à baixa irradiância, mas o nível de nutrientes só causou diferenças significativas entre os tratamentos cultivados sob alta irradiância, sendo que a menor disponibilidade de nutrientes resultou em maior comprimento (fig. 20).

A razão de comprimento entre raízes laterais e principal só diferiu em relação à irradiância, sendo significativamente maior nas plantas dos tratamentos NI e nI do que nos tratamentos Ni e ni (fig. 21). A razão de biomassa entre raízes laterais e a principal seguiu quase o mesmo padrão da razão anterior (fig.22).

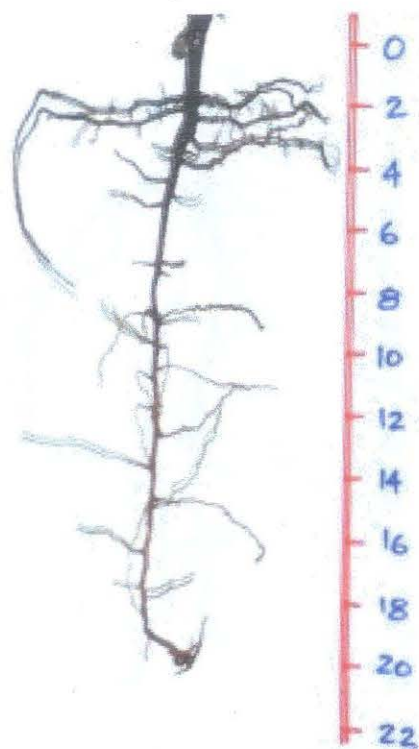


Figura 13 - Aspecto geral do sistema radicular do tratamento Ni.

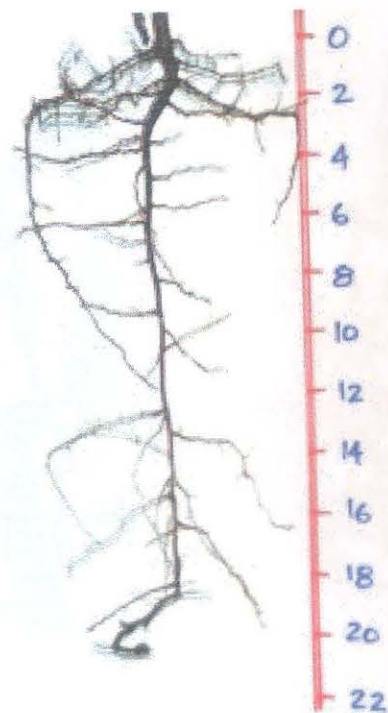


Figura 14 - Aspecto geral do sistema radicular do tratamento ni.

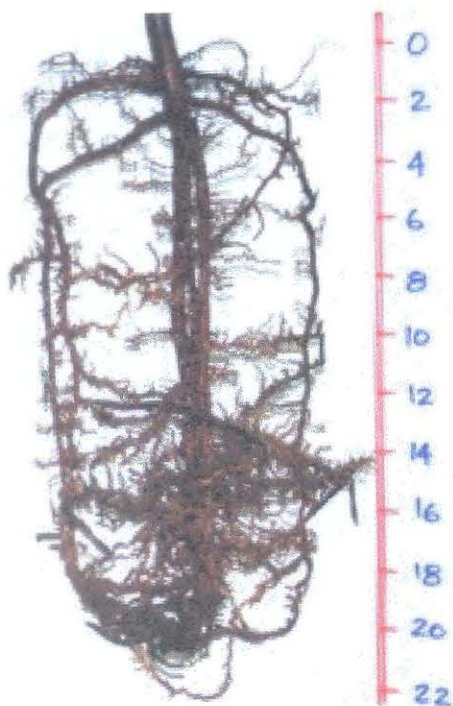


Figura 15 - Aspecto geral do sistema radicular do tratamento NI.

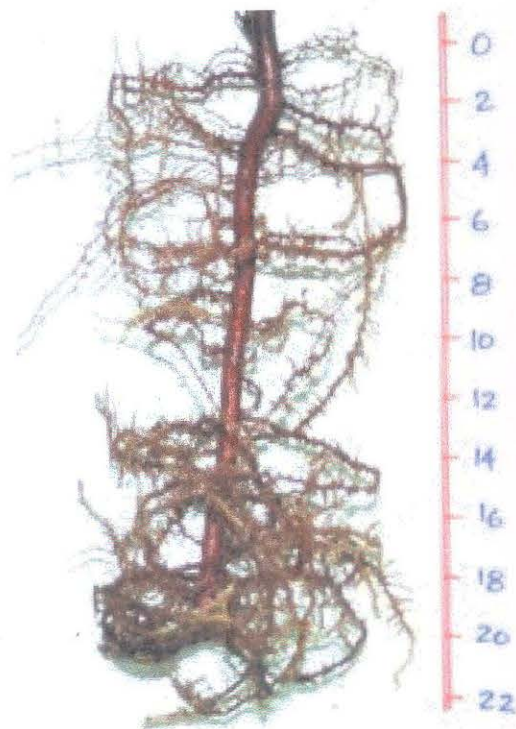


Figura 16 - Aspecto geral do sistema radicular do tratamento nI.

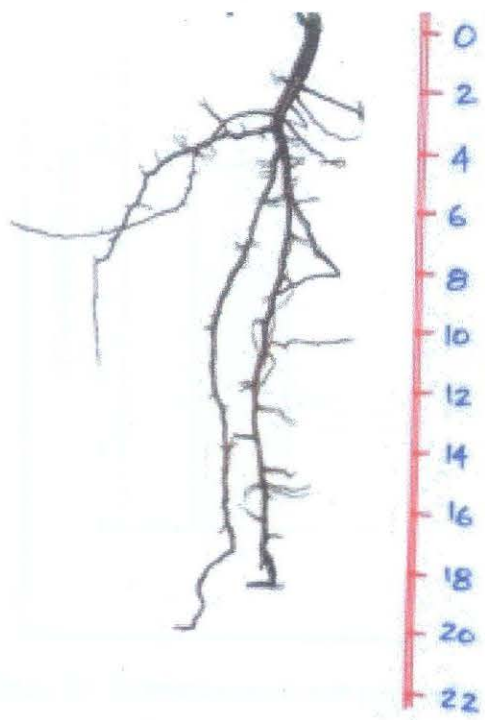


Figura 17 - Ramificação da raiz principal (ni).



Figura 18 - Presença de nódulos (NI).

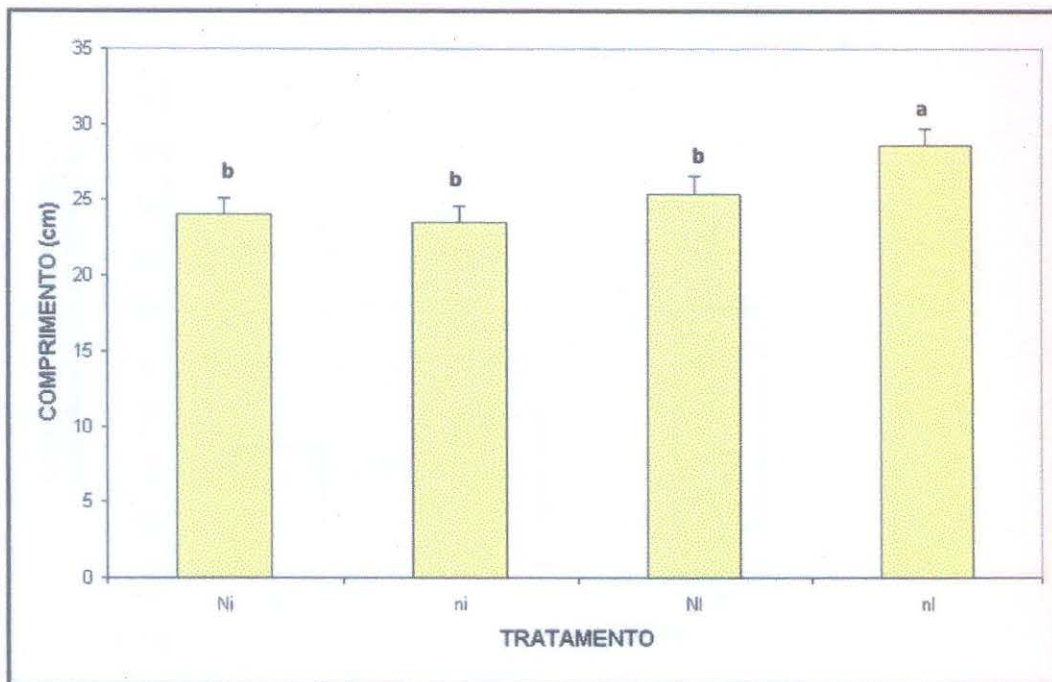


Figura 19 – Comprimento da raiz principal de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

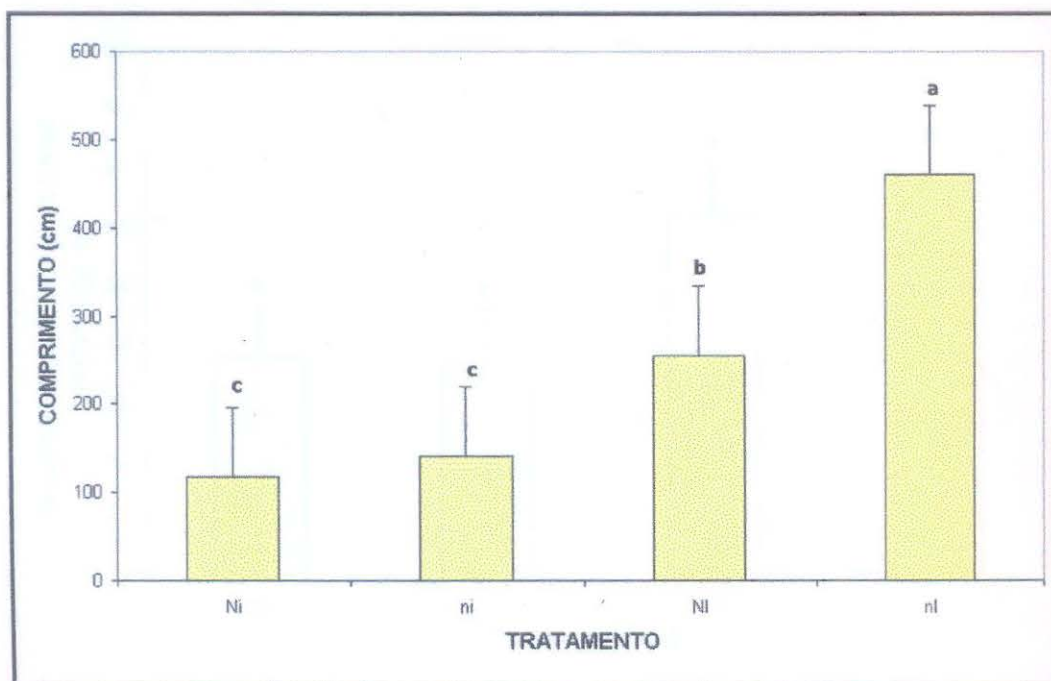


Figura 20 – Comprimento das raízes de 1ª ordem de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

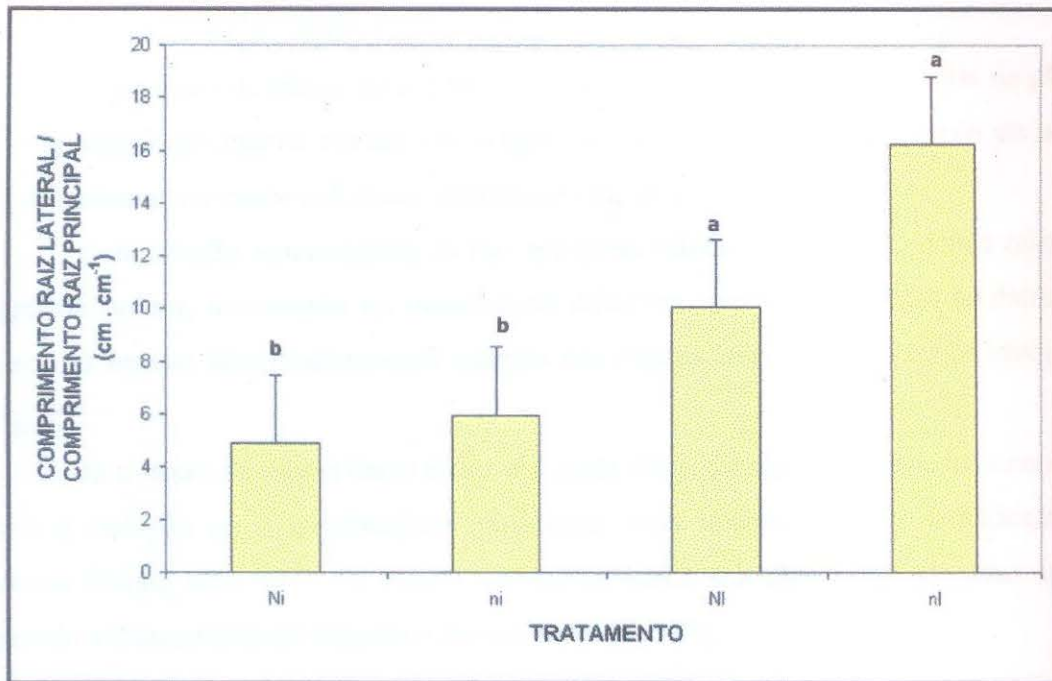


Figura 21 - Razão entre comprimento de raízes laterais e raiz principal de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

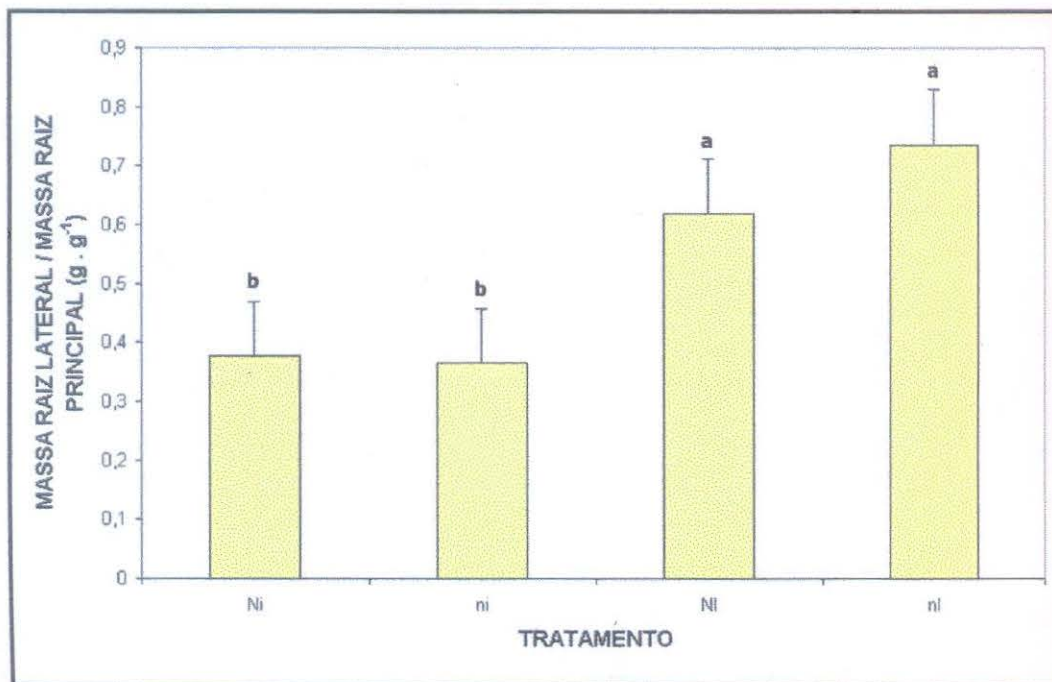


Figura 22 - Razão entre biomassa de raízes laterais e raiz principal de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

4.3- Acúmulo e Partição de Massa Seca

O acúmulo de massa seca, tanto de raiz quanto de parte aérea e total da planta, diferiu significativamente apenas em relação ao fator luz, sendo o acúmulo de massa significativamente maior sob maior irradiância (fig. 26).

Com relação à massa seca da raiz principal, raízes de primeira ordem e raízes de segunda ordem, novamente os tratamentos diferiram apenas em relação ao fator luz, sendo as massas significativamente maiores nas plantas cultivadas sob maior irradiância (fig. 27).

Já a razão de massa entre a raiz e a parte aérea foi significativamente aumentada com a redução na disponibilidade nutricional, mas apenas sob alta irradiância. Da mesma forma, esta razão foi significativamente maior sob alta irradiância, mas apenas quando a disponibilidade de nutrientes era baixa (fig. 24).

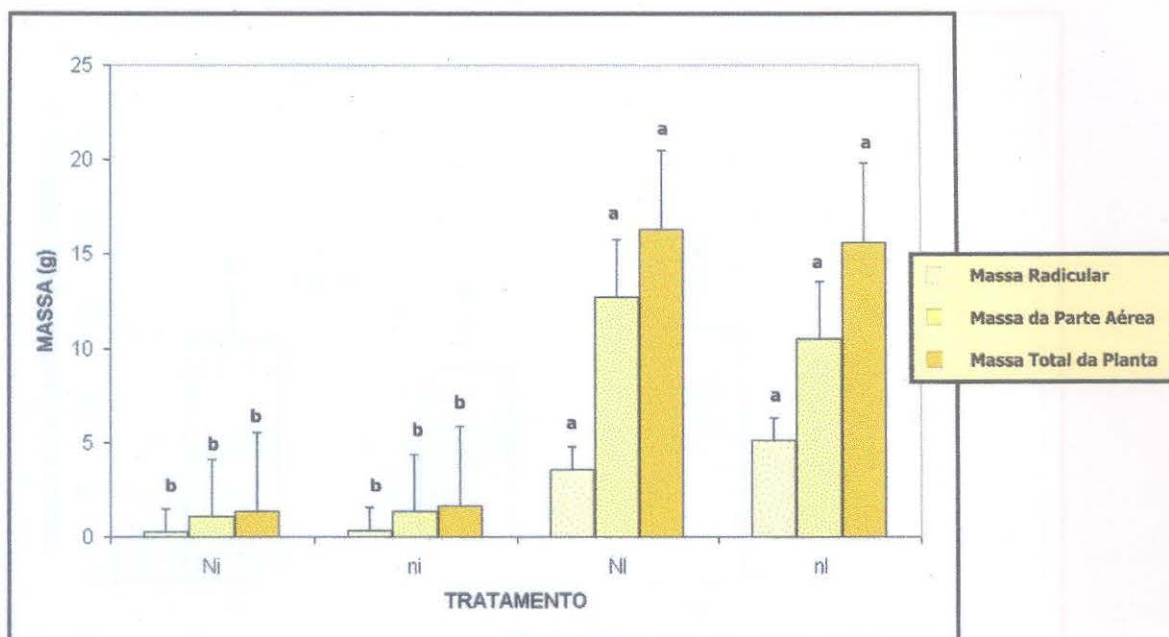


Figura 23 – Massa seca do sistema radicular, parte aérea e total de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

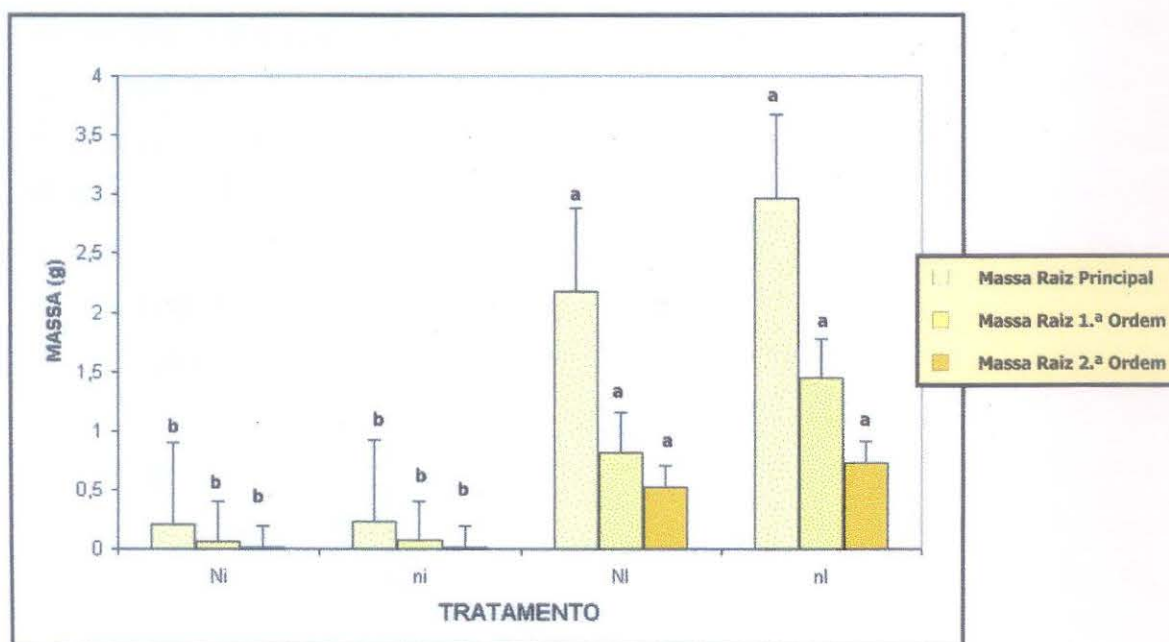


Figura 24 – Massa seca da raiz principal e das raízes de 1ª e 2ª ordem de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

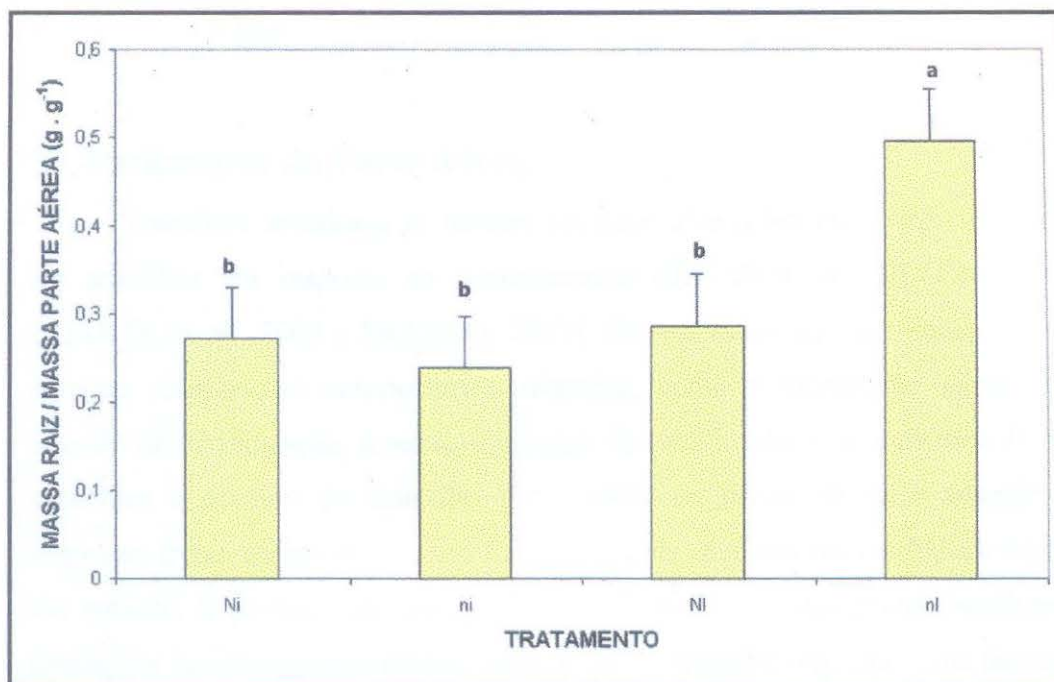


Figura 25 - Razão entre biomassa total das raízes e parte aérea de plântulas de *A. angustifolia* sob diferentes níveis de luz e nutrientes. Letras distintas indicam diferenças significativas, ao nível de 5% de significância, entre os tratamentos. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

5- DISCUSSÃO

5.1-Parâmetros da Parte Aérea

Trabalhos anteriores já haviam revelado alterações morfológicas e fisiológicas em araucária em resposta ao sombreamento (DUARTE & DILLENBURG, 2000; DUARTE *et al.*, 2002 e FRANCO, 2003). Os resultados aqui apresentados confirmam diversas respostas já anteriormente relatadas, como o incremento inicial em altura, seguido de estabilização, a redução no grau de ramificação e os aumentos da área foliar específica e do teor de clorofilas por unidade de massa. O valor adaptativo destas respostas frente ao sombreamento foi amplamente discutido nos trabalhos supracitados. No entanto, o pronunciado crescimento inicial em altura das plantas sombreadas e as avaliações de estiolamento efetuadas no presente trabalho requerem uma discussão mais detalhada. Segundo INOUE & TORRES (1980), um possível significado ecológico deste investimento inicial em altura sob sombreamento, principalmente nos estágios iniciais de desenvolvimento, consiste em sobrepujar mais rapidamente a vegetação concorrente, o que poderia garantir o seu sucesso regenerativo. Porém, RYSER & EEK (2000) colocam que o aumento em altura pode ser vantajoso quando o sombreamento é a curto prazo e pode ser facilmente vencido. No caso de um sombreamento contínuo, como foi estabelecido no presente estudo, o mais vantajoso, segundo estes autores, seria a conservação dos recursos por parte da planta. De fato, as plantas sombreadas, apesar de apresentarem um maior crescimento inicial em altura do que as plantas submetidas à alta irradiância, a partir do 118º dia após o plantio, começaram a estabilizar o crescimento, o que resultou num padrão inverso ao final do experimento, uma vez que as plantas cultivadas sob alta irradiância permaneceram com crescimento contínuo. Cabe ressaltar que mesmo tendo cessado o crescimento em altura das plantas sombreadas, estas mantiveram o padrão de estiolamento até o final do experimento, sendo que este, para muitas plantas, comprometeu a sustentação.

De particular interesse neste trabalho era a investigação dos efeitos interativos entre as disponibilidades de luz e nutrientes. Essa interação expressou-se no crescimento em altura e no teor de clorofila foliar. Com relação à altura, verificou-se que o efeito da redução da irradiância, ao final do experimento, foi mais pronunciado quando a disponibilidade nutricional era maior. Tendências semelhantes foram encontradas para o

diâmetro caulinar e para o comprimento total da parte aérea. Estes resultados mostram que um aumento na irradiância pode ser mais bem aproveitado no crescimento quando o status nutricional das plantas é mais elevado, o que já foi relatado também para outras espécies (KOLB *et al.*, 1990; POWELSON & LIEFFERS, 1992; EICKMEIER & SCHUSSLER, 1993 e ILLENSEER & PAULILO, 2002). Isto ocorre porque as plantas submetidas a altas irradiâncias possuem maior taxa de crescimento relativo, o que aumenta suas demandas nutricionais. Ao mesmo tempo, o grau das respostas das plantas aos acréscimos de luz e nutrientes vai depender do estágio sucessional ao qual elas pertencem, pois já se sabe que as plantas pioneiras costumam aproveitar muito melhor o acréscimo desses dois fatores para o seu crescimento do que as não-pioneiras (FETCHER *et al.*, 1996). De acordo com o esperado, as menores irradiâncias resultaram em maiores conteúdos de clorofila por unidade de massa foliar, sendo este aumento mais pronunciado sob baixa disponibilidade nutricional. Verifica-se, portanto, que a redução no crescimento das plantas pela sombra foi menor quando a disponibilidade nutricional era menor.

Do ponto de vista do estiolamento, os parâmetros escolhidos refletem o inverso, no sentido de que as plantas estiolaram mais sob menor disponibilidade de nutrientes. No entanto, a avaliação visual revelou um maior número de plantas com perda de sustentação caulinar, assim como um maior grau desta perda, nas plantas com alta disponibilidade de nutrientes. Sugere-se, portanto, que os parâmetros escolhidos para quantificar o estiolamento não foram os mais adequados. Talvez, tivesse sido melhor ter avaliado o estiolamento através da razão entre carbono e nitrogênio caulinar, para tentar detectar uma possível variação na composição deste. Com relação a isso, IASON & HESTER (1993), analisando a resposta de *Calluna vulgaris* à sombra e à maior disponibilidade de nutrientes, constataram que ambos reduzem a concentração de lignina da parte aérea, mas que o efeito dos nutrientes é reduzido pela presença de sombra.

Com relação à área foliar específica, consta na literatura que tanto a diminuição da irradiância quanto o aumento na disponibilidade de nutrientes são responsáveis por seu incremento (MEZIANE & SHIPLEY, 1999; WRIGHT *et al.*, 2001 e WRIGHT *et al.*, 2002). MEZIANE & SHIPLEY (1999), em seu estudo com 22 espécies herbáceas, ainda relatam um efeito interativo entre luz e nutrientes sob a AFE, uma vez que o efeito dos nutrientes foi mais pronunciado sob baixa irradiância. No presente trabalho,

houve um aumento na AFE nas plantas de araucária submetidas à baixa irradiância, fato que já tinha sido constatado em outros experimentos envolvendo a espécie em questão (DUARTE & DILLENBURG, 2000 e FRANCO, 2003). Porém, os tratamentos não diferiram em relação à quantidade de nutrientes; portanto, em relação a este parâmetro, não houve efeitos interativos. EICKMEIER & SCHUSSLER (1993) também não encontraram efeito nutricional sob a AFE de uma planta herbácea (*Claytonia virginica* L.).

Se por um lado o sombreamento foi um fator já amplamente investigado para *A. angustifolia*, estudos abordando aspectos nutricionais são praticamente inexistentes. Com relação aos nutrientes, ao final do experimento, as plantas cultivadas sob baixa disponibilidade nutricional atingiram menores valores de altura, comprimento total, diâmetro de base e teores de clorofila, mas apenas quando a irradiância era alta. A diminuição do crescimento em resposta ao stress nutricional, é uma resposta esperada quando outros fatores como luz e água não são limitantes (OBERBAUER *apud* FETCHER *et al.*, 1996). Apesar disso, esta resposta é ainda pouco documentada para *A. angustifolia*, a qual mostrou-se responsiva à adição de nutrientes. Dois pontos merecem aqui ser discutidos. Primeiro o fato de que o efeito nutricional tardou a aparecer, o que pode ser atribuído às reservas dos pinhões, que persistiram durante um bom tempo, e ao acréscimo do sombrite, que ocorreu quase na mesma época em que os cotilédones começaram a secar, o que pode ter levado a uma redução na taxa de crescimento das plantas e, conseqüentemente, nas suas demandas nutricionais. O segundo aspecto refere-se ao efeito nutricional ter se manifestado apenas sob alta irradiância. Além de afetar o crescimento, a redução na disponibilidade de nutrientes gerou uma diminuição no teor de clorofilas por unidade de massa. Sugere-se que a baixa irradiância condiciona altos teores de clorofila independente da disponibilidade nutricional. Já sob alta irradiância, a disponibilidade de nutrientes passa a ser um fator diferencial no acúmulo de clorofilas.

Da mesma forma que as variações na irradiância mostraram ter um maior impacto sob os parâmetros avaliados quando a disponibilidade de nutrientes era alta, variações nas disponibilidades destes também tiveram maior repercussão quando a irradiância era alta.

5.2-Parâmetros Radiculares

Com relação ao fator luz, à semelhança do que ocorreu no trabalho realizado por FRANCO (2003), também com araucária, as raízes laterais das plantas sombreadas apresentaram-se mais finas e curtas, além de estarem presente em menor número, o que gerou um menor comprimento destas. Além disso, tanto a razão de biomassa como a razão de comprimento entre as raízes laterais e a principal foi maior nas plantas dos tratamentos sob alta irradiância. Muito provavelmente, esta resposta tenha ocorrido em função das menores demandas de água (pela reduzida transpiração) e nutrientes (devido às menores taxas de crescimento) nas plantas submetidas à baixa irradiância.

Ainda com relação à irradiância, nos tratamentos com maior disponibilidade de luz, foi constatada a presença de nódulos, na raiz principal, na maioria das plântulas. Uma explicação provável é que, devido à limitada profundidade do vaso, as plantas tenham aumentado o diâmetro radicular para tentar reduzir um possível impedimento mecânico, pois, assim, mais pressão é exercida contra o solo para causar sua deformação (MÓSENA, 2000). No entanto, as causas e conseqüências destes nódulos precisam ser investigadas mais a fundo.

Quanto aos efeitos interativos das disponibilidades de luz e nutrientes, estes ocorreram tanto para as medidas de comprimento das raízes de primeira ordem quanto para as medidas de comprimento da raiz principal. Com relação ao comprimento das raízes de primeira ordem, verificou-se que o efeito do aumento da irradiância foi mais pronunciado quando a disponibilidade de nutrientes era baixa. Desta forma, a menor disponibilidade de nutrientes sob alta irradiância resultou em maior comprimento das raízes laterais. Segundo Cannell *apud* FRIEND *et al.* (1990), as plantas que crescem em ambientes pobres em nutrientes particionam uma maior proporção de biomassa para raízes finas do que aquelas que crescem em ambientes com altas disponibilidades. Segundo este autor, existem evidências que sugerem, também, que o acréscimo na fertilização decresce o tamanho relativo do sistema radicular em plantas fertilizadas comparadas com aquelas que não recebem. Já com relação ao comprimento da raiz principal, o efeito da irradiância, em aumentar este comprimento, se manifestou, mas só quando a disponibilidade de nutrientes era baixa.

Quanto aos efeitos dos nutrientes, estes só se manifestaram sob alta irradiância e, mesmo assim, apenas nas medidas de comprimento das raízes laterais e da principal,

sendo que em ambos os parâmetros foi constatado que a redução na disponibilidade de nutrientes gera um aumento no comprimento destas. Embora os níveis nutricionais não tenham causado diferenças significativas, em nenhum dos dois níveis de luz utilizados, em relação às razões de massa e comprimento entre as raízes laterais e a principal, a média do tratamento nI foi sempre maior do que a do NI, principalmente em relação à razão de comprimento. Esta plasticidade morfológica intra-radicular representa um importante mecanismo de tolerância à falta de água e nutrientes, pois o investimento preferencial em ramificações em detrimento da extensão da raiz principal resulta na exploração mais eficaz dos recursos do solo.

5.3-Acúmulo e Partição de Massa Seca

A quantidade de luz tem demonstrado, em muitas espécies, uma correlação positiva com a produção de biomassa (SHAMSI & WHITEHEAD, 1974). Com relação à araucária, todos os trabalhos analisados apresentaram um incremento de biomassa à medida que a disponibilidade de luz aumentou. Este incremento de biomassa foi constatado tanto para a biomassa total da planta (INOUE & TORRES, 1980; DUARTE & DILLENBURG, 2000 e FRANCO, 2003), massa foliar e caulinar (FRANCO, 2003), biomassa da parte aérea (INOUE & TORRES, 1980 e DUARTE & DILLENBURG, 2000), biomassa das raízes (DUARTE & DILLENBURG, 2000; INOUE & TORRES, 1980 e FRANCO, 2003), bem como das biomassas das raízes laterais e principal (FRANCO, 2003). Respostas semelhantes foram encontradas no presente estudo, onde todas as partes da planta obtiveram um aumento de biomassa com o incremento na disponibilidade de luz.

Embora vários trabalhos já tenham demonstrado um maior acúmulo de matéria seca total, bem como das partes aérea e radicular, à medida que a disponibilidade nutricional, em particular a de nitrogênio, aumenta (RADWAN et al. 1990, SHERIFF & NAMBIAR, 1991 e PEREIRA, 1996), no presente trabalho, porém, o nível nutricional não afetou o acúmulo de biomassa em nenhum dos dois níveis de luz utilizados, o que talvez possa ser atribuído ao grande corte de luz ocorrido no decorrer do experimento, mesmo nos tratamentos aqui chamados de alta irradiância. Apesar da redução nutricional não ter tido efeito no acúmulo de massa seca, ela foi percebida pelas plantas,

pois desencadeou uma série de mudanças no padrão de crescimento, a maioria já relatada anteriormente.

De uma maneira geral, as plantas priorizam uma maior alocação de massa para os órgãos envolvidos na captura dos recursos mais limitantes. Desse modo, em muitas espécies, ocorre um aumento na proporção de biomassa alocada para as raízes sob baixa disponibilidade de nutrientes e um aumento para a parte aérea sob baixa disponibilidade de luz (DALE & CAUSTON, 1992). Com exceção de INOUE & TORRES (1980), os demais estudos analisados com araucária não encontraram diferenças na razão de massa entre raiz e parte aérea, em plântulas submetidas a diferentes níveis de irradiância (DUARTE & DILLENBURG, 2000 e FRANCO, 2003). Neste trabalho, porém, o único tratamento que diferiu significativamente dos demais foi nI, o que demonstra um efeito interativo entre luz e nutrientes, uma vez que a menor disponibilidade de nutrientes só acarretou uma maior razão de massa entre raiz e parte aérea quando a disponibilidade de luz era alta. Da mesma forma, podemos dizer que a maior disponibilidade de luz só gerou um incremento nesta razão quando o nível de nutrientes era baixo.

6-CONCLUSÕES

Em termos de biomassa, o sombreamento intenso resultou em menor crescimento global das plantas, enquanto os baixos níveis de nutrientes impostos neste experimento não resultaram em limitações ao crescimento destas. O padrão de crescimento, no entanto, foi afetado tanto pela disponibilidade de luz quanto de nutrientes. A exemplo disto, podemos citar o crescimento em altura, o diâmetro de base, o estiolamento (medido através da razão entre a altura da planta e o diâmetro de base), as razões de biomassa entre raiz e parte aérea, o comprimento da raiz principal e das raízes de primeira ordem e a razão de comprimento entre raiz lateral e a raiz principal. O acúmulo de clorofila tanto por unidade de massa quanto por unidade de área foliar também dependeu da interação dos dois fatores.

Embora nem todos os fatores analisados tenham sido afetados pela disponibilidade de nutrientes, todos que o foram (com exceção do estiolamento medido através da razão entre a altura da planta e o diâmetro de base), ocorreram sob alta irradiância, o que pode nos sugerir dois motivos pelos quais o nível nutricional não teve efeito no acúmulo de biomassa: ou as quantidades de nutrientes nos tratamentos ni e nI não eram baixas o suficiente e/ou a quantidade de luz, mesmo nos tratamentos de alta irradiância (NI e nI), foi baixa. Portanto, é necessário que este estudo seja complementado com outros, em que as limitações nutricionais sejam mais acentuadas, o que poderia ser feito reduzindo-se de forma mais acentuada a disponibilidade de nutrientes e/ou expondo as plantas a irradiâncias que não limitem o seu crescimento e, por consequência, a demanda nutricional.

Como pouco se sabe sobre a demanda nutricional da araucária, também poderiam ser aprofundados os estudos sobre a responsividade do crescimento da espécie a variações nas disponibilidades de diferentes macronutrientes, e até mesmo ser realizado um experimento similar ao do presente trabalho, porém, variando apenas um dos macronutrientes.

7- LITERATURA CITADA

ÁQUILA, M. E. A. & FERREIRA, A. G. (1984). Germinação de sementes escarificadas de *Araucaria angustifolia* em solo. *Ciência e Cultura*, 36 (9): 1583-1589.

BACKES, A. (1988). Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. no Brasil. *Pesquisas (Botânica)*, 39: 5-40.

BOARDMAN, N. K. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* 28, 355-377.

BREUNINGER, M., EINIG, W., MAGEL, E., CARDOSO, E. & HAMPP, R. (2000). Mycorrhiza of Brazil Pine (*Araucaria angustifolia* [Bert. O.Ktze.]). *Plant Biology*, 2: 4-10.

BROOKS, J. R., SPRUGEL, D. G. & HINCKLEY, T. M. (1996). The effects of light acclimation during and after foliage expansion on photosynthesis of *Abies amabilis* foliage within the canopy. *Oecologia*, 107: 21-32.

CALLAHAN, H. S. & PIGLIUCCI, M. (2002). Shaded- induced plasticity and its ecological significance in wild populations of *Arabidopsis thaliana*. *Ecology*, 83 (7): 1965-1980.

CARVALHO, P. E. R. (1994). Espécies Florestais Brasileiras. Recomendações Silviculturais, Potencialidades e Uso da Madeira. Pg. 70-78. EMBRAPA-PR.

CHAPIN, F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 233-260.

DALE, M. P. & CAUSTON, D. R. (1992). The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* e *V. officinalis*. III. Effects of shading on the phenology of biomass allocation – a field experiment. *J. Ecol.* 80, 505-515.

DE LUCIA, E. H.; SCHOETTLE, A. W.; SMOLANDER, H. & STENBERG, P. (1995). Photosynthetic light capture and processing from cell to canopy. *In: Resource Physiology of Conifers – Acquisition, allocation and utilization* (Eds. W. K. Smith & T. M. Hinckley). Pg. 3-36. Academic Press.

DUARTE, L. S. & DILLENBURG, L. R. (2000). Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. *Australian Journal of Botany*, 48: 531-537.

DUARTE, L. S.; DILLENBURG, L. R. & ROSA, L. M. G. (2002). Assessing the role of light availability on the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany*, 50 (6): 741-751.

EICKMEIER, W. G. & SCHUSSLER, E. E. (1993). Responses of the spring ephemeral *Claytonia virginica* L. to light and nutrient manipulations and implications for the "vernal-dam" hypothesis. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120 (2): 157-165.

FAJER, E. D.; BOWERS, M. D. & BAZZAZ, F. A. (1992). The effect of nutrients and enriched CO₂ environments on production of carbon-based allelochemicals in *Plantago*: a test of the carbon/nutrient balance hypothesis. *Am. Nat.* 140 (4): 707-723.

FERREIRA, A. G. & HANDRO, W. (1979). Aspects of seed germination in *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Revista Brasileira de Botânica*, 2: 7-13.

FETCHER, N.; HAINES, B. L.; CORDERO, R. A.; LODGE, D. J.; WALKER, L. R.; FERNÁNDEZ, D. S. & LAWRENCE, W. T. (1996). Responses of tropical plants to nutrients and light on a landslide in Puerto Rico. *Journal of Ecology*, 84, 331-341.

FIELD, C. & MOONEY, H. A. (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants, pp. 25-55. *In: GIVNISH, T. J. [ed.], On the economy of plant form and function.* Cambridge University Press, New York.

FRANCO, A. M. S. & DILLENBURG, L. R. (2003). Plasticidade fenotípica em *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta à disponibilidade de luz e água. Porto Alegre: UFRGS. 99 p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

FRANCO, E. T. H. & FERREIRA, A. G. (1987). Germinação e desenvolvimento inicial de *Araucaria angustifolia*. *Acta Florestal Brasileira*, Curitiba, 2: 32-45.

FRIEND, A. L.; EIDE, M. R. & HINCKLEY, T. M. (1990). Nitrogen stress alter proliferation in Douglas-fir seedlings. *CAN. J. FOR. RES.* 20: 1524-1529.

HENRY, H. A. L. & AARSEN, L. W. (1997). On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos*, 80 (3): 575-582.

HIROSE, T. & BAZZAZ, F. A. (1998). Trade-off between light and nitrogen-use efficiency in canopy photosynthesis. *Annals of Botany*, 82: 195-202.

HUECK, K. (1972). As Florestas da América do Sul – Ecologia, composição e importância econômica, pg. 206-239. Ed. Polígono – São Paulo.

IASON, G. & HESTER, A. (1993). The response of heather (*Calluna vulgaris*) to shade and nutrients – predicts of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Journal of Ecology*, 81: 75-80.

INGESTAD, T. (1979). Nitrogen stress in birch seedlings. II. N, K, P, Ca, and Mg nutrition. *Physiol. Plant*, 45: 149-157.

INGESTAD, T. & KÄHR, M. (1985). Nutrition and growth of coniferous seedlings at varied relative nitrogen addition rate. *Physiol. Plant.*, 65: 109-116.

ILLENSEER, R. & PAULILO, M. T. S. (2002). Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. *Acta bot. bras.* 16 (4): 385-394.

INOUE, M. T. & TORRES, D. V. (1980). Comportamento do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em dependência da intensidade luminosa. *Revista Floresta* 11 (1): 7-11.

INOUE, M. T.; GALVÃO, F. & TORRES, D. V. (1979). Estudo ecofisiológico sobre *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze.: Fotossíntese em dependência à luz no estágio juvenil. *Revista Floresta* 10 (1): 5-9.

JACKSON, L. E. & BLOOM, A. J. (1990). Root distribution in relation to soil nitrogen availability in field-grown tomatoes. *Plant and Soil*, 128: 115-126.

KITAJIMA, K. (1996). Ecophysiology of tropical tree seedlings. Pp. 559-597. In: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith (Eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.

KLEIN, R. M. (1960). O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia - Anais Botânicos do HBR* 12 : 17-51.

KNUDSON, L. L.; TIBBILIS, T. W. & EDWARDS, G. E. (1977). Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiology*, 60: 606-608.

KOLB, T. E.; STEINER, K. C.; McCORMICK, L. H. & BOWERSOX, T. W. (1990). Growth response of northern red-oak and yellow-poplar seedlings to light, soil moisture and nutrients in relation to ecological strategy. *Forest Ecology and Management*, 38, 65-78.

LEVERENZ, J. W. & JARVIS, P. G. (1980). Photosynthesis in sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong) Carr.) x Acclimation to quantum flux density within and between trees. *J. Appl. Ecol.* 17: 697-708.

LONGSTRETH, D. J. & MASON, C. B. (1984). The effect of light on growth and dry matter allocation patterns of *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. Bot. Gaz. 145 (1): 105-109.

MARTINO, S. (1970). O pinheiro brasileiro. Ministério da Agricultura, IBDF, Rio Grande do Sul.

MEZIANE, D. & SHIPLEY, B. (1999). Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. Plant, Cell and Environment, 22: 447-459.

MÓSENA, M. & DILLENBURG, L.R. (2000). Crescimento inicial do pinheiro brasileiro (*Araucaria angustifolia* [Bert.] O. Ktze) em resposta à compactação e à baixa disponibilidade de água no solo. Porto Alegre: UFRGS. 103 p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

PEARCY, R. W. & SIMS, D. A. (1994). Photosynthetic acclimation to changing light environments. In: Ecophysiological Processes Above and Bellowground (Eds: M. M. Caldwell & R. W. Pearcy).

PEREIRA, E. G.; SIQUEIRA, J. O.; DO VALE, F. R. & MOREIRA, F. M. S. (1996). Influência do nitrogênio mineral no crescimento e colonização micorrízica de mudas de árvores. Pesq. Agropec. Bras. 31 (9): 653-662.

POWELSON, R. A. & LIEFFERS, V. J. (1992). Effect of light and nutrient on biomass allocation in *Calamagrostis canadensis*. Ecography 15 (1): 31-36.

PRANGE, P. W. (1964). Estudo de conservação do poder germinativo das sementes de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. Anuário Brasileiro de Economia Florestal, 16 (6): 43-53.

RADWAN, M. A., DeBELL, D. S. & WILCOX, J. E. (1990). Influence of family and nitrogen fertilizer on growth and nutrition of western hemlock seedlings. Res. Pap. PNW-RP-426. Portland, OR: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 10p.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. (2001). *Biologia Vegetal*. 6ªed. Guanabara Koogan – Rio de Janeiro, RJ.

REITZ, R. & KLEIN, R. M. (1966). Araucariáceas. *Flora Ilustrada Catarinense*, pg. 3-55. Itajaí – SC.

REITZ, R.; KLEIN, R. M. & REIS, A. (1966). Projeto Madeira de Santa Catarina, pg. 243-251. *Herbário Barbosa Rodrigues*. Itajaí – SC.

REITZ, R.; KLEIN, R. M. & REIS, A. (1978). Projeto Madeira de Santa Catarina, pg. 48-55. *Herbário Barbosa Rodrigues*. Itajaí – SC.

REITZ, R.; KLEIN, R. M. & REIS, A. (1983). Projeto Madeira Do Rio Grande Do Sul. *Sellowia – Anais Botânicos do HBR* 34-35 : 4-17; 395-404.

RICE, S. A. & BAZZAZ, F. A. (1989). Growth consequences of plasticity of plant traits in response to light conditions. *Oecologia*, 78: 508-512.

RIDDOCH, I.; LEHTO, T. & GRACE, J. (1991). Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply. *New Phytol.* 119: 137-147.

RIZZINI, C. T. (1971). *Árvores e Madeiras Úteis do Brasil – Manual de Dendrologia Brasileira*, pg. 30-34. Ed. Edgard Blucher – SP.

RYSER, P. & EEK, L. (2000). Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany*, 87: 402-411.

- SALISBURY, F. B. & ROSS, C. W. (1992). Plant Physiology. 4^a ed. Wadsworth, Belmont.
- SHAMSI, S. R. A. & WHITEHEAD, F. H. (1974). Comparative eco-physiology of *Epilobium hirsutum* L. and *Lythrum salicaria* L. II. Growth and development in relation to light. J. Ecol., 62: 14-17.
- SHERIFF, D. W. & NAMBIAR, E. K. S. (1991). Nitrogen nutrition, growth and gas exchange in *Eucalyptus globulus* Labill. seedlings. Aust. J. Plant Physiol., 18: 37-52.
- SIMÕES, J. W. (1973). Efeitos da Omissão de Nutrientes na Alimentação Mineral do Pinheiro do Paraná *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. Cultivada em Vaso. In: Anais do II Congresso Florestal Brasileiro, pg 112-121. FIEP – Curitiba – PR.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. (2002). Plant Physiology. 3^a ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachussets.
- THOMPSON, W. A.; KRIEDEMANN, P.E. & CRAIG, I. E. (1992). Photosynthetic response to light and nutrients in Sun-tolerant and Shade-tolerant rainforest trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. Aust. J. Plant Physiol. 19: 1-18.
- WALTERS, M. B.; KRUGER, E. L. & REICH, P. B. (1993). Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hard wood seedling in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. Oecologia, 94: 7-16.
- WINTERMANS, J. F. G. M. e DeMOIS, A. (1965). Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. Biochim. Biophys. Acta, 109: 448-453.
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B. & WESTOBY, M. (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 15: 423-434.

WRIGHT, I. J., WESTOBY, M. & REICH, P. B. (2002). Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 90: 534-543.

ZANDAVALLI, R. B. & DILLENBURG, L. R. (1999). Estudos preliminares com micorrizas em *Araucaria angustifolia*. Monografia com ênfase Botânica, Instituto de Biociências, Porto Alegre, UFRGS, 42p.

ZANDAVALLI, R. B. & DILLENBURG, L. R. (2001). Aspectos ecológicos e fisiológicos de micorrizas em *Araucaria angustifolia* (Bertolini) Otto Kuntze. Dissertação de Mestrado em Botânica, Instituto de Biociências, Porto Alegre, UFRGS, 94p.

8- ANEXOS

Anexo 1 - Análise estatística da altura final

Comparações	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	= 0,435
Interação	= 0,004
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,133
Nível de nutriente dentro do sol	= 0,007
Nível de luz dentro do alto	< 0,001
Nível de luz dentro do baixo	< 0,037

Anexo 2 - Análise estatística do comprimento final

Comparações	p
ANOVA on Ranks	< 0,001
Sol-alto vs. sombra-alto	< 0,05
Sol-alto vs. sol-baixo	> 0,05
Sol-baixo vs. sombra-baixo	< 0,05
Sombra-baixo vs. sombra-alto	> 0,05

Anexo 3 - Análise estatística do diâmetro final

Comparações	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	= 0,009
Interação	= 0,171
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,370
Nível de nutriente dentro do sol	= 0,004
Nível de luz dentro do alto	< 0,001
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001

Anexo 4 - Análise estatística do estiolamento final avaliado através da razão entre a altura da planta e o diâmetro de base

Comparações	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	= 0,111
Interação	= 0,003
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,002
Nível de nutriente dentro do sol	= 0,279
Nível de luz dentro do alto	< 0,001
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001

Anexo 5 - Análise estatística do estiolamento avaliado através da razão entre a altura final da planta e a biomassa da parte aérea

Comparações	p
ANOVA on Ranks	< 0,001
Sol-alto vs. sombra-alto	< 0,05
Sol-alto vs. sol-baixo	>0,05
Sol-baixo vs. sombra-baixo	< 0,05
Sombra-baixo vs. sombra-alto	> 0,05

Anexo 6 - Análise estatística do grau de ramificação da parte aérea

Comparações	p
ANOVA on Ranks	< 0,001
Sol-alto vs. sombra-alto	< 0,05
Sol-alto vs. sol-baixo	>0,05
Sol-baixo vs. sombra-baixo	< 0,05
Sombra-baixo vs. sombra-alto	> 0,05

Anexo 7 - Análise estatística da área foliar específica

Comparações	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	= 0,243
Interação	= 0,458
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,768
Nível de nutriente dentro do sol	= 0,161
Nível de luz dentro do alto	< 0,001
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001

Anexo 8 - Análise estatística das clorofilas a, b e total medidas por unidade de massa foliar

Comparações - clorofila a	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	< 0,001
Interação	= 0,095
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,191
Nível de nutriente dentro do sol	< 0,001
Nível de luz dentro do alto	= 0,001
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001
Comparações - clorofila b	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	= 0,015
Interação	= 0,128
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,501

Nível de nutriente dentro do sol	= 0,005
Nível de luz dentro do alto	= 0,018
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001
Comparações – clorofila total	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	< 0,001
Interação	= 0,007
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,064
Nível de nutriente dentro do sol	< 0,001
Nível de luz dentro do alto	< 0,001
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001

Anexo 9 - Análise estatística das clorofilas a, b e total medidas por unidade de área

Comparações – clorofila a	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	= 0,938
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	= 0,002
Interação	= 0,106
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,262
Nível de nutriente dentro do sol	< 0,001
Nível de luz dentro do alto	= 0,287
Nível de luz dentro do baixo	= 0,215
Comparações – clorofila b	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	= 0,665
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	= 0,009
Interação	= 0,133
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,413
Nível de nutriente dentro do sol	= 0,003
Nível de luz dentro do alto	= 0,456
Nível de luz dentro do baixo	= 0,159
Comparações – clorofila total	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	= 0,790
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	< 0,001
Interação	= 0,024
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,137
Nível de nutriente dentro do sol	< 0,001
Nível de luz dentro do alto	= 0,161
Nível de luz dentro do baixo	= 0,064

Anexo 10 – Análise estatística da razão de clorofila a/b

Comparações	p
ANOVA on Ranks	= 0,373

Anexo 11 – Análise estatística do comprimento da raiz principal

Comparações	p
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	= 0,131
Interação	= 0,036
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,669
Nível de nutriente dentro do sol	= 0,010
Nível de luz dentro do alto	= 0,208
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001

Anexo 12 - Análise estatística do comprimento da raiz de primeira ordem

*Comparações	P
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	< 0,001
Interação	= 0,001
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,072
Nível de nutriente dentro do sol	< 0,001
Nível de luz dentro do alto	< 0,001
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001

* Dados transformados (log10)

Anexo 13 – Análise estatística da razão entre o comprimento das raízes laterais e a raiz principal

Comparações	p
ANOVA on Ranks	< 0,001
Sol-alto vs. sombra-alto	< 0,05
Sol-alto vs. sol-baixo	> 0,05
Sol-baixo vs. sombra-baixo	< 0,05
Sombra-baixo vs. sombra-alto	> 0,05

Anexo 14 – Análise estatística da razão entre a biomassa das raízes laterais e a raiz principal

Comparações	p
ANOVA on Ranks	< 0,001
Sol-alto vs. sombra-alto	< 0,05
Sol-alto vs. sol-baixo	> 0,05
Sol-baixo vs. sombra-baixo	< 0,05
Sombra-baixo vs. sombra-alto	> 0,05

Anexo 15 – Análise estatística da razão entre a biomassa total das raízes e a parte aérea

Comparações	P
Nível de luz (sombra vs. sol)	< 0,001
Nível de nutriente (baixo vs. alto)	< 0,001
Interação	< 0,001
Nível de nutriente dentro da sombra	= 0,096
Nível de nutriente dentro do sol	< 0,001
Nível de luz dentro do alto	= 0,454
Nível de luz dentro do baixo	< 0,001

Anexo 16 – Análise estatística do acúmulo de massa seca

Comparações*	p
ANOVA on Ranks	< 0,001
Sol-alto vs. sombra-alto	< 0,05
Sol-alto vs. sol-baixo	> 0,05
Sol-baixo vs. sombra-baixo	< 0,05
Sombra-baixo vs. sombra-alto	> 0,05

* Válido para a massa total das raízes, da parte aérea, total da planta, da raiz principal, das raízes de primeira ordem e das raízes de segunda ordem.