

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

TESE DE DOUTORADO

Mecanismos ecofisiológicos envolvidos no processo de estabelecimento da
Araucaria angustifolia e na sua atuação como planta nucleadora nos campos do
Planalto Nordeste do Rio Grande do Sul

Carla Ledi Korndörfer

Orientadora: Lúcia Rebello Dillenburg

Co-orientador: Leandro da Silva Duarte

Tese apresentada como um dos requisitos para a obtenção
do título de Doutora em Botânica.

Porto Alegre

Fevereiro de 2012

AGRADECIMENTOS

São tantas pessoas para agradecer que se eu me esquecer de alguém, por favor, me perdoe!

À minha orientadora Lúcia Rebello Dillenburg, pela paciência, pela confiança, pelas idéias e por toda a ajuda nos momentos mais importantes e decisivos! Muito obrigada !!

Ao meu co-orientador Leandro da Silva Duarte, pela a ajuda, pelas idéias e por sempre fazer com que tudo parecesse ser muito simples, mesmo eu nunca entendendo muito bem! Obrigada!

Ao Gustavo Waclawovsky, por toda a ajuda nos trabalhos de campo, sem você eu não teria conseguido! Obrigada meu amor!

À minha família por todo o amor e paciência!!

Aos meus amigos (quase irmãos) Luciano da Silva Figueireido e Tatiana Löwe, pela ajuda nos trabalhos de campo e de laboratório, pelo apoio, pela presença, pela paciência, enfim, por tudo!

Às amigas Paula Braga Fagundes e Fernanda Alabarce pelas ajudas no campo e no laboratório, por terem me ajudado a carregar vasos, tonéis, sacos..., tantas vezes, que nem me lembro mais!! Ao Márcio pela ajuda no laboratório e também por todo o trabalho braçal !! À amiga Tanise Sausen pelo apoio e conversas! À Francine Cassana pela troca de idéias no laboratório!

Aos meus queridos amigos do LaviGeae da Unisinos, ao Alex Borba Duarte pela grande ajuda no plantio dos 900 pinhões (nunca vou esquecer), ao Thièrs Wilberger pela amizade, por ter me dado pouso toda vez que eu precisava pegar a Kombi em algum lugar de Porto Alegre e pela ajuda sempre que precisei! À Cristine Trevisan pelas conversas e por ter me ensinado onde era o freio de mão da Kombi!!!

À minha querida Tânia L. Dutra por ter me mostrado o caminho e sempre ter acreditado em mim!! Muito obrigada!!

À Vicky por toda a alegria!

Aos queridos motoristas Seu Darcy, Osvaldo Xiru e Seu Luiz pela ajuda no campo e o sorriso no rosto!

Ao professor Valério Pillar pelo empréstimo da Kombi.

Ao Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) pelo financiamento da primeira parte deste trabalho.

À CAPES pela bolsa concedida.

Qualquer caminho é apenas um caminho e não constitui insulto algum, para si mesmo ou para os outros, abandoná-lo quando assim ordena o seu coração. (...) Olhe cada caminho com cuidado e atenção. Tente-o tantas vezes quantas julgar necessárias.... Então, faça a si mesmo e apenas a si mesmo uma pergunta: possui esse caminho um coração? Em caso afirmativo, o caminho é bom. Caso contrário, esse caminho não possui importância alguma.

Carlos Castañeda,
The Teachings of Don Juan

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO 1 - ASSESSING THE POTENTIAL OF <i>Araucaria angustifolia</i> AS A NURSE PLANT IN THE GRASSLANDS OF SOUTHERN BRAZIL	18
ABSTRACT.....	19
INTRODUCTION.....	20
STUDY SITE.....	22
METHODS.....	22
Sampling procedures.....	22
Seedling survey.....	23
Microclimate and canopy openness.....	23
Soil characterization.....	24
Data analyses.....	25
RESULTS.....	26
Seedling distribution.....	26
Microclimate and canopy openness.....	26
Soil conditions.....	27
DISCUSSION.....	28
Nurse effects on microclimate.....	28
Nurse shading.....	29
Nurse effects on soil moisture and nutrients.....	29
<i>Araucaria</i> as an effective nurse species in the grassland vegetation.....	31
ACKNOWLEDGEMENTS.....	31
REFERENCES.....	32

CAPÍTULO 2 – EFEITO DA INTERAÇÃO PLANTA-SOLO NO RECRUTAMENTO E CRESCIMENTO INICIAL DA <i>Araucaria angustifolia</i>	43
RESUMO.....	44
ABSTRACT.....	46
INTRODUÇÃO.....	47
MATERIAL E MÉTODOS.....	50
<i>Avaliação do recrutamento e crescimento inicial da Araucaria sob a copa de indivíduos coespecíficos, arbustos isolados no campo e nas áreas campestres abertas</i>	50
Local de estudo.....	50
Coleta e tratamento dos pinhões.....	50
Delineamento amostral.....	51
Acompanhamento do recrutamento e crescimento da parte aérea.....	52
<i>Avaliação do crescimento inicial de plântulas de Araucaria quando cultivadas em solo coletado embaixo da copa de adultos co-específicos, da copa de Baccharis e em áreas campestres abertas</i>	52
Coleta e tratamento dos pinhões.....	52
Condições de cultivo.....	53
Substrato de cultivo.....	57
Delineamento experimental.....	59
Acompanhamento do crescimento da parte aérea.....	59
Avaliações finais.....	60
Avaliação do efeito Planta-Solo Feedback (PSF).....	61
Análise dos dados.....	61
RESULTADOS.....	62
<i>Recrutamento e crescimento inicial da Araucaria sob a copa de indivíduos isolados e nas áreas campestres abertas</i>	62

<i>Efeito da inoculação do substrato de cultivo com solos de diferentes origens no crescimento inicial de plântulas de Araucaria</i>	64
DISCUSSÃO	72
CONCLUSÕES	77
REFERÊNCIAS	77
CONSIDERAÇÕES FINAIS	82
REFERÊNCIAS	83

RELAÇÃO DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Table 1: Microclimatic characteristics under the canopies of *Araucaria* and *Bacharis* and in the open field. Data are means (\pm SE). Different small letters indicate significant differences in the rows ($P < 0.05$). Air temperature and relative humidity values were monitored for five consecutive days in the summer 2009.....39

Table 2: Chemical characteristics of the soil under the nurse plants (nurse = mean of *Araucaria* and *Baccharis*) and in the open field.....40

CAPÍTULO 2

Tabela 1: Valores de temperatura média ($^{\circ}$ C) para a cidade de Porto Alegre (RS), durante o período do experimento. Dados obtidos do Oitavo Distrito de Meteorologia (8 $^{\circ}$ Disme).....56

Tabela 2: Análise química do substrato de cultivo com inóculo de solo de diferentes origens (ambiente) submetidos a dois tratamentos de esterilização (esterilizado e não esterilizado) antes do plantio (pré-plantio) e depois do plantio (pós-plantio) das plantas de *Araucaria angustifolia*. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras maiúsculas foram significativamente diferentes entre os ambientes e médias (\pm erro padrão) seguidas de letras minúsculas foram significativamente diferentes entre os tratamentos ($P \leq 0.05$).....67

Tabela 3: Análise nutricional da parte aérea das plantas de *Araucaria angustifolia* plantadas em substrato com inóculo de solo de diferentes origens (ambiente) e submetido a dois tratamentos (esterilizado e não-esterilizado). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras maiúsculas foram significativamente diferentes entre os ambientes e médias (\pm erro padrão) seguidas de letras

minúsculas foram significativamente diferentes entre os tratamentos de esterilização ($P \leq 0.05$).....68

Tabela 4: Parâmetros de crescimento das plantas de *Araucaria angustifolia* cultivadas em substrato com inóculo de solo de diferentes origens (ambiente) submetidos a dois tratamentos (esterilizado e não esterilizado). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras maiúsculas distintas indicam diferenças entre os ambientes e letras minúsculas entre os tratamentos ($P \leq 0.05$).....69

RELAÇÃO DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Fig. 1. Daily variation of minimum (A), mean (B), maximum (C) air temperature and relative humidity and the minimum (D), mean (E), maximum (F) vapour pressure deficit under the canopy of *Araucaria angustifolia* (circles), *Baccharis uncinella* (triangles) and in the open field (squares). Data are means \pm SE and represent the record of each hour during five consecutive days in the summer 2009.....41

Fig. 2. Chemical characteristics of the soil under the canopy of *Araucaria angustifolia* and *Baccharis uncinella*. Data are means \pm SE and represent the differences of a given parameter value under the canopy and in the adjacent open space. The *P* values correspond to the comparisons of the mean differences.....42

CAPÍTULO 2

Figura 1: Espaço aberto na Universidade Federal do Rio Grande do Sul onde foram mantidas as plantas no período de 10 de dezembro de 2010 a 22 de setembro de 2011. Os vasos foram mantidos sob uma estrutura de madeira com 2 m de altura, aberta nas laterais e com uma tela de sombrite com redução de 50% da radiação solar na porção superior. Os vasos ficaram acomodados sobre estrados de madeira rentes ao nível do chão. Os vasos ficaram acondicionados sobre grades de madeira rentes ao nível do chão.....55

Figura 2: Representação da disposição dos substratos areia + inóculo (250 g) + areia em um recipiente de cultivo.....58

Figura 3: Número total de diásporos e/ou plântulas de *Araucaria* presentes sob a copa de coespecíficos, sob a copa de *Baccharis* e no campo aberto durante sete levantamentos realizados ao longo do experimento. A seta indica o início da germinação.....63

Figura 4: Efeito planta-solo feedback das plantas de *Araucaria angustifolia* cultivadas em substrato com inóculo de solo de diferentes origens submetidos a dois tratamentos (esterilizado e não esterilizado). Os valores são médias (\pm erro padrão) e foram obtidos através do cálculo da biomassa total das plantas cultivadas em substrato com inóculo não esterilizado – biomassa total das plantas cultivadas em substrato com inóculo esterilizado / biomassa total das plantas cultivadas em substrato com inóculo esterilizado ($P \leq 0.05$).....71

INTRODUÇÃO GERAL

A expansão da floresta sobre os campos é um fenômeno natural que vem ocorrendo em diversas partes do mundo, em decorrência, principalmente, de mudanças no regime de pastoreio e fogo e de mudanças climáticas globais, como o aumento do CO₂ atmosférico (Polley 1997; Scholes & Archer 1997; Bond & Midgley 2000; Bond *et al.* 2003). As mudanças nas práticas de fogo e pastoreio vêm alterando a fisionomia dos campos sulinos, uma vez que, em locais onde estes distúrbios não ocorrem, a floresta está naturalmente expandindo sobre o campo, e, conseqüentemente, alterando a biodiversidade deste bioma (Oliveira & Pillar 2004; Overbeck *et al.* 2007). Estudos palinológicos (Behling *et al.* 2004) e análises dendrocronológicas (Silva *et al.* 2009) e com ¹⁴C e $\delta^{13}\text{C}$ (Dümig *et al.* 2008) indicam que a expansão da Floresta com Araucária sobre os campos no sul do Brasil vem ocorrendo a mais de 1000 anos.

A ocupação de áreas abertas por floresta pode ocorrer gradativamente, quando a mata cresce radialmente a partir da borda, ou aos saltos, através da nucleação (sensu Yarranton & Morrison 1974) (Klein 1960, Oliveira & Pillar). O processo de agregação de novas espécies a partir da presença facilitadora de outra, foi denominado inicialmente por Yarranton & Morrison (1974) de nucleação. Neste processo dois mecanismos ecológicos distintos podem estar envolvidos: o efeito poleiro e/ou o efeito berçário (Pausas *et al.* 2006). Para que a colonização de espécies florestais em áreas abertas (campestres) ocorra efetivamente, as sementes da floresta precisam ser dispersas para o campo e encontrar um lugar adequado para germinar. Por isso, quando ambos os mecanismos (poleiro e berçário) atuam simultaneamente, as chances do recrutamento e estabelecimento de plântulas sob as espécies nucleadoras são maiores (Guevara *et al.* 1992; Flores & Jurado 2003; Duarte *et al.* 2007).

A espécie *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Ktze (Araucariaceae), encontra-se, no Rio Grande do Sul, principalmente no planalto leste e norte do Estado (Hueck 1972). A espécie é componente importante da Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária) e ocupava, até o

início do século XX, uma extensão de aproximadamente 200 mil quilômetros quadrados (Carvalho 1994). Como resultado da ampla devastação ocorrida no passado e da fraca reposição da espécie em programas de reflorestamento, restam hoje apenas cerca de 2% da mata original e, desde 1992, a espécie encontra-se classificada como vulnerável na lista de espécies ameaçadas de extinção (IBAMA, 1992). Segundo a IUCN (2006), a espécie hoje se encontra criticamente em perigo.

Estudos recentes vêm demonstrando a importância da *Araucaria* como espécie nucleadora, tanto pelo seu efeito poleiro quanto pelo seu potencial como planta-berçário no estabelecimento de espécies da floresta nos campos do planalto nordeste do Rio Grande do Sul (Duarte *et al.* 2006a; 2007; Dos Santos 2008; Duarte *et al.* 2010). No entanto, os mecanismos envolvidos neste papel facilitador da espécie, até o presente momento, ainda não foram investigados. Assim, o primeiro capítulo avalia o papel da *Araucaria* como planta-berçário para o estabelecimento de espécies da floresta na matriz campestre.

Em zonas de contato de Floresta com Araucária e campos, existe um local onde ela melhor é recrutada? Nos campos do planalto nordeste do Estado, a *Araucaria* é a espécie isolada no campo que mais apresenta plântulas e juvenis florestais sob sua copa (Duarte *et al.* 2006); entretanto, é muito rara a sua presença como plântula abaixo da copa de coespecíficos, apesar de ter sido observada a sua ocorrência sob a copa de *Pinnus elliotti*, em afloramentos rochosos, na borda da mata e no campo aberto, tanto no estágio de plântula quanto no estágio juvenil e adulto (Duarte *et al.* 2006, Carlucci *et al.* 2011, C. Korndörfer, observação pessoal). Desta forma, uma parte do segundo capítulo verifica qual o ambiente que a *Araucaria* melhor é recrutada.

Para explicar a dinâmica de recrutamento e estabelecimento de espécies vegetais em um determinado local, Lambers *et al.* (2008) descreveram a passagem das espécies vegetais por três filtros, o histórico, associado à chegada ou não do propágulo ao local considerado, ou seja, relacionado com a dispersão, o fisiológico e o biótico, estes dois últimos associados à aptidão das espécies que ali chegaram frente aos fatores abióticos e às interações intra e interespecíficas,

respectivamente. No caso da *Araucaria*, estudos demonstraram que a dispersão zoocórica, juntamente com a predação, representa o primeiro filtro para o sucesso no recrutamento de novos indivíduos, uma vez que, a intensa predação pós-dispersão, observada nestes trabalhos, foi apontada como um fator negativo para o recrutamento da espécie (Iob & Viera 2008, Vieira & Iob 2009, Brum *et al.* 2010).

O modelo de Janzen-Conell, proposto na década de 70, argumenta que existe uma maior concentração de inimigos naturais (predadores e patógenos) especialistas próximo das plantas-mãe, assim, sementes e plântulas coespecíficas próximas à mãe são mais propensas à morte, prevalecendo, então, os heteroespecíficos. Como já mencionado anteriormente, é muito rara a presença da *Araucaria* como plântula abaixo da copa de coespecíficos, assim, além da predação e da remoção como fatores responsáveis por este fato, o segundo capítulo avalia o papel das características do solo, ou seja, da interação planta-solo no recrutamento da espécie.

REFERÊNCIAS

- BEHLING, H., PILLAR, V.D., ORLÓCI, L. & BAUERMANN, S.G. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203, 277-297, 2004.
- BOND, W.J. & MIDGLEY, G.F. A proposed CO₂ – controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology* 6, 865-869, 2000.
- BOND, W.J., MIDGLEY, G.F. & WOODWARD, F.I. The importance of low atmospheric CO₂ and fire in promoting the spread of grasslands and savannas. *Global Change Biology* 9, 973-982, 2003.
- BRUM, F.T.; DUARTE, L.S. & HARTZ, S.M. Seed removal patterns by vertebrates in different successional stages of *Araucaria* forest advancing over southern Brazilian grasslands. *Community Ecology* 11(1), 35-40, 2010.
- CARLUCCI, M.B.; DUARTE, L.S & PILLAR, V.D. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science* 22, 111-119, 2011.
- CARVALHO, P.E.R. Espécies florestais brasileiras. Recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Embrapa/CNPq, 1994. 639p.
- DOS SANTOS, M.M.G. Chuva de sementes e estabelecimento de plântulas de espécies lenhosas florestais em mosaicos de floresta com Araucária e campos no sul do Brasil. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre, 2008.
- DUARTE, L.S., DOS SANTOS, M.M.G., HARTZ, S.M. & PILLAR, V.D. Role of nurse plants in *Araucaria* Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31, 520-528, 2006.

- DUARTE, L.S., CARLUCCI, M.B., HARTZ, S.M. & PILLAR, V.D. Plant dispersal strategies and the colonization of *Araucaria* forest patches in a grassland-forest mosaic. *Journal of Vegetation Science* 18, 847-858, 2007.
- DUARTE, L.S., HOFMANN, G.S., DOS SANTOS, M.M.G, HARTZ, S.M. & PILLAR, V.D. Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 21, 462-271, 2010.
- DÜMIG, A., SCHAD, P., RUMPEL, C., DIGNAC, M.F. & KÖGEL-KNABNER, I. *Araucaria* forest expansion on grassland in the southern Brazilian highlands as revealed by ^{14}C and $\delta^{13}\text{C}$ studies. *Geoderma* 145, 143-157, 2008.
- FLORES, J. & JURADO, E. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14, 911-916, 2003.
- GUEVARA, S., MEAVE, J., MORENO-CASASOLA, P. & LABORDE, J. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3, 655-664, 1992.
- HUECK, K. As florestas da América do Sul. Ecologia, composição e importância econômica. São Paulo, Polígono, Editora da Universidade de Brasília, 1972.466p.
- IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). Lista da flora ameaçada de extinção. Portaria n. 37 N, 3 de abril de 1992.
- IOB, G. & VIEIRA, E.M. Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in the Brazilian *Araucaria* Forest: influence of deposition site and comparative role of small and 'large' mammals. *Plant Ecology*, 198 (2), 185-196, 2008.
- IUCN. www.iucn.org/themes/SSC/redlist2006/redlist2006.htm. 2006
- LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S & PONS, T.L. Plant physiological ecology. Springer. 2.ed. New York, 2008.

- OLIVEIRA, J.M. & PILLAR, V.D. Vegetation dynamics on mosaics of *Campos* and *Araucaria* forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* 5, 197-202, 2004.
- OVERBECK, G.E., MÜLLER, S.C., FIDELIS, A., PFADENHAUER, J., PILLAR, V.D., BLANCO, C.C., BOLDRINI, I.I., BOTH, R. & FORNECK, E.D. Brazil's neglected biome: the South Brazilian *Campos*. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 101-116, 2007.
- PAUSAS, J.G., BONET, A., MAESTRE, F.T. & CLIMENT, A. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologia* 29, 346-352, 2006.
- POLLEY H. W. Implications of rising atmospheric carbon dioxide concentration for rangelands. *Journal of Range Management* 50, 561-577, 1997.
- SCHOLES, R.J & ARCHER, S.R. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 517-544, 1997.
- SILVA, L.C.R, ANAND, M., OLIVEIRA, J.M. & PILLAR, V.D. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. *Global Change Biology* 15, 2387-2396, 2009.
- VIEIRA, E.M. & IOB, G. Dispersão e predação de sementes de *Araucaria angustifolia*, p. 85-95, 2009. In: Fonseca, C.R.; Souza, A.F.; Leal-Zanchet, A.M.; Dutra, T.L.; Backes, A. & Ganade, G. (eds.), Floresta com Araucária: Ecologia, Conservação e Desenvolvimento Sustentável. Holos, Editora, Ribeirão Preto.
- YARRANTON, G.A. & MORRISON, R.G. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* 62, 417-428, 1974.

CAPÍTULO 1

Assessing the potential of *Araucaria angustifolia* as a nurse plant in the grasslands of southern Brazil *

Carla L. Korndörfer, Lúcia R. Dillenburg & Leandro D. S. Duarte

Korndörfer, C. L. (clkorndorfer@yahoo.com.br) & **Dillenburg, L. R.** (Corresponding author, lucia.dillenburg@ufrgs.br): Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.+55 51 3308.7644 (Phone), +55 51 3308.7755 (Fax).

Duarte, L. D. S. (duarte.ldas@gmail.com): Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

* Submetido em Jan/2012 para a revista *Journal Vegetation Science*

Abstract

Questions: (1) Does *Araucaria angustifolia* modify the microclimate and soil conditions beneath its canopy, facilitating the expansion of forest species over the grasslands? (2) Are the microclimate and edaphic conditions under the canopy of *A. angustifolia* more favourable for tree seedling establishment than those under the canopy of *Baccharis uncinella*?

Location: *Araucaria* forest and *Campos* grassland mosaic in southern Brazilian highlands (29°28'52.04"S e 50°10'28.00"W).

Methods: Summer-time microclimate (temperature, relative humidity, and atmospheric vapour pressure deficit), and soil water and nutrient availabilities were measured beneath the canopies of isolated individuals of both species and in the open grassland.

Results: Mean and maximum daily temperatures were significantly higher in the open field than under *A. angustifolia* and *B. uncinella*, but did not differ between these two species. There were no differences in mean and maximum air humidity and in gravimetric soil water content among the three microenvironments (*A. angustifolia*, *B. uncinella* and open field). Soil under the nurse plants had higher concentration of most of the evaluated nutrients and a higher base saturation of CEC than soil in the open field. *Araucaria angustifolia* had a greater positive effect on the concentrations of N, K, P and Mg (measured by the difference from the open field) than *B. uncinella*.

Conclusions: Microclimate changes induced by the presence of these two potential nurse species on the grassland were not very distinct, but *A. angustifolia* had greater ameliorating effects on soil chemistry than did *B. uncinella*. In addition to the already reported perching effect of *A. angustifolia* in the process of forest nucleation, we suggest that it also plays an important role as a nurse species.

Key words: *Baccharis uncinella*; Brazilian pine; Facilitation; Forest nucleation; *Campos*; Microclimate.

Running head: *Araucaria angustifolia* as a nurse plant

INTRODUCTION

Woody vegetation may expand over natural grasslands from the forest edges or in jumps (Klein 1960; Oliveira & Pillar 2004). This last process, called forest nucleation (*sensu* Yarranton & Morrison 1974), can include two mechanisms: perching (plants being used as perches by seed dispersal birds) and/or nursing effects (Pausas et al. 2006). When these two act simultaneously, chances of seedling recruitment and establishment beneath nucleation species are higher (Guevara et al. 1992; Flores & Jurado 2003; Duarte et al. 2007). Nurse plants are those that ameliorate the microenvironment conditions beneath their canopies, favoring the establishment of seedlings from other species. The ameliorating conditions, widely described in the literature (e.g., Franco & Nobel 1989; Tewksbury & Lloyd 2001; Castro et al. 2002, 2004; Kos & Poschlod 2007; López et al. 2007; Benard & Toft 2008; Gómez-Aparicio et al. 2008), include reductions in air temperature, increases in water and nutrient availability, shading, and protection from grazing and trampling. The interaction between nurse plants and seedlings, a type of facilitation *sensu* Callaway (1995), has been widely studied in the last years (Flores & Jurado 2003; Padilla & Pugnaire 2006; Brooker et al. 2008; Drezner 2010) due to its important role in structuring plants communities: nurse plants increase environmental heterogeneity thus promoting the expansion of the realized niche (*sensu* Bruno et al. 2003) of the nursed species (Callaway 2007).

Although the expansion of woody vegetation over natural grasslands is a natural phenomenon, observed in many parts of the world, changes in grazing and fire regimes and global climate changes, such as increasing atmospheric CO₂, are accelerating this process (Polley 1997; Scholes & Archer 1997; Bond & Midgley 2000; Bond et al. 2003). The decrease in fire and grazing practices, for example, are leading to dramatic landscape changes in grasslands (*Campos*) from southern Brazil. Forests are expanding over this biome, whose biodiversity is being greatly affected (Oliveira & Pillar 2004; Overbeck et al. 2007).

Araucaria angustifolia (Bertol.) Ktze (Araucariaceae) is a South American conifer that reaches up to 50 m high and 2 m in diameter at breast height (Reitz et al. 1988). It is the dominant tree species in the upper canopy of the montane forests of the high altitude plateaus of southern Brazil (known as *Araucaria* forests), and has great economical and ecological importance. The associated fauna broadly uses its starch-rich seeds, and its high-quality wood was exploited to the limit in the first half of the twentieth century, almost exhausting the country's species reserves. The *Araucaria* forests often form mosaics with the adjacent grasslands, and also appear as gallery forests along streams and as forest islands on top of the hills (Rambo 1994).

Palynological evidences (Behling et al. 2004), as well as soil ^{14}C and $\delta^{13}\text{C}$ studies (Dümig et al. 2008) and dendrochronological analyses (Silva et al. 2009), have indicated that the montane *Araucaria* forests have been expanding over the adjacent grasslands in the last millennia. Recent studies have demonstrated the importance of *A. angustifolia* as a forest nucleation species in a grassland matrix of the high altitude plateaus of the southernmost state of Brazil, Rio Grande do Sul (Duarte et al. 2006a, 2007, 2010; Dos Santos 2011). A perching effect was clearly demonstrated in these studies, which also pointed to a potential facilitation effect of the species. However, the mechanisms involved in this facilitating role have not yet been investigated. The pioneer shrub species, *Baccharis uncinella* DC (Asteraceae), can reach 4 m in height, and forms extensive, pioneer shrublands in the process of forest succession (Pinheiro & Ganade 2009).

The objectives of this study were (1) to demonstrate the nursing effect of *A. angustifolia* in the establishment of forest species in the highland grassland/forest mosaics of northeastern Rio Grande do Sul, the southernmost state of Brazil; (2) to characterize some of the possible mechanisms by which it exerts this nursing effect; and (3) to compare its nursing effect with the one of the co-occurring shrub, *B. uncinella*. Based on these objectives, we posed two major questions are: (1) Does *Araucaria angustifolia* modify the microclimate and soil conditions

beneath its canopy, facilitating the expansion of forest species over the grasslands? (2) Are the microclimate and soil conditions under the canopy of *A. angustifolia* more favorable for tree seedling establishment than those under the canopy of *B. uncinella*?

STUDY SITE

The study was conducted in the Pró-Mata Research and Nature Conservation Centre (CPCN Pró-Mata). The Centre has 4,500 ha and is located in São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul State, Brazil (29°28'52.04"S e 50°10'28.00"W). The regional climate is classified according to the Köppen system as Cfb. The annual mean temperature is *c.* 14.5°C, with negative temperatures occurring from April to November, and high rainfall levels occurring throughout the year, amounting to an annual mean of 2252 mm (Backes 1999). Soils are generally acidic with low base saturation and high levels of exchangeable Al and organic matter (Streck et al. 2008). Vegetation is characterized by tall grasslands (*Campos*) intermingled with *Araucaria* forests. Cattle grazing and burning practices were terminated in 1993, allowing increasing regeneration of the forest and woody plant establishment in the grassland (Oliveira & Pillar 2004).

The study site was located in an area of approximately 78 ha of grasslands, surrounded by *Araucaria* forests, where a significant colonization of forest species in the grassland matrix was observed. Isolated individuals of the woody species *A. angustifolia*, *B. uncinella*, *Pinus elliotti* and *Myrceugenia euosma* were commonly found in the grassland areas. (Duarte et al. 2006a).

METHODS

Sampling procedures

Isolated trees of *A. angustifolia* and shrubs of *B. uncinella* (hereafter called *Araucaria* and *Baccharis* or only nurse plants) were randomly sampled in January 2009. We considered a tree to be isolated if it had no woody neighbor touching its crown. Starting from an arbitrarily defined initial point, we walked toward one predetermined cardinal point (N, S, E or W). The first isolated *Araucaria* or *Baccharis* to be found was sampled. For each individual, a point was marked in the open field 10 m away from its main stem and in the direction where the least number of others isolated woody plants could be seen. This sampling procedure was repeated until we marked 15 *Araucaria*, 15 *Baccharis*, and 15 points in the open away from *Araucaria* and 15 points in the open away from *Baccharis*, totaling 30 points in the open field. The mean (\pm SE) height and crown area of *Araucaria* were 6 m (\pm 0.34) and 48.80 m² (\pm 5.97), respectively, and for *Baccharis*, 2.05 m (\pm 0.07) and 6.39 m² (\pm 0.67), respectively. Treatments (*Araucaria*, *Baccharis* and open field) were organized into three blocks, separated from each other by 2 km. Each block included five *Araucaria*, five *Baccharis*, five points in the open near *Araucaria*, and five points in the open near *Baccharis*, totaling 20 sampling units per block, and 60 for the whole experiment.

Seedling survey

Beneath the crowns of both nurse species, the number of tree seedlings (up to 1 meter high) was counted. In the open field, this survey took place within a circle with a 10-m radius, centered in the sampling point.

Microclimate and canopy openness

The microclimate (temperature and air humidity) associated to the sampling points was assessed using 20 data loggers LOGBOX-RHT (NOVUS, Ltda, Porto Alegre, Brazil.). Temperature and air humidity were used to calculate the vapor pressure deficit (VPD) of the air. Data loggers were placed 80 cm from the ground, standing above the grassy vegetation in the open field. Under the canopies, data loggers were placed 70 cm away from the trunk. Data for each block were recorded every hour for five consecutive days in the summer of 2009. Measurements were made on 08-12 Mar 2009, 22-27 Feb 2009, and 01-05 Mar 2009, in blocks 1, 2 and 3, respectively. Daily means for mean, minimum, and maximum air temperature, humidity and VPD were based on all hourly measurements taken along five consecutive days. Mean values for each hour of the day were based on all measurements taken at a given hour along the five days. A few winter measurements were also taken in the same year, and since the results followed the same pattern as the summer measurements, only the summer results are being shown

The percentage of open canopy beneath the nurse plants was assessed with hemispherical photographs. Pictures were taken with a Nikon Coolpix 8700 camera, coupled with a fisheye lens FC-E9 (Raynox DCR-CF 185°- Pro Fisheye circular) in June 2010, 30 cm above the ground under the shrubs and 1.65 cm above the ground under the trees. The images were analyzed using the program Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer et al. 1999).

Soil characterization

Soil chemical characteristics were analyzed in all 60 sampling units. Five hundred grams of soil (composed of four subsamples) were taken from the upper 20 cm of soil below the canopies and on the open field with a shovel. Soil samples were placed in plastic bags and transported to the Analyses Laboratory of the Soil Department of the Federal University of Rio Grande do Sul. Soil variables were determined as follows: pH measured in water solution (1:1; v/v), P(mg/dm³) and

K(mg/dm³) based on the Mehlich I method; organic matter (OM %) obtained by sulfocromic solution oxidation with external heat, exchangeable Ca (cmol_c/dm³), Mg (cmol_c/dm³) and Al (cmol_c/dm³) extracted with KCl 1 mol L⁻¹; cation exchange capacity (CTC-cmol_c/dm³) at pH 7 and N determined by TKN–Kjeldahl/0,01% method. Soil samples for textural analysis were collected following the same methods used for chemical analyses. However, only 27 experimental units were sampled (9 *Araucaria*, 9 *Baccharis* and 9 open field, all randomly sampled). Soil samples for chemical analysis were collected in January 2009 (summer) and in August 2010 (winter), and for textural analysis, in October 2010.

In order to better summarize the information provided by the chemical analyses, we averaged, for each experimental unit, the soil parameter values obtained under *Araucaria* and *Baccharis* to generate what we called a nurse plant value. This value was then compared with the averaged value obtained from the two open field values associated to each experimental unit. In addition to absolute values, we also report the difference between the value reported below the canopy of *Araucaria* or *Baccharis* and that recorded in the adjacent open field for a given soil parameter, in order to compare the soil changes induced by the presence of the two woody species.

Soil moisture was estimated by gravimetric water content. Forty five samples (15 *Araucaria*, 15 *Baccharis* and 15 open field, randomly sampled) of 250 g soil (composed of four subsamples) were taken from the upper 20 cm of soil with a shovel in June 2010. Immediately after collection, samples were weighed to obtain the fresh mass (FM) and placed in plastic bags. Back in the lab, they were dried at 60°C for 24 hours to obtain the dry mass (DM). The gravimetric water content (GWC) was then calculated as (FM-DM)/DM.

Data analyses

Mean values for microclimate and soil parameters were compared using ANOVA (treatment and block effects) with randomization test. Probabilities in each test were based on 10,000 permutations (Pillar & Orłóci 1996). The euclidean distance was used as similarity measure among experimental units. For the microclimate parameters, the treatment factor in ANOVA included the three environments (*Araucaria*, *Baccharis* and open field). For the soil parameters, the two nurse species were considered to be a single treatment, and data from each season were analyzed separately. When comparing the mean differences between each nurse species and the open field for the soil parameters, the treatment factor only included the two nurse species. When treatment effect was found to be significant, treatment means were compared by means of contrasts with aleatorization test. The MULTIV statistical package (V. Pillar, v. 2.67β) was used for these analyses.

RESULTS

Seedling distribution

Of the 426 seedling found in our survey, 399 were under *Araucaria* canopies, one under *Baccharis* canopies, and 26 in the open field. The average number (\pm SE) of seedlings in each environment was 28.43 (\pm 6.89) for *Araucaria*, 0.067 (\pm 0.018) for *Baccharis*, and 4.33(\pm 1.45) for open field.

Microclimate and canopy openness

Mean and maximum daily temperatures were significantly higher in the open field than under *Araucaria* and *Baccharis*, but did not differ between these two species (Table 1). There were no differences in mean and maximum air humidity among the three microenvironments (*Araucaria*,

Baccharis and open field). Minimum air humidity was higher in *Baccharis* than in *Araucaria* and lower in the open field than in *Araucaria*. Mean and maximum values of VPD were greater in the open field than under the canopy of both nurse species. Diurnal variations in these meteorological parameters revealed that, at mid-day, maximum temperatures and VPDs were not only higher in the open field than under the isolated woody plants, but also higher under *Araucaria* than under *Baccharis* (Fig. 1). The percentage of canopy openness was significantly higher under *Araucaria* than under *Baccharis* (Table 1).

Soil conditions

Textural analyses showed that the soil in the area has higher percentages of silt (~50%) and clay (~30%) than of sand, with no significant differences among the three microenvironments (data not shown). There were also no differences in gravimetric soil water content (measured in the summer) among the three microenvironments (Table 1).

In both seasons, soil under the nurse plants had higher concentrations of most of the evaluated nutrients and a higher saturation of CEC with bases than soil in the open field (Table 2). Exceptions were the concentrations of Ca and Mg, which were higher in the open field in the summer and higher under the nurse plants in the winter. No differences were found for organic matter, pH and CEC between these two distinct microenvironments. The Al saturation of CEC was higher in the open field than under the nurse plants in both seasons.

Araucaria had a greater positive effect on the concentrations of N, K, P and Mg (measured by the difference from the open field) than *Baccharis* (Figs. 2 A, B, D, E and F). With respect to Al saturation of CEC (Fig. 2 C), the negative effect on the value of this parameter was also higher for *Araucaria* than for *Baccharis*. The deviations of soil parameters between the nurse species and the open field which are not presented in Figure 2 were not significantly different between the two species.

DISCUSSION

Nurse effects on microclimate

Despite striking differences in plant height, crown morphology, and canopy openness between the two nurse species, the summer microclimate under the canopies of *Araucaria* and *Baccharis* was not very distinct in terms of mean temperature, relative humidity and VPD, although higher VPDs and maximum temperatures were measured under the canopy of *Araucaria* during the warmest hours of the day. Although the more open canopies of *Araucaria* should allow more solar radiation to reach the ground below it, thus promoting greater temperatures and VPDs under its canopies, the great height at which its branches are concentrated probably allows greater air circulation and cooling effect than the microenvironment created by the dense and close-to-the-ground branches of *Baccharis*. This improved air circulation under the canopies of *Araucaria* might have compensated for the greater light penetration, not causing temperatures to rise much above those found under *Baccharis*, except in the hours of greater irradiance.

On the other hand, the air below these two distinct plant canopies was significantly cooler and with lower VPD than the air above the grassy vegetation during the summer, day-time hours. Most studies with nurse-plants recognize the importance of tree canopies in reducing the temperature and VPD in open areas (e.g. Callaway 1995; Ludwig et al. 2004; Gómez-Aparicio et al. 2008). This study was conducted in a montane, cool and very humid environment. Despite the fact that maximum temperatures and VPDs registered in the study area are far smaller than those reported in others studies, conducted in open, but warmer and drier environments (e.g. Holl 1999; Gómez-Aparicio et al. 2005; Munguía-Rosas & Sosa 2008), we believe that the reported reductions in temperature and VPD might be of some significance for the nursing effects in the summer. Mid-day maximum temperature and VPD registered during the summer in the open

areas reached $\sim 40^{\circ}\text{C}$ and ~ 4 kPa, respectively, and the cooling effect of the canopies amounted to at least 5°C and caused a reduction of at least 1 kPa in the VPD.

Nurse shading

Although this study has not assessed the availability of light in the different environments, it did reveal that the canopies of *Araucaria* are more open, and probably impose less shade, than the canopies of *Baccharis*.

Light attenuation might be an important facilitation effect in seedling establishment, by reducing the risks of photoinhibition, which are more likely to occur under sub-optimal condition, like those generated by low temperatures (Long & Humphries 1994). On the other hand, less light may also mean less photosynthesis and growth. Thus, it is possible that the less shadow cast by the canopy of *Araucaria* improves the establishment of tree seedlings by limiting the occurrence of photoinhibition, particularly during cold periods, without limiting light availability for seedling growth. Hence, the more open crowns of *Araucaria* could help explain its greater nucleation effect when compared to *Baccharis* (Duarte et al. 2006). However, a better understanding of these supposed effects of canopy openness on the facilitation process requires measures of irradiance beneath the canopy of the two species and in the open field, as well as the photosynthetic responses to light of individuals which are recruited into these different environments.

Nurse effects on soil moisture and nutrients

Water content in the soil under the nurse species did not differ from that under the grassy vegetation of the open field. This similarity in water content does not come to great surprise considering the large amounts of rainfall in the region (Backes 1999). On the other hand, the

presence of mature individuals of either *Araucaria* or *Baccharis* in the grassland resulted in overall improvement of soil fertility and this effect was more pronounced for the first than for the latter.

Nurse plants can improve soil chemical conditions by litter deposition, leaching of atmospheric nutrients intercepted by their crowns, mycorrhizal associations, and droppings of grazing, perching and hiding animals (Kelmann 1979; Callaway et al. 1991; Scholes & Archer 1997; Gea-Izquierdo & Cañellas 2009). Our results do not allow us to identify the mechanisms involved in the ameliorating conditions of soil fertility. However, based on what is known about the two species, we can briefly speculate on possible reasons why *Araucaria* had a more positive effect on soil chemical conditions than *Baccharis*. Despite the general occurrence of mycorrhiza, *A. angustifolia* is highly dependent on this association (Moreira-Souza et al. 2003; Zandavalli et al., 2004). Thus, the intensity and frequency of root colonization is also high, which might favor the availability of nutrients and of mycorrhizal spores and propagules in its rizosphere.

There is no available information on the mycorrhizal associations of *B. uncinella*, but there are studies that indicate or suggest negative effects of this species on the growth of the surrounding vegetation. Zimmer et al. (2010) reported the negative effects of this species on the colonization of a restoration area by *Podocarpus lambertii*, a native gymnosperm that co-occurs with *A. angustifolia*. The authors related this negative effect to the mechanical interference of the dense canopy of *B. uncinella* and to competition for soil resources. Taking into account the fast growth of this short-lived, pioneer shrub species (Pinheiro & Ganade 2009), an intense competition for soil resources with the surrounding vegetation is to be expected. Allelopathical effects of this shrub should also be considered, based on the frequent reports on the antimicrobial and allelopathical effects of the essential oils produced by its foliage under laboratory conditions (e.g., Loayza et al. 1995; Ferronato et al. 2007).

Araucaria as an effective nurse species in the grassland vegetation

The present study has shown that maximum summer temperatures and VPDs are smaller under the canopies of *A. angustifolia* than on top of the grassy vegetation of the adjacent open fields. Additionally, it showed that soil under the influence of isolated individuals of this tree species is more favorable in terms of chemical conditions than the soil under the sole influence of the herb layer of grasslands. Despite the fact that we did not evaluate and compare survival and growth of tree seedlings colonizing open fields and those colonizing the microenvironments provided by the isolated trees, we suggest that the microenvironmental changes associated to the presence of *A. angustifolia* do favor these processes. We then accept the first hypotheses, which stated that part of the nucleating effect of this species is due to its nursing potential. The second hypothesis was only partially accepted, because microclimate changes induced by the two studied species were not very distinct from one another. However, the ameliorating effects on soil chemistry were more pronounced for *Araucaria* than for *Baccharis*.

The greater facilitation provided by *Araucaria*, together with its already reported perching effect (Duarte et al. 2006a; Dos Santos 2011), may help explain why more seedlings were found under this conifer tree species than under the shrub, both in the present and in previous studies (Duarte et al. 2006a, 2010). It also adds to our understanding of the important nucleation role played by the species in the high altitude grassland-forest mosaics of southern Brazil. Future investigations should amplify and refine the characterization of the different microenvironments used for tree seedling establishment in the open field, as well as provide further evidence of the facilitation effects of *A. angustifolia* predicted in this study.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the *Inter-American Institute for Global Change Research* (IAI) for funding the fields excursions and soil analysis, to Gustavo Waclawovsky, Fernanda Alabarce, Paula Fagundes and Luciano da Silva Figueiredo for field assistance and the Coordination for Improvement of Higher Education Personnel (CAPES/Brazil) and the Brazilian Council for Scientific and Technological Development (CNPq/Brazil) for fellowships awarded to the first and second author, respectively.

REFERENCES

- Backes, A. 1999. Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no Brasil. *II. Pesquisas (Série Botânica)*, São Leopoldo 49: 31-51.
- Behling, H., Pillar, V.D., Orlóci, L. & Bauermann, S.G. 2004. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 277-297.
- Benard, R.B. & Toft, C.A. 2008. Fine-scale spatial heterogeneity and seed size determine early seedling survival in a desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *Plant Ecology* 194: 195-205.
- Bond, W.J. & Midgley, G.F. 2000. A proposed CO₂ – controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology* 6: 865-869.
- Bond, W.J., Midgley, G.F. & Woodward, F.I. 2003. The importance of low atmospheric CO₂ and fire in promoting the spread of grasslands and savannas. *Global Change Biology* 9: 973-982.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P.,

- Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M. & Mahall, B.E. 1991. Facilitation and interference of *Quercus Douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72: 1484-1499.
- Callaway, R.M. 1995 Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R.M. 2007 *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A. & Gómez, J.M. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean Mountains. *Restoration Ecology* 10: 297-305.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. & Gómez-Aparicio, L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean Mountains: a 4 year study. *Restoration Ecology* 12: 352-358.
- Cody M.L. 1993 Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environment*. 24: 139-154.
- Dos Santos, M.M.G., Oliveira, J.M., Müller, S.C. & Pillar, V.D. 2011 Chuva de sementes de espécies lenhosas florestais em mosaicos de floresta com Araucária e campos no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25:160-167.
- Drezner, T.D. 2010. Nurse tree canopy shape, the subcanopy distribution of cacti, and facilitation in the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society* 137: 277-286.
- Duarte, L.S., Dos Santos, M.M.G., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2006a. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31: 520-528.
- Duarte, L.S., Machado, R.E., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2006b. What saplings can tell us about forest expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17: 799-808.

- Duarte, L.S., Carlucci, M.B., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2007. Plant dispersal strategies and the colonization of *Araucaria* forest patches in a grassland-forest mosaic. *Journal of Vegetation Science* 18: 847-858.
- Duarte, L.S., Hofmann, G.S., Dos Santos, M.M.G, Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2010. Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 21: 462-271.
- Dümig, A., Schad, P., Rumpel, C., Dignac, M.F. & Kögel-Knabner, I. 2008. *Araucaria* forest expansion on grassland in the southern Brazilian highlands as revealed by ^{14}C and $\delta^{13}\text{C}$ studies. *Geoderma* 145: 143-157.
- Ferronato, R., Marchesan, E.D., Pezenti, E., Bednarski, F. & Onofre, S.B. 2007. Atividade antimicrobiana de óleos essenciais produzidos por *Baccharis dracunculifolia* D.C. e *Baccharis uncinella* D.C. (Asteraceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia* 17: 224-230.
- Flores, J. & Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.
- Franco, A.C. & Nobel P. S. (1989) Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user manual and program documentation, version 2.0., NY, US.
- Garbin, M.L., Zandavalli, R.B. & Dillenburg, L.R. 2006. Soil patches of inorganic nitrogen subtropical Brazilian plant communities with *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil* 286: 323-337.
- Gea-Izquierdo, G., Monteiro, G. & Cañellas, I. 2009. Changes in limiting resources determine spatio-temporal variability in tree-grass interactions. *Agroforestry Systems* 76: 375-387.

- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J. M., Zamora, R. & Boettinger, J.L. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16: 191-198.
- Gómez-Aparicio L., Zamora R., Castro J. & Hódar, J.A. 2008. Facilitation of tree saplings nurse plants: microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19: 161-172.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P. & Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3: 655-664.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242.
- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology* 67: 565-577.
- Klein, R.M. 1960. O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* 12: 17-44.
- Kos, M. & Poschlod, P. 2007. Seeds use temperature cues to ensure germination under nurse-plant shade in xeric Kalahari savannah. *Annals of Botany* 99: 667-675.
- Loayza, I., Abujder, D., Aranda, R., Jacupovic, J., Collin, G., Deslauriers, H. & Jean, F. 1995. Essential oils of *Baccharis salicifolia*, *Baccharis latifolia* and *Baccharis dracunculifolia*. *Phytochemistry* 38: 381-389.
- Long, S.P. & Humphries, S. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 633-662.
- López, R.P., Valdivia, S., Sanjinés, N. & Quintana, D. 2007. The role of nurse plants in the establishment of shrubs seedlings in the semi-arid subtropical Andes. *Oecologia* 152: 779-790.

- Ludwig, F., Kroon, H., Berendse, F. & Prins, H.H.T. 2004. The influence of savanna trees on nutrients, water e light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology* 170: 93-105.
- Moreira-Souza, M., Trufem, S. F. B., Gomes-da-Costa, S. M. & Cardoso, E.J.B.N. 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Mycorrhiza* 13: 211-215.
- Munguía-Rosas, M.A. & Sosa, V.J. 2008. Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany* 101: 175-185.
- Niering, W.A., Whittaker, R.H. & Lowe, C.H. 1963. The Saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142: 15-23.
- Oliveira, J.M. & Pillar, V.D. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of *Campos* and *Araucaria* forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* 5: 197-202.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R. & Forneck, E.D. 2007. Brazil's neglected biome: the South Brazilian *Campos*. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101-116.
- Padilha, F.M., & Pugnare, F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:196-202.
- Pausas, J.G., Bonet, A., Maestre, F.T. & Climent, A. 2006. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologia* 29: 346-352.
- Pillar, V.D. & Orlóci L. 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science* 7: 585-592.
- Pinheiro, C.C & Ganade G. 2009. Influence of microhabitat on the process of seed predation in a degraded area. *Neotropical Biology and Conservation* 4: 20-27.
- Polley H. W. (1997) Implications of rising atmospheric carbon dioxide concentration for rangelands. *Journal of Range Management* 50: 561-577.

- Rambo, B. 1994. *A Fisionomia do Rio Grande do Sul*. 3rd. ed. Unisinos, São Leopoldo.
- Reitz, R., Klein, R.M & Reis, A. 1988. *Projeto Madeira do Rio Grande do Sul*. SUDESUL/Herbário Barbosa Rodrigues, Porto Alegre.
- Scholes, R.J & Archer, S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Silva, L.C.R, Anand, M., Oliveira, J.M. & Pillar, V.D. 2009. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. *Global Change Biology* 15: 2387-2396.
- Streck, E.V.; Kampf, N.; Dalmolin, R.S.D., Klamt, E., Nascimento, P.C., Schneider, P., Giasson, E. & Pinto, L.F.S. 2008. *Solos do Rio Grande do Sul*. EMATER/RS, Porto Alegre.
- Tewksbury, J.J. & Lloyd, J.D. 2001 Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127: 425-434.
- Yarranton, G.A. & Morrison, R.G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* 62: 417-428.
- Zandavalli, R.B., Dillenburg, L.R. & Souza, P.V.D. 2004. Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. *Applied Soil Ecology* 25: 245-255.
- Zimmer, G.O., Paz, C.P, & Ganade, G. 2010. Effects of different pioneer species on the colonization of *Podocarpus lambertii* in a restoration area. *Neotropical Biology and Conservation* 5: 160-166.

Figure legends

Fig. 1. Daily variation of minimum (A), mean (B), maximum (C) air temperature and relative humidity and the minimum (D), mean (E), maximum (F) vapour pressure deficit under the canopy of *Araucaria angustifolia* (circles), *Baccharis uncinella* (triangles) and in the open field (squares). Data are means \pm SE and represent the record of each hour during five consecutive days in the summer 2009.

Fig. 2. Chemical characteristics of the soil under the canopy of *Araucaria angustifolia* and *Baccharis uncinella*. Data are means \pm SE and represent the differences of a given parameter value under the canopy and in the adjacent open space. The *P* values correspond to the comparisons of the mean differences.

Table 1. Microclimatic characteristics under the canopies of *Araucaria* and *Baccharis* and in the open field. Data are means (\pm SE).

Different small letters indicate significant differences in the rows ($P < 0.05$). Air temperature and relative humidity values were monitored for five consecutive days in the summer 2009.

Climate variable	<i>Araucaria</i>			<i>Baccharis</i>			Open field		
	Minimum	Mean	Maximum	Minimum	Mean	Maximum	Minimum	Mean	Maximum
Air temperature (°C)	16.41 (0.24)	19.84 b (0.46)	26.67 b (0.97)	16.66 (0.20)	19.91 b (0.43)	25.84 b (0.82)	16.39 (0.19)	20.60 a (0.46)	29.25 a (0.91)
Relative humidity (%)	56.21 b (2.46)	89.09 (0.49)	100.00 (0.66)	59.18 a (2.99)	89.55 (1.16)	100.00 (0.82)	50.35 c (2.00)	87.88 (0.72)	100.00 (0.61)
VPD (kPa)†	0.04 (0.27)	0.26 b (0.02)	2.12b (0.03)	0.05 (0.02)	0.25 b (0.03)	1.77b (0.19)	0.04 (0.01)	0.30 a (0.03)	2.56a (0.30)
Canopy openness (%)	—	61.21 a (2.52)	—	—	51.28 b (2.56)	—	—	—	—
GWC (g g soil-1) ‡	—	0.78 (0.08)	—	—	0.83 (0.08)	—	—	0.75 (0.07)	—

† Vapour pressure deficit

‡ Gravimetric soil water content

Table 2. Chemical characteristics of the soil under the nurse plants (nurse = mean of *Araucaria* and *Baccharis*) and in the open field.

Parameter	Summer			Winter		
	Nurse	Open field	<i>P</i>	Nurse	Open field	<i>P</i>
pH (in H ₂ O)	4.43 ± 0.03	4.43 ± 0.03	0.9562	4.83 ± 0.03	4.81 ± 0.02	0.6444
P (mg dm ⁻³)	6.77 ± 0.53	4.55 ± 0.28	0.0005	5.52 ± 0.59	3.70 ± 0.52	0.0182
K (mg dm ⁻³)	133.07 ± 7.57	79.73 ± 3.66	0.0001	100.20 ± 10.26	57.10 ± 4.10	0.0003
CEC (cmol _c dm ⁻³)	39.30 ± 1.68	37.13 ± 1.59	0.3388	23.46 ± 1.22	23.37 ± 1.04	0.9645
Base saturation (%)	3.40 ± 0.32	2.13 ± 0.16	0.0006	8.00 ± 0.64	5.20 ± 0.53	0.0018
Al saturation (%)	84.49 ± 1.09	90.04 ± 0.53	0.0001	75.45 ± 1.62	83.18 ± 1.16	0.0001
N (%)	0.91 ± 0.04	0.78 ± 0.03	0.0006	0.663 ± 0.02	0.59 ± 0.03	0.0832
Al (cmol _c dm ⁻³)	6.88 ± 0.21	2.90 ± 0.26	0.0001	5.49 ± 0.24	5.58 ± 0.18	0.7692
Ca (cmol _c dm ⁻³)	0.58 ± 0.05	2.09 ± 0.12	0.0001	1.06 ± 0.08	0.74 ± 0.07	0.0004
Mg (cmol _c .dm ⁻³)	0.33 ± 0.04	0.84 ± 0.08	0.0001	0.45 ± 0.04	0.25 ± 0.02	0.0001
O.M. (%)	> 10	> 10	_____	7.29 ± 0.11	7.24 ± 0.14	0.7826

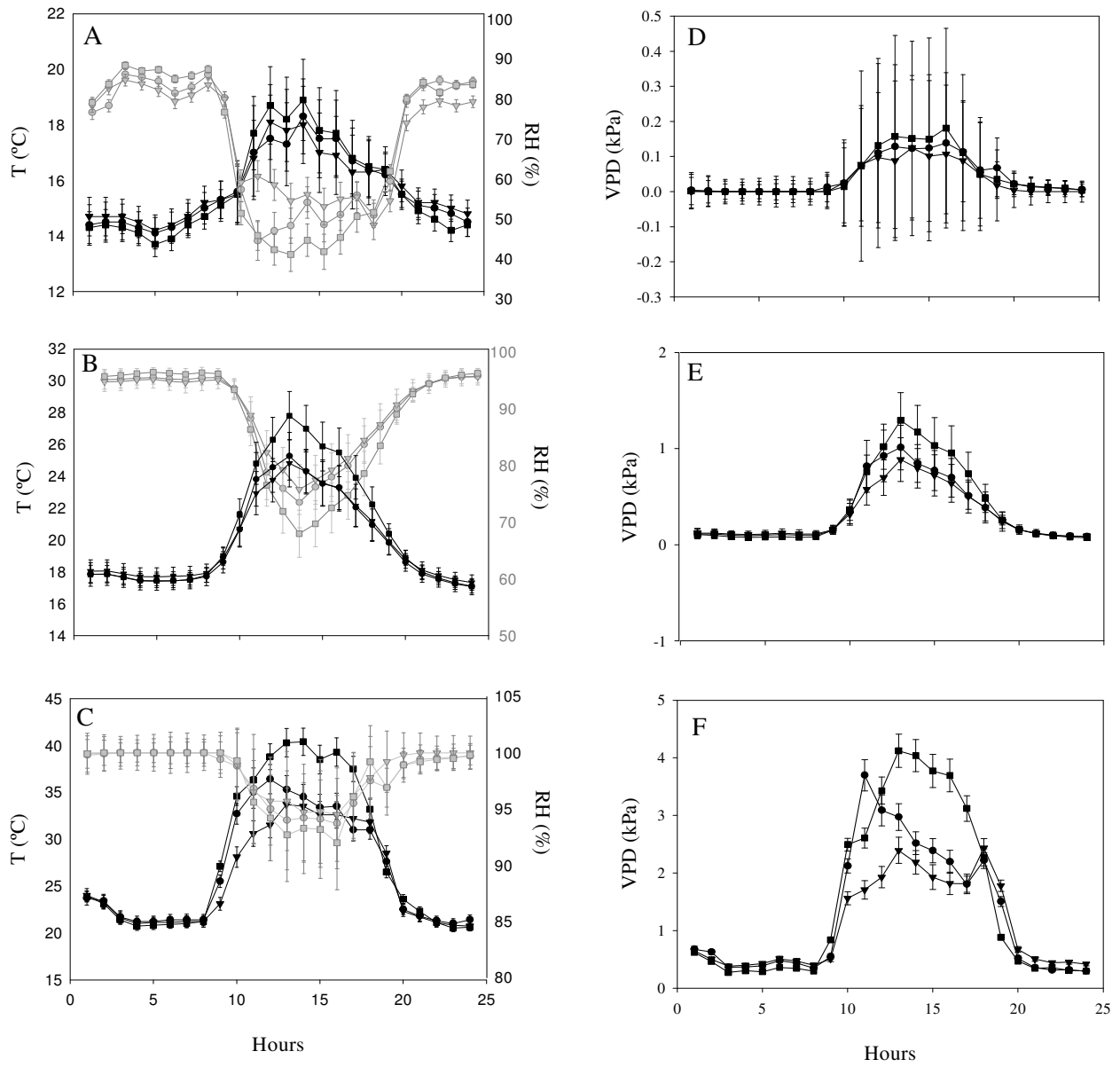


Fig. 1

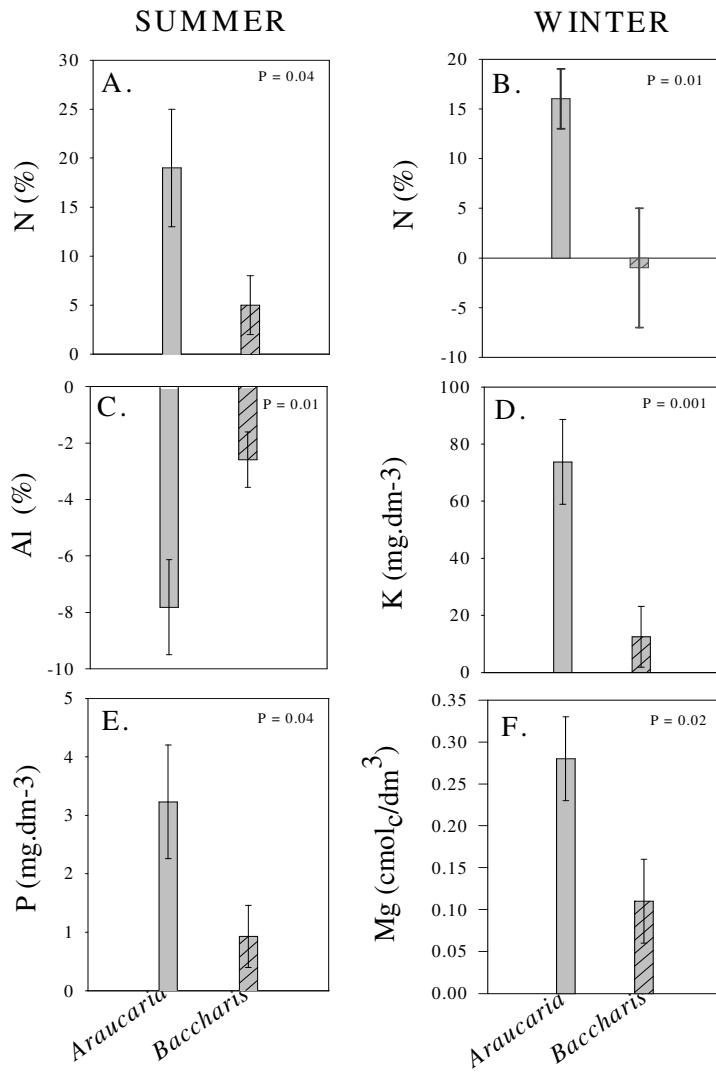


Fig. 2

CAPÍTULO 2

Efeito da interação planta-solo no recrutamento e crescimento inicial da *Araucaria angustifolia*

Carla L. Korndörfer¹, Lúcia Rebello Dillenburg¹² e Leandro da Silva Duarte³

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

³Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

² Autora para correspondência: dillenburg@ufrgs.br, (51)3308.7755 (Fax).

RESUMO

O fenômeno, no qual as plantas alteram as características bióticas e abióticas da rizosfera no solo é denominado de interação planta-solo *feedback*. Nos campos do planalto nordeste do Rio Grande do Sul, a *Araucaria angustifolia* é a espécie isolada no campo que mais apresenta plântulas e juvenis florestais sob sua copa; entretanto, é muito rara a sua presença como plântula abaixo da copa de coespecíficos. Pouco se sabe sobre qual o ambiente que a *Araucaria* melhor é recrutada e se isto está apenas relacionado com as taxas de remoção e predação de seus diásporos ou se existe a influência das características do solo. Assim, este trabalho teve como objetivos comparar o recrutamento da *Araucaria* quando a dispersão e a germinação de seus diásporos ocorrem sob a copa de indivíduos coespecíficos, de *Baccharis uncinella* e no campo e, analisar o efeito do solo de diferentes origens no crescimento e desenvolvimento inicial de plântulas de *Araucaria*. No Pró-Mata (Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza), município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil, foram plantados pinhões sob a copa de coespecíficos, sob a copa de *Baccharis* e no campo, e para verificar o efeito do solo de diferentes ambientes no crescimento inicial da espécie, foram cultivadas plântulas em seis tipos de substrato contendo areia esterilizada com inóculo de solo proveniente dos mesmos locais onde foi avaliado o recrutamento: areia com inóculo de solo de *Araucaria*, de *Baccharis* e do campo todos não esterilizados e esterilizados. O ambiente que apresentou maior número de indivíduos jovens de *Araucaria* foi *Baccharis*, com 72 plantas, seguido do Campo, com 26 plantas, ambos representando apenas 11% do total de 900 pinhões plantados nos três ambientes. No experimento parcialmente controlado, plantas cultivadas com inóculo oriundo de *Baccharis* cresceram mais do que os dos outros grupos de plantas, apesar de, em termos químicos, os substratos pré-plantio contendo inóculos de *Baccharis* e de *Araucaria* não diferiram. As plântulas apresentaram um maior crescimento no solo esterilizado e o efeito planta-solo *feedback* negativo foi maior nas plantas cultivadas com inóculo de origem de coespecíficos e do campo. Os resultados demonstraram que além da importância do efeito *remoção e predação* para a ausência da

Araucaria sob a copa de coespecíficos, existe, provavelmente, também o efeito negativo da biota do solo de sua rizosfera.

Palavras chave: *Araucaria angustifolia*, interação planta-solo, planta-solo feedback, recrutamento.

ABSTRACT

The phenomenon, in which plants alter the biotic and abiotic characteristics of the rhizosphere soil is called the plant-soil feedback. In the fields of the plateau northeast of Rio Grande do Sul, *Araucaria angustifolia* is the species isolated in the fields that shows more seedling and sapling under its canopy; however is rare its presence as seedling beneath the canopy of conspecifics. Little is known about which environment is best for the *Araucaria* recruitment and if the success in recruitment is only related to the removal and predation rates of their diaspores or if there is the influence of soil characteristics in this process. This study aimed to compare the recruitment of *Araucaria* when dispersal and germination of its propagules occur under the canopy of conspecific individuals, under *Baccharis uncinella* and in the open field, as well as analyze the effect of soil from different origins on growth and early development of *Araucaria* seedling. To evaluated the place of better recruitment of *Araucaria*, pine were planted under the canopy of conspecific, under *Baccharis* and in the open field. To determined the effect of different soil environment on the growth of species, seedlings were growing in six types of substrate containing sterile sand with soil inoculum from the same places where recruitment was evaluated: sand with soil inoculum of *Araucaria*, *Baccharis* and field, all non sterile and sterile. The environment had the greatest number of young individuals of *Araucaria* was: *Baccharis* with 72 plants, field with 26 plants, both representing only 11% of the total (900 pines) planted in the three environments. Plants grow with inoculum originated from *Baccharis* grew more than those of other groups of plants, although, no differences in chemical terms. The seedling exhibit greater growth in sterilized soil than in none sterilized and the effect of plant-soil negative feedback was higher in plants grow with conspecific inoculum source and the filed inoculum source. The results showed that besides the importance of predation and removal effects to the absence of *Araucaria* under the canopy of conspecific, probably there is also the negative effect of soil biota in their rhizosphere.

Key-words: *Araucaria angustifolia*, plant-soil interaction, the plant-soil feedback, recruitment

1. INTRODUÇÃO

A presença de inimigos espécie-específicos como patógenos (fungos, bactérias), invertebrados ou pequenos mamíferos próximos às plantas adultas, limitando o recrutamento e estabelecimento de coespecíficos, foi considerada para Janzen (1970) e Connell (1971 apud Lewis 2010) como a melhor hipótese para explicar a diversidade de espécies em florestas tropicais, uma vez que a mortalidade durante o recrutamento relacionada com a distância e densidade-dependente de coespecíficos adultos e juvenis (modelo de Janzen-Connell) diminui a probabilidade de plantas da mesma espécie dominarem o espaço (Lewis 2010).

Este fenômeno, no qual as plantas alteram as características bióticas e abióticas da rizosfera no solo e, com isso, influenciam o desenvolvimento, a produtividade e a competitividade de coespecíficos e de outras espécies na comunidade é denominado de planta-solo *feedback* (PSF) (Bever 1994, Bever *et al.* 1997, Ehrenfeld *et al.* 2005, Bezemer *et al.* 2006, Kardol *et al.* 2007, Meijer *et al.* 2011).

O PSF pode ser positivo, neutro ou negativo (Meijer *et al.* 2011). O feedback positivo (FP) ocorre quando a interação da planta com os organismos na sua rizosfera e com as propriedades do solo tem um efeito positivo no desenvolvimento e desempenho de plantas co e heteroespecíficas crescendo próximas às suas raízes, como, por exemplo, a presença de fungos micorrízicos e bactérias fixadoras de nitrogênio (Callaway *et al.* 2004, Bezemer *et al.* 2006). Já o feedback negativo (FN) tem um efeito contrário: a interação da planta com os organismos espécie-específicos do solo (p. ex. bactérias, fungos, invertebrados) na sua rizosfera tem um efeito negativo, sendo este efeito de feedback mais forte no recrutamento e desenvolvimento de plantas coespecíficas do que em relação às heteroespecíficas, levando, assim, a um aumento de juvenis de outras espécies próximos à planta adulta e, com isso, promovendo a diversidade de espécies vegetais na comunidade (Callaway *et al.* 2004, Kulmatiski *et al.* 2008).

Um grande número de trabalhos vem buscando interpretar os efeitos positivos e negativos destas interações e, assim, descrever o seu papel e importância na diversidade, na organização e na dinâmica dos ecossistemas (e.g. Bever 2003, Reynolds *et al.* 2003, Ehrenfeld *et al.* 2005, Kardol *et al.* 2007, Mangan *et al.* 2010, Kulmatiski *et al.* 2011).

Alguns trabalhos experimentais com PSF demonstraram o importante papel desta interação na sucessão ecológica e na invasão de espécies exóticas (Reynolds *et al.* 2003, Callaway *et al.* 2004, Kardol *et al.* 2006, 2007, Kulmatiski *et al.* 2008). Com relação à sucessão, de uma maneira geral, duas hipóteses principais permearam estes trabalhos: 1) o FN estimula a heterogeneidade espacial de indivíduos, uma vez que inibe o estabelecimento de coespecíficos, e seu efeito é mais evidente nos estágios iniciais da sucessão, enquanto que o FP atua mais na sucessão tardia, favorecendo a persistência das espécies na comunidade (Kardol *et al.* 2006, 2007); 2) o FP é mais evidente no início da sucessão, quando ainda não houve tempo suficiente para efetivação da interação da biota do solo com a espécie pioneira e, à medida que esta interação se estabelece, ela se torna negativa (FN) (Reynolds *et al.* 2003).

O caráter pioneiro e a importância da *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Ktze (Araucariaceae), doravante denominada apenas de *Araucaria*, como espécie nucleadora no processo sucessional da Floresta Ombrófila Mista sobre os Campos de Cima da Serra no Estado já foi discutida no capítulo anterior e demonstrada e comprovada em outros trabalhos (Duarte *et al.* 2006, 2007; Duarte *et al.* 2010). Entretanto, durante o seu avanço para o campo, isto é, após ser dispersa para o novo ambiente, em qual ambiente ela melhor é recrutada? Na área de estudo, é a espécie isolada no campo que mais apresenta plântulas e juvenis florestais sob sua copa (Duarte *et al.* 2006); entretanto, é muito rara a sua presença como plântula abaixo da copa de coespecíficos, apesar de ter sido observada a sua ocorrência sob a copa de *Pinnus elliotti*, em afloramentos rochosos, na borda da mata e no campo aberto, tanto no estágio de plântula quanto no estágio juvenil e adulto. Indivíduos isolados de *Baccharis uncinella* DC (Asteraceae),

doravante denominada apenas de *Baccharis*, são também muito comuns no campo, mas a presença de plântulas sob suas copas é muito menos frequente (Capítulo 1, Duarte *et al.* 2006).

O sucesso na dispersão é um fator crucial para a manutenção e distribuição das espécies na comunidade vegetal (Nathan & Muller-Landau 2000). A maioria das sementes de árvores de florestas tropicais é dispersa por vertebrados, o que afeta positivamente o seu recrutamento e negativamente quando estes atuam como predadores (Wyatt & Silman 2004). Trabalhos recentes realizados na área de estudo demonstraram a importância de pequenos roedores (família Cricetidae) na remoção dos diásporos da *Araucaria* (pinhões), tanto na borda da floresta quanto em capões, bem como no campo aberto e sob a copa de indivíduos isolados no campo (Iob & Vieira 2008, Brum *et al.* 2010). Segundo Iob & Vieira (2008), o sucesso do recrutamento de indivíduos de *Araucaria* na área de estudo está negativamente relacionado com as altas taxas de predação causada por estes pequenos roedores.

Assim, o presente estudo tem como objetivo verificar se a ausência de coespecíficos nos estágio de plântula e juvenil sob a copa de *Araucaria* é decorrente de características edáficas espécie-específicas, ou seja, de feedback negativo e não somente devido à remoção e à predação dos diásporos.

De forma mais específica, este trabalho tem como objetivos:

- a) Comparar o recrutamento da *Araucaria* quando a dispersão e a germinação de seus diásporos ocorrem sob a copa de indivíduos coespecíficos, sob a copa de arbustos de *Baccharis* e na matriz campestre aberta.
- b) Analisar o efeito do solo de diferentes origens (da copa de *Araucaria*, da copa de *Baccharis* e do campo aberto) no crescimento e desenvolvimento inicial de plântulas de *Araucaria*.

A partir destes objetivos, propõe-se testar as seguintes hipóteses:

- 1) As plântulas de *Araucaria* são mais recrutadas sob a copa de *Baccharis* e em áreas campestres abertas do que sob a copa de adultos coespecíficos.

- 2) As plântulas de *Araucaria* têm maior taxa de crescimento quando cultivadas em solo coletado sob a copa de *Baccharis* e de áreas campestres do que em solo coletado sob a copa de adultos coespecíficos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo apresenta duas etapas. Na primeira etapa, relacionada com a primeira hipótese, foi realizado um experimento em campo. Na segunda etapa, relacionada com a segunda hipótese, foi realizado um experimento sob condições semi-controladas na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

2.1 Avaliação do recrutamento e crescimento inicial da *Araucaria* sob a copa de indivíduos co-específicos, arbustos isolados no campo e nas áreas campestres abertas

Local de estudo

O trabalho foi realizado no Pró-Mata (CPCN – Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza), com 4500 ha de área total, cuja sede está localizada no município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul (29°28'52.04"S e 50°10'28.00"W). As características específicas da área do estudo são as mesmas descritas no capítulo anterior.

Coleta e tratamento dos pinhões

Os pinhões utilizados no experimento foram adquiridos no município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, no mês de agosto de 2009, e armazenados, em sacos plásticos em

geladeira, no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), até o momento do plantio.

Antes do plantio, as sementes foram selecionadas manualmente de acordo com o tamanho e estado geral de sanidade dos envoltórios externos. Após este procedimento, os pinhões acima de 6 cm de comprimento foram submetidos ao teste d'água, onde as sementes foram imersas em água e retiradas as sobrenadantes. Os pinhões selecionados no teste d'água, foram posteriormente desinfestados em solução de hipoclorito de sódio a 2%, durante 20 minutos, e depois enxaguados abundantemente em água destilada.

Delineamento amostral

Para avaliar o recrutamento e crescimento inicial da *Araucaria* sob a copa de indivíduos coespecíficos, sob a copa do *Baccharis* e no campo aberto, foram utilizados os mesmos pontos amostrais da avaliação do microambiente (Capítulo 1): 15 *Araucaria*, 15 *Baccharis* e 15 pontos no campo aberto (sorteados aleatoriamente, já que eram 30 pontos para a avaliação do microambiente).

Foram plantados, em outubro de 2009, 20 pinhões em cada um dos 45 pontos amostrais (cinco em cada uma das coordenadas geográficas N, S, L, O), isto é, 20 sob a copa das *Araucaria*, 20 sob a copa dos *Baccharis* e 20 em cada ponto no campo aberto, totalizando 900 pinhões. Para evitar a predação dos diásporos, foram colocadas gaiolas de arame de 60 cm x 90 cm de lado e 20 cm de altura imediatamente acima dos pinhões e presas no solo com ganchos. Cada gaiola acondicionava cinco pinhões e foram mantidas até a emergência da parte aérea (janeiro de 2010).

Acompanhamento do recrutamento e crescimento da parte aérea

Foram monitorados o recrutamento, que neste trabalho foi considerado como o período logo após a germinação (Harper 1977), e o crescimento das plântulas em todos os ambientes de plantio, sendo o crescimento avaliado através da medição da altura e dos ramos laterais (comprimento total da parte aérea) de cada plântula nos meses de dezembro de 2009, janeiro, abril, junho, outubro de 2010 e junho de 2011. O período total de acompanhamento foi de 20 meses.

2.2 Avaliação do crescimento inicial de plântulas de *Araucaria* quando cultivadas em solo coletado embaixo da copa de adultos co-específicos, da copa de *Baccharis* e em áreas campestres abertas

Coleta e tratamento dos pinhões

Os diásporos de *Araucaria* (pinhões) utilizados no experimento foram adquiridos no município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, no mês de julho de 2010, e armazenados, durante trinta dias, em sacos plásticos em geladeira, no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), até o momento do plantio.

Antes do plantio, as sementes foram selecionadas manualmente de acordo com o tamanho e estado geral de sanidade dos envoltórios externos. Após este procedimento, os pinhões acima de 6 cm de comprimento foram submetidos ao teste d'água, onde as sementes foram imersas em água e retiradas as sobrenadantes. Os pinhões selecionados no teste d'água, foram posteriormente desinfestados em solução de hipoclorito de sódio a 2%, durante 20 minutos, e depois enxaguados abundantemente em água destilada.

Para acelerar a germinação, os pinhões foram escarificados mecanicamente, através da remoção dos envoltórios externos de cerca de 1/3 do extremo proximal das sementes. Este procedimento promove uma germinação mais uniforme e em menor tempo (Ferreira & Handro 1979). Após a escarificação, os pinhões foram postos para germinar em bandeja com vermiculita esterilizada e úmida, no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal. Após duas semanas, quando as radículas alcançaram de 5 a 26 mm de comprimento, as sementes foram plantadas individualmente em sacos pretos de cultivo (600 ml). Como substrato, foi utilizada areia esterilizada em autoclave a 121°C e 0.15 MPa por 20 minutos. As plantas foram mantidas nos sacos pretos no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal durante quatro meses, tempo suficiente para as plântulas utilizarem todas as reservas do pinhão (Löwe & Dillenburg 2011).

Após estarem desvinculadas das reservas dos pinhões, as plântulas foram transplantadas individualmente para os recipientes de cultivo, constituídos de garrafas PET de 2 litros.

Condições de cultivo

O experimento foi conduzido em um espaço aberto na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Figura 1), no período de 10 de dezembro de 2010 a 22 de setembro de 2011. Os recipientes de cultivo (vasos) foram mantidos sob uma estrutura de madeira com 2 m de altura, aberta nas laterais e com uma tela de sombrite com redução de 50% da radiação solar na porção superior. Os vasos ficaram acomodados sobre estrados de madeira rentes ao nível do chão. Foram realizadas medições da radiação fotossinteticamente ativa no mês de agosto de 2011, entre ss 11h30min e 12h00min da manhã, com o sensor de quanta de luz LI-190S-1 de um porômetro de estado estacionário (modelo LI-1600, Licor Inc., EUA). As medições foram realizadas embaixo da estrutura com sombrite, em quatro pontos ao longo da área onde os recipientes de cultivo estavam dispostos. Os valores médios obtidos em cada ponto foram 550,6, 620,3 730,5 e 640,0 $\mu\text{mol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Os valores médios, mínimos e máximos de temperatura do ar

registrados durante o período do experimento estão apresentados na Tabela 1. Durante o verão, as plântulas foram irrigadas uma vez por semana até a capacidade total de água do vaso; no inverno, as plântulas foram mantidas apenas com a água da chuva.



Figura 1 – Espaço aberto na Universidade Federal do Rio Grande do Sul onde foram mantidas as plantas no período de 10 de dezembro de 2010 a 22 de setembro de 2011. Os vasos foram mantidos sob uma estrutura de madeira com 2 m de altura, aberta nas laterais e com uma tela de sombrite com redução de 50% da radiação solar na porção superior. Os vasos ficaram acomodados sobre estrados de madeira rentes ao nível do chão.

Tabela 1 - Valores de temperatura média (°C) para a cidade de Porto Alegre (RS), durante o período do experimento. Dados obtidos do Oitavo Distrito de Meteorologia (8° Disme).

Mês/ano	Temperatura média mensal	Temperatura média mensal das máximas	Temperatura média mensal das mínimas
Dezembro 2010	23,6	28,6	16,1
Janeiro 2011	26,2	28,2	23,7
Fevereiro 2011	25,1	28,4	22,4
Março 2011	23,0	26,5	19,6
Abril 2011	20,4	23,5	16,3
Mai 2011	16,6	21,3	13,7
Junho 2011	13,7	19,9	7,8
Julho 2011	13,2	20,5	6,0
Agosto 2011	14,7	24,4	7,5
Setembro 2011	16,7	24,2	10,3

Substrato de cultivo

As plântulas de *Araucaria* foram cultivadas em substratos compostos por 1000 ml de areia esterilizada (substrato base) e 250 g de solo (inóculo) (Figura 2). O solo utilizado como inóculo foi coletado em 27 de novembro de 2010 no Pró-Mata (CPCN – Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza), cuja sede está localizada no município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul (29°28'52.04"S e 50°10'28.00"W). As amostras de solo utilizadas como inóculo foram obtidas a partir de quatro sub-amostras retiradas abaixo das copas de cinco *Araucaria*, cinco *Baccharis* e cinco pontos no campo aberto, com pá de corte, entre as profundidades de 0 e 20 cm. O solo foi retirado o mais próximo possível das raízes dos indivíduos lenhosos e, no campo, das raízes das espécies herbáceas. Uma parte deste solo ficou armazenada em sacos plásticos na geladeira do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal para posterior utilização como inóculo, e a outra parte do solo coletado foi misturado com areia autoclavada nas mesmas proporções acima descritas, compondo 18 amostras (pré-plantio) que foram encaminhadas ao Laboratório de Solos da UFRGS para a análise das propriedades químicas. Foram avaliados os seguintes parâmetros: argila, determinada pelo método do densímetro; pH, determinado em água 1:1; P(mg/dm³) e K(mg/dm³), determinados pelo método de Mehlich I; matéria orgânica (MO %), por digestão úmida; Ca (cmol_c/dm³), Mg(cmol_c/dm³), Al(cmol_c/dm³), Mn (mg/ dm³) e Na (mg/ dm³) trocáveis, extraídos com KCl 1 mol L⁻¹; S-SO₄, extraído com CaHPO₄ 500 mg L⁻¹ de P; Zn e Cu, extraídos com HCl 0,1 mol L⁻¹; B, extraído com água quente; capacidade de troca catiônica (CTC-cmol_c/dm³) a pH 7,0; e N, por TKN–Kjeldahl/0,01%.



Figura 2 – Representação da disposição dos substratos areia + inóculo (250 g) + areia em um recipiente de cultivo.

Delineamento experimental

Depois de pré-cultivadas em areia autoclavada e desvinculadas dos pinhões, 150 plântulas de *Araucaria* (unidades amostrais), com ~20 cm de altura, foram transferidas individualmente para recipientes de cultivo contendo seis diferentes tipos de substratos:

- areia autoclavada + inóculo de solo de *Araucaria* não-esterilizado – ANE
- areia autoclavada + inóculo de solo de *Araucaria* esterilizado – AE
- areia autoclavada + inóculo de solo de *Baccharis* não-esterilizado – BNE
- areia autoclavada + inóculo de solo de *Baccharis* esterilizado – BE
- areia autoclavada + inóculo de solo de Campo não-esterilizado – CNE
- areia autoclavada + inóculo de solo de Campo esterilizado – CE

Os recipientes de cultivo foram distribuídos em cinco blocos, cada bloco contemplando cinco plântulas de cada tipo de substrato, totalizando 30 unidades amostrais por bloco e 150 no total.

Os inóculos de solo também foram esterilizados em autoclave a 121°C e 0.15 MPa por 20 minutos.

Acompanhamento do crescimento da parte aérea

Foi monitorado o crescimento em altura + ramos laterais (comprimento total da parte aérea) com frequência mensal, durante todo o período do experimento (oito meses). A taxa de crescimento relativo (TCR) foi calculada através da equação: $[(C_f - C_i) / C_i] / t$, onde C_f = comprimento total da parte aérea final, C_i = comprimento total da parte aérea inicial e t = tempo entre as medidas de comprimento total da parte aérea inicial e final.

Avaliações finais

Ao final do experimento, as plantas foram coletadas inteiras para as avaliações de massa seca das partes aéreas e radiculares, teores de nutrientes nas folhas e análise química do substrato de cultivo (substrato pós-cultivo).

a) Medidas de biomassa

As plantas foram retiradas dos vasos, e as raízes foram lavadas. As plantas foram separadas em parte aérea, raiz principal e raízes laterais e colocadas em envelopes de papel. As biomassas foram obtidas através da pesagem das partes das plantas, após secagem em estufa a 60 °C por 10 dias.

b) Massa foliar por área

Para cada planta de *Araucaria*, foram coletadas 10 folhas maduras na porção mediana do caule para cálculo da massa foliar por área (MFA). A medição da área foliar (cm²) foi realizada utilizando um medidor automático de área foliar (LI – 3100, Licor Inc.). As folhas foram posteriormente secas em estufa a 60°C. A MFA foi calculada como a razão entre a massa seca da folha e a área foliar.

c) Estado nutricional

A análise nutricional da parte aérea foi realizada pelo Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS. As plantas foram secas em estufa a 60°C e moídas para a análise dos nutrientes. Foram compostas 30 amostras, cinco de

cada um dos seis tipos de substratos. Teores de P, K, Ca, Mg, S, Cu, Zn, Fe, Mn foram determinados por digestão úmida nítrico-perclórica (ICP-OES/0,01%), B por digestão seca (ICO-OES/ 1 mg/kg), C por combustão úmida (Walkey Black/0.01%) e N por Kjeldahl (0,01%).

d) Avaliação do substrato pós-cultivo

Foram coletadas amostras compostas dos substratos após o cultivo e encaminhadas para ao Laboratório de Solos da UFRGS para a análise das propriedades químicas dos mesmos parâmetros anteriormente descritos para as amostras de substrato antes do plantio (pré-cultivo). Foram compostas 30 amostras, cinco de cada um dos seis tipos de substrato. Cada uma destas amostras foi formada por quantidades equivalentes de substrato dos cinco recipientes de cada tratamento, em cada bloco.

Avaliação do efeito Planta-Solo Feedback (PSF)

Para a avaliação do efeito dos diferentes tipos de substrato (AE, ANE, BE, BNE, CE, CNE) no crescimento da *Araucaria*, foi utilizada a seguinte equação (Brinkman *et al.* 2010): $PSF = (NE - E)/E$, onde NE = biomassa (g) das plântulas cultivadas no tratamento não-esterilizado, E = biomassa das plântulas cultivadas no tratamento esterilizado.

Análise dos dados

As médias dos valores das análises químicas dos substratos de cultivo, das análises nutricionais da parte aérea bem como os demais parâmetros de crescimento das plantas foram comparadas por meio de ANOVA com teste de aleatorização, e as probabilidades em cada teste foram geradas com base em 10.000 permutações (Pillar & Orlóci 1996). Para as análises foram

considerados três fatores: delineamento em blocos, ambiente de origem do solo (*Araucaria*, *Baccharis* e campo) e tratamento (inóculo do solo esterilizado e inóculo não esterilizado). Como medida de semelhança entre as unidades amostrais (plantas), utilizou-se a distância euclidiana. Sempre que a hipótese de independência entre os fatores ambiente e tratamento foi rejeitada, contrastes foram avaliados através de teste de aleatorização para identificar quais fatores diferiram estatisticamente. Para a análise do parâmetro planta-solo feedback foi considerado apenas os fatores delineamento em blocos e ambiente.

As análises foram realizadas no programa de estatística MULTIV (V. Pillar, v. 2.67B), disponível no site <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.

3. RESULTADOS

3.1 Recrutamento e crescimento inicial da *Araucaria* sob a copa de indivíduos isolados e nas áreas campestres abertas

Em todas as avaliações realizadas, o número de diásporos ou plântulas sob a copa de *Araucaria* foi sempre menor do que sob a copa de *Baccharis* e no campo (Figura 3). Sendo que no final do experimento, nenhum indivíduo de *Araucaria* foi recrutado sob a copa de coespecíficos. Apesar de não ter sido quantificado, a grande maioria dos pinhões foi removida das gaiolas e, uma pequena parte, foi predada no próprio local. No início da germinação, quando ainda existiam reservas nos pinhões, uma pequena parcela de plântulas foi arrancada do solo e seus pinhões predados. O ambiente que apresentou maior número de indivíduos jovens de *Araucaria* após um ano e oito meses de monitoramento foi *Baccharis*, com 72 plantas, seguido do Campo, com 26 plantas, ambos representando apenas 11% do total de 900 pinhões plantados nos três ambientes. Foi também possível observar que, após o início da germinação da maioria das plantas (indicado pela seta), houve uma estabilização no recrutamento.

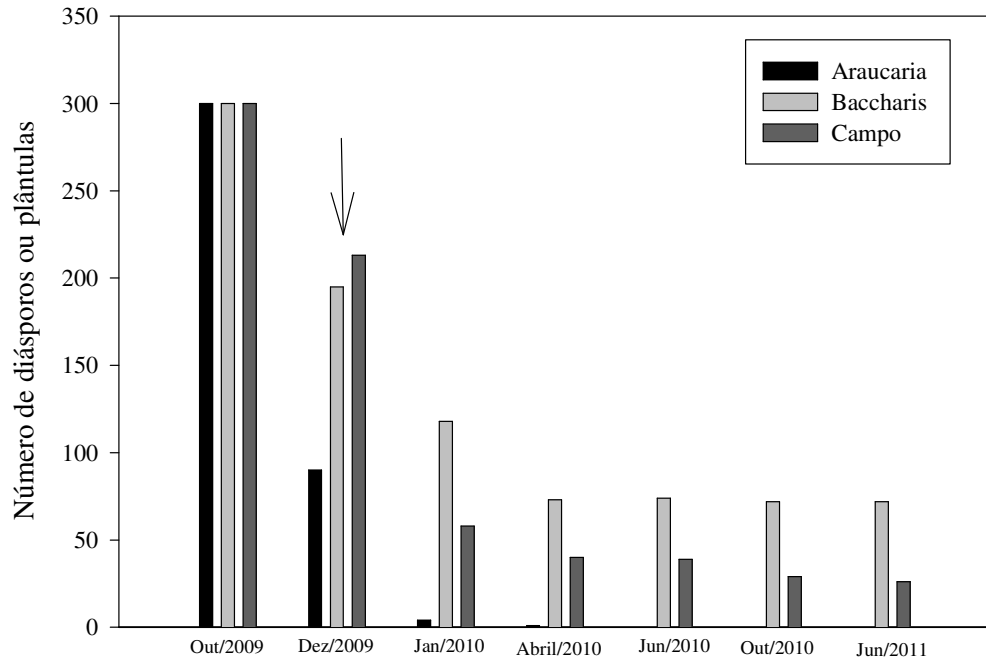


Figura 3 – Número total de diásporos e/ou plântulas de *Araucaria* presentes sob a copa de coespecíficos, sob a copa de *Baccharis* e no campo aberto durante sete levantamentos realizados ao longo do experimento. A seta indica o início da germinação.

Quanto ao crescimento das plantas durante o recrutamento, não foi possível verificar o desenvolvimento ao longo do tempo da parte aérea, pois muitos diásporos, bem como, posteriormente, muitas plântulas perderam as etiquetas com a numeração. Assim, foram calculados apenas os valores médios (\pm erro padrão) do comprimento total final da parte aérea do total de plântulas recrutadas sob os 72 *Baccharis* e nos 26 pontos no campo, que foram 37,42 cm (\pm 2.98) e 23,77 cm (\pm 2.43), respectivamente.

3.2 Efeito da inoculação do substrato de cultivo com solos de diferentes origens no crescimento inicial de plântulas de *Araucaria*

Exceto por duas plantas que morreram quando cultivadas em substrato não esterilizado com inóculo oriundo de *Araucaria*, todas as demais plantas sobreviveram até o final do experimento.

Em relação aos parâmetros químicos do solo (Tabela 2), os efeitos do ambiente de origem do inóculo se expressaram com mais frequência no substrato pré- do que no substrato pós-cultivo. O contrário ocorreu para os efeitos do tratamento de esterilização. A interação entre os dois fatores foi significativa apenas para alguns parâmetros, no pré-cultivo: CTC ($P = 0.0451$), S ($P = 0.0129$), Mn ($P = 0.0569$) e Na ($P=0.04$). Assim, na maioria dos casos, o efeito do ambiente não dependeu do tratamento de esterilização e vice-versa.

De uma forma geral, antes do plantio, as concentrações de P, K, Ca, S, Na, Zn, Mn, assim como a % de saturação de bases na CTC, foram maiores nos substratos com inóculos oriundos de *Araucaria* e/ou *Baccharis* do que no substrato com inóculo oriundo do campo. Embora não tenhamos testado estatisticamente as diferenças entre pré- e pós- cultivo, os dados indicam aumentos nos teores de N, Cu e Na e reduções nos teores de P, K, Ca, S, Al, Zn, B, Mn e Fe, assim como na CTC, após o cultivo das plantas. Após o plantio, a maior parte das diferenças entre os ambientes desapareceu, mas as concentrações de P, S e Zn, assim como a CTC,

mostraram-se maiores nos substratos com inóculos oriundos de *Araucaria* e/ou *Baccharis* do que no substrato com inóculo oriundo do campo.

O substrato esterilizado mostrou-se mais ácido e mais rico em S, Mn e Na do que o não esterilizado nas condições pré-cultivo. Após o cultivo das plantas, os efeitos da esterilização se expressaram para um maior número de parâmetros: o substrato esterilizado mostrou-se mais ácido, com maiores teores de P, Al e Na e com menor teor de K e menor % de saturação de bases do que o não esterilizado.

Os resultados da análise dos teores de nutrientes nas plantas (Tabela 3) não indicaram nenhum efeito significativo da interação entre os dois fatores analisados: ambiente de origem e esterilização do substrato, ou seja, as diferenças detectadas entre os ambientes foram independentes do tratamento de esterilização e vice-versa. Os teores de P, K, S, Fe no tecido vegetal foram significativamente maiores em plantas cultivadas em substrato com inóculo oriundo de *Araucaria* e do campo do que no substrato com inóculo oriundo de *Baccharis*. Para B, os teores no tecido foram maiores quando a origem do inóculo era *Araucaria* do que nos dois outros ambientes. A esterilização do substrato resultou em maiores concentrações de N, Ca e Mn e menores concentrações de P, K e Fe nos tecidos vegetais. A relação C/N destes tecidos também foi significativamente reduzida pela esterilização.

O ambiente de origem do inóculo e o tratamento de esterilização afetaram significativamente a massa da parte aérea, a massa total, a TCR do comprimento da parte aérea e a MFA, tendo estes dois fatores interagido significativamente entre si nos quatro casos ($P=0.001$, $P=0.004$, $P=0.0001$, $P=0.02$, respectivamente). A massa radicular não foi afetada por nenhum dos fatores. As plantas cultivadas com inóculo oriundo de *Baccharis* acumularam mais massa na parte aérea e massa total do que as demais. Já a TCR foi maior em plantas cultivadas com inóculo oriundo do campo. A MFA, por sua vez, foi maior quando o inóculo era oriundo de *Araucaria* ou *Baccharis* do que quando oriundo do campo (Tabela 4). Embora não tenhamos analisado o teor de clorofila das folhas, foi possível verificar visualmente que as plantas do

tratamento esterilizado, independente do ambiente de origem do inóculo, apresentavam coloração verde escuro e consistência bastante coriácea.

Tabela 2 - Análise química do substrato de cultivo com inóculo de solo de diferentes origens (ambiente) submetidos a dois tratamentos de esterilização (esterilizado e não esterilizado) antes do plantio (pré-cultivo) e depois do plantio (pós-cultivo) das plantas de *Araucaria angustifolia*. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras maiúsculas foram significativamente diferentes entre os ambientes e médias (\pm erro padrão) seguidas de letras minúsculas foram significativamente diferentes entre os tratamentos ($P \leq 0.05$).

Parâmetros	PRÉ-CULTIVO					PÓS-CULTIVO				
	Ambiente			Tratamento		Ambiente			Tratamento	
	<i>Araucaria</i>	<i>Baccharis</i>	Campo	Esterilizado	Não Esterilizado	<i>Araucaria</i>	<i>Baccharis</i>	Campo	Esterilizado	Não Esterilizado
ARGILA %	6.00 \pm 0.00 B	7.17 \pm 0.31A	6.33 \pm 0.21B	6.44 \pm 0.24	6.56 \pm 0.24	6.10 \pm 0.10	6.50 \pm 0.22	6.20 \pm 0.13	6.27 \pm 0.12	6.27 \pm 0.15
pH	5.05 \pm 0.04	4.98 \pm 0.03	4.98 \pm 0.05	4.96 \pm 0.03 b	5.06 \pm 0.03 a	5.16 \pm 0.03	5.15 \pm 0.02	5.12 \pm 0.04	5.07 \pm 0.02b	5.22 \pm 0.01a
N %	0.06 \pm 0.00	0.06 \pm 0.00	0.06 \pm 0.00	0.06 \pm 0.00	0.06 \pm 0.00	0.14 \pm 0.01	0.14 \pm 0.01	0.12 \pm 0.01	0.14 \pm 0.01	0.13 \pm 0.01
P (mg/dm ³)	8.10 \pm 0.31 A	5.52 \pm 0.32 B	4.48 \pm 0.16 C	6.30 \pm 0.56	5.77 \pm 0.59	3.88 \pm 0.28AB	4.29 \pm 0.14 A	3.68 \pm 0.17 B	4.18 \pm 0.19 a	3.72 \pm 0.14 b
K (mg/dm ³)	43.00 \pm 2.11 A	33.33 \pm 0.84 B	27.67 \pm 0.21 C	34.44 \pm 2.48	34.89 \pm 2.46	21.50 \pm 1.52	19.20 \pm 0.93	18.80 \pm 1.04	17.20 \pm 0.61b	22.47 \pm 0.82 a
M.O. %	2.60 \pm 0.21	3.08 \pm 0.26	3.07 \pm 0.13	2.82 \pm 0.16	3.01 \pm 0.20	1.76 \pm 0.15	1.89 \pm 0.07	1.76 \pm 0.09	1.90 \pm 0.08	1.71 \pm 0.09
Altroc. (cmol _c /dm ³)	0.70 \pm 0.05 B	1.42 \pm 0.14 A	1.13 \pm 0.06 A	1.06 \pm 0.10	1.11 \pm 0.15	0.71 \pm 0.08	0.66 \pm 0.07	0.67 \pm 0.06	0.79 \pm 0.06 a	0.57 \pm 0.04 b
Catroc. (cmol _c /dm ³)	0.88 \pm 0.03 A	0.78 \pm 0.03AB	0.72 \pm 0.02 B	0.80 \pm 0.03	0.79 \pm 0.03	0.60 \pm 0.03	0.59 \pm 0.02	0.61 \pm 0.02	0.57 \pm 0.02	0.63 \pm 0.02
Mgtroc. (cmol _c /dm ³)	0.25 \pm 0.02	0.20 \pm 0.00	0.20 \pm 0.00	0.22 \pm 0.01	0.21 \pm 0.01	0.23 \pm 0.02	0.21 \pm 0.01	0.20 \pm 0.00	0.21 \pm 0.01	0.22 \pm 0.01
CTC (cmol _c /dm ³)	5.32 \pm 0.39 B	6.53 \pm 0.30 A	5.67 \pm 0.16 B	5.73 \pm 0.23	5.94 \pm 0.35	4.79 \pm 0.17 A	4.36 \pm 0.22 B	4.54 \pm 0.12AB	4.71 \pm 0.13	4.42 \pm 0.15
Bases %	23.67 \pm 1.12A	16.50 \pm 0.85 B	17.17 \pm 0.83B	19.44 \pm 1.03	18.78 \pm 1.62	18.8 \pm 1.12	19.7 \pm 1.16	19.00 \pm 0.61	17.60 \pm 0.64 b	20.73 \pm 0.74 a
Al %	35.00 \pm 1.37B	55.48 \pm 2.86A	52.42 \pm 1.45A	47.22 \pm 3.02	48.04 \pm 4.03	43.05 \pm 3.20	42.16 \pm 2.65	42.35 \pm 2.63	47.35 \pm 2.03 a	37.69 \pm 1.70 b
S (mg/dm ³)	8.28 \pm 0.91 A	8.22 \pm 0.28 A	6.67 \pm 0.42 B	8.60 \pm 0.50 a	6.84 \pm 0.39 b	5.07 \pm 0.14 A	4.11 \pm 0.17 B	3.81 \pm 0.11B	4.43 \pm 0.19	4.23 \pm 0.17
Zn (mg/dm ³)	2.87 \pm 0.12 A	1.90 \pm 0.05 B	1.92 \pm 0.10 B	2.22 \pm 0.14	2.23 \pm 0.21	1.87 \pm 0.05 A	1.72 \pm 0.04B	1.76 \pm 0.05AB	1.74 \pm 0.04	1.83 \pm 0.04
Cu (mg/dm ³)	0.38 \pm 0.03	0.47 \pm 0.03	0.40 \pm 0.03	0.39 \pm 0.03	0.44 \pm 0.02	0.72 \pm 0.08	0.64 \pm 0.05	0.72 \pm 0.04	0.75 \pm 0.06	0.64 \pm 0.03
B (mg/dm ³)	0.45 \pm 0.02	0.42 \pm 0.02	0.42 \pm 0.02	0.42 \pm 0.01	0.43 \pm 0.02	0.20 \pm 0.00	0.21 \pm 0.01	0.21 \pm 0.01	0.21 \pm 0.01	0.21 \pm 0.01
Mn (mg/dm ³)	26.50 \pm 1.35A	21.00 \pm 0.86 B	20.17 \pm 0.91B	25.00 \pm 1.68 a	20.11 \pm 0.77 b	15.40 \pm 0.64	14.70 \pm 0.47	15.30 \pm 0.33	15.13 \pm 0.26	15.13 \pm 0.45
Fe (g/dm ³)	0.97 \pm 0.06 B	1.58 \pm 0.11 A	1.72 \pm 0.05 A	1.36 \pm 0.11	1.49 \pm 0.14	1.31 \pm 0.09	1.34 \pm 0.05	1.34 \pm 0.08	1.33 \pm 0.06	1.33 \pm 0.06
Na (mg/dm ³)	8.83 \pm 1.14 A	8.33 \pm 0.21 A	6.33 \pm 0.21 B	8.56 \pm 0.82 a	7.11 \pm 0.26 b	9.10 \pm 0.41	9.00 \pm 0.21	8.60 \pm 0.34	9.40 \pm 0.29 a	8.40 \pm 0.16 b

Tabela 3 – Análise nutricional da parte aérea das plantas de *Araucaria angustifolia* plantadas em substrato com inóculo de solo de diferentes origens (ambiente) e submetido a dois tratamentos (esterilizado e não-esterilizado). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras maiúsculas foram significativamente diferentes entre os ambientes e médias (\pm erro padrão) seguidas de letras minúsculas foram significativamente diferentes entre os tratamentos de esterilização ($P \leq 0.05$).

Nutrientes	AMBIENTE			TRATAMENTO	
	<i>Araucaria</i>	<i>Baccharis</i>	Campo	Esterilizado	Não Esterilizado
C (%)	40.80 \pm 0.87	40 \pm 1.22	42.40 \pm 1.77	40.40 \pm 1.32	41.73 \pm 0.80
N (%)	0.49 \pm 0.02	0.48 \pm 0.01	0.51 \pm 0.02	0.53 \pm 0.01a	0.47 \pm 0.01b
C:N	83.89 \pm 3.64	83.72 \pm 4.07	83.83 \pm 4.47	77.35 \pm 3.10b	90.27 \pm 2.41a
P (%)	0.068 \pm 0.003AB	0.058 \pm 0.001B	0.073 \pm 0.001A	0.058 \pm 0.002b	0.075 \pm 0.004a
K (%)	0.615 \pm 0.05A	0.489 \pm 0.04B	0.591 \pm 0.03A	0.484 \pm 0.02b	0.646 \pm 0.04a
Ca (%)	0.848 \pm 0.03	0.852 \pm 0.05	0.877 \pm 0.05	0.913 \pm 0.04a	0.805 \pm 0.03b
Mg (%)	0.197 \pm 0.01	0.186 \pm 0.01	0.203 \pm 0.01	0.199 \pm 0.01	0.191 \pm 0.01
S (%)	0.066 \pm 0.003AB	0.056 \pm 0.001B	0.067 \pm 0.003A	0.061 \pm 0.002	0.065 \pm 0.002
Cu (mg/kg)	2.00 \pm 0.15	1.50 \pm 0.17	1.70 \pm 0.15	1.67 \pm 0.16	1.80 \pm 0.11
Zn (mg/kg)	34.10 \pm 5.34	28.40 \pm 1.89	27.40 \pm 1.90	29.33 \pm 1.21	30.60 \pm 3.88
Fe (mg/kg)	357.80 \pm 28.50A	272.40 \pm 19.60B	369.70 \pm 35.14A	295.53 \pm 20.46b	371.07 \pm 26.23a
Mn %	0.104 \pm 0.01	0.105 \pm 0.01	0.104 \pm 0.01	0.130 \pm 0.01a	0.078 \pm 0.01b
B (mg/kg)	12.60 \pm 0.37A	10.80 \pm 0.29B	10.30 \pm 0.52B	11.47 \pm 0.42	11.00 \pm 0.40

Tabela 4 – Parâmetros de crescimento das plantas de *Araucaria angustifolia* cultivadas em substrato com inóculo de solo de diferentes origens (ambiente) submetidos a dois tratamentos (esterilizado e não esterilizado). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras maiúsculas distintas indicam diferenças entre os ambientes e letras minúsculas entre os tratamentos ($P \leq 0.05$).

Parâmetros	AMBIENTE			TRATAMENTO	
	<i>Araucaria</i>	<i>Baccharis</i>	Campo	Esterilizado	Não Esterilizado
Massa seca da parte aérea (g)	6.88 B (0.35)	7.62 A (0.29)	6.75 B (0.28)	8.42 a (0.17)	5.73 b (0.22)
Massa seca da raiz (g)	4.41 (0.32)	4.82 (0.22)	4.03 (0.25)	5.28 a (0.20)	3.56 b (0.18)
Massa seca total (g)	11.30 B (0.62)	12.44 A (0.44)	10.78 B (0.45)	13.71 a (0.30)	9.30 b (0.38)
TCR (cm. dias ⁻¹)	0.10 B (0.01)	0.09 B (0.01)	0.15 A (0.006)	0.04 b (0.006)	0.19 a (0.004)
MFA (g. m ²)	207 A (20.95)	201 A (3.26)	194 B (3.26)	216 a (13.63)	185 b (2.62)

TRC = Taxa de Crescimento Relativo

MFA = Massa Foliar por Área

O efeito planta-solo *feedback* foi mais negativo nas plantas de *Araucaria* cultivadas em substrato com inóculo de solo de origem de coespecíficos (a própria *Araucaria*) e do campo do que em substrato com inóculo de solo oriundo de *Baccharis* (Figura 4).

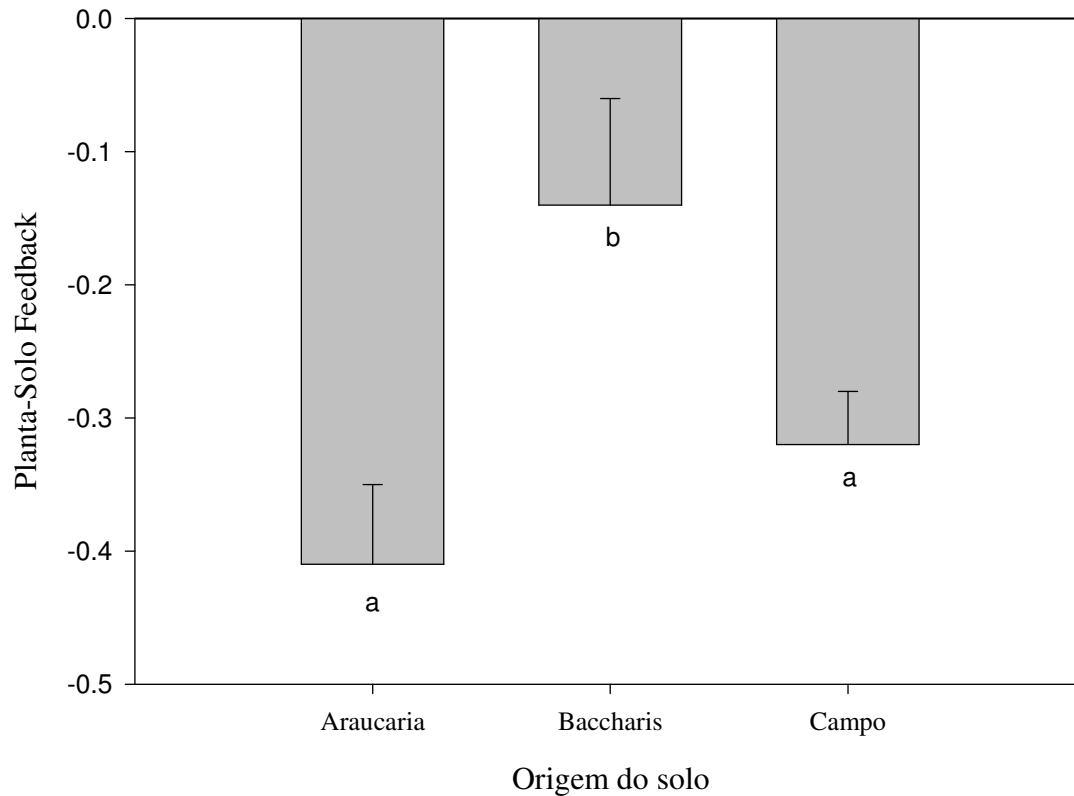


Figura 4 – Efeito planta-solo feedback das plantas de *Araucaria angustifolia* cultivadas em substrato com inóculo de solo de diferentes origens submetidos a dois tratamentos (esterilizado e não esterilizado). Os valores são médias (\pm erro padrão) e foram obtidos através do cálculo da biomassa total das plantas cultivadas em substrato com inóculo não esterilizado – biomassa total das plantas cultivadas em substrato com inóculo esterilizado / biomassa total das plantas cultivadas em substrato com inóculo esterilizado ($P \leq 0.05$).

4. DISCUSSÃO

A primeira parte deste trabalho, destinada a verificar o local de melhor recrutamento dos diásporos de *Araucaria*, demonstrou que, após três meses do plantio, restaram embaixo das *Araucaria* apenas cerca de 1% de plântulas do total de pinhões plantados. E, nos meses que se seguiram, só restaram plântulas sob a copa de *Baccharis* e no campo aberto. Assim, o recrutamento, que aqui foi considerado como o período logo após a germinação (Harper 1977), ou seja, depois de superados os limites da dispersão, foi maior sob a copa de *Baccharis* e no campo, confirmando a nossa primeira hipótese.

Contudo, este resultado não nos surpreendeu, uma vez que trabalhos onde foram avaliadas a remoção e a predação de diásporos de *Araucaria*, na mesma área de estudo, tanto na borda da floresta quanto em capões, bem como no campo aberto e sob a copa de indivíduos isolados, verificaram o forte efeito negativo de pequenos mamíferos roedores, principalmente da família Cricetidae, no recrutamento da espécie (Job & Viera 2008, Brum *et al.* 2010). Entretanto, apesar de não quantificado, uma grande quantidade de pinhões não foi recrutada sob a copa das *Araucaria* devido à presença de fungos (mofo) nos diásporos, o que provocou a inviabilidade dos mesmos. Assim, além do efeito negativo no recrutamento devido à remoção e à predação dos pinhões, foi verificado também, um possível efeito negativo decorrente da infestação por fungos, principalmente sob a copa dos coespecíficos.

O modelo de Janzen-Conell propõe que existe uma maior concentração de inimigos naturais especialistas próximos das plantas-mãe. Com isso, sementes e plântulas coespecíficas próximas à mãe são mais propensas à morte, prevalecendo, então, os heteroespecíficos. Desta forma, o modelo propõe que o efeito negativo de predadores (insetos, mamíferos e aves) e patógenos (principalmente fungos) declina com o aumento da distância dos indivíduos parentais (distância-dependente), bem como de indivíduos coespecíficos (densidade-dependente) (Janzen 1970, Van Der Putten 2003, Gurevitch *et al.* 2009). Na área de estudo, a *Araucaria* é a espécie

isolada no campo que mais apresenta indivíduos heteroespecíficos sob a sua copa (Duarte *et al.* 2006); entretanto, é muito rara a ocorrência de coespecíficos. Desta forma, a hipótese postulada por Janzen-Connell pode ser um dos fatores que esteja atuando no padrão de distribuição da espécie no campo.

Cabe ainda ressaltar que, apesar da baixíssima ocorrência de plântulas sob a copa de *Baccharis* na área de estudo (Capítulo 1), as plântulas de *Araucaria* recrutadas sob a sua copa, apresentaram maior comprimento total da parte aérea do que aquelas recrutadas no campo aberto. Isto pode ser devido às características químicas do solo, sob a copa de *Baccharis*, ser mais favoráveis do que no campo, como já discutido no capítulo anterior.

Na segunda parte deste trabalho, através de um experimento parcialmente controlado, excluimos o efeito *remoção e predação* do recrutamento, e avaliamos o efeito da origem do solo de diferentes ambientes (*Araucaria*, *Baccharis* e Campo) no recrutamento e crescimento inicial da *Araucaria*.

Os resultados da análise dos parâmetros químicos do substrato de cultivo pré-cultivo demonstraram que a esterilização não influenciou na disponibilidade da maioria dos nutrientes. No entanto as características químicas do substrato variaram com a origem do solo usado como inóculo. O substrato pré-cultivo, de forma geral, mostrou-se mais favorável quimicamente quando oriundo de *Araucaria* ou *Baccharis* do que quando oriundo do campo, sendo que, estes resultados vão de encontro com os do capítulo anterior, onde foi verificado um efeito positivo destas duas espécies nas características químicas do solo em relação ao campo. Já na análise do substrato pós-cultivo, o contrário foi observado, ou seja, um maior número de parâmetros nutricionais foi significativamente afetado pelo tratamento de esterilização, enquanto que as diferenças associadas à origem do solo ficaram reduzidas.

Plantas cultivadas com inóculo oriundo de *Baccharis* cresceram mais do que os dos outros grupos de plantas, apesar de, em termos químicos, os substratos pré-cultivo contendo inóculos de *Baccharis* e de *Araucaria* não indicassem o favorecimento de um grupo sobre o

outro. Estes dados são consistentes com os levantados em condições de campo, que apontaram maior crescimento da parte aérea em plântulas recrutadas sob *Baccharis* do que no campo (naquele caso, não houve recrutamento sob *Araucaria*). O fato das plantas cultivadas com inóculo originado de *Baccharis* tipicamente terem menor teor nutricional em seus tecidos para alguns nutrientes pode meramente refletir o maior crescimento e, portanto, maior diluição dos nutrientes nos tecidos das plantas. A esterilização do substrato favoreceu o crescimento das plantas, apesar de pouco ter afetado a química do substrato antes do plantio. Os efeitos mais frequentes da esterilização nas características químicas do substrato ao final do período de cultivo são de difícil interpretação, uma vez que a química do substrato após o cultivo provavelmente passou a ser também afetada pela rizosfera das próprias plantas (Lambers *et al.* 2008), cujo crescimento foi afetado pela esterilização. A repercussão da esterilização sobre os teores de nutrientes nos tecidos vegetais não mostrou um padrão consistente. Estes resultados, em conjunto, apontam para uma maior importância das características biológicas do que químicas no crescimento das plântulas de *Araucaria* (Ehrenfeld *et al.* 2005).

Uma vez que, o solo esterilizado elimina os componentes bióticos (Meijer *et al.* 2011), o fato de as plântulas terem apresentado um maior crescimento no solo esterilizado do que no não esterilizado leva a crer que a menor atuação de alguns fatores bióticos pode ter contribuído consideravelmente para as respostas observadas. Resultados semelhantes foram observados em outros trabalhos, onde o crescimento das plantas em solo de origem de coespecíficos esterilizado foi consideravelmente maior do que em solo de coespecíficos não esterilizado (Callaway *et al.* 2004, Ehrenfeld *et al.* 2005, McCarthy-Neumann & Kobe 2010, Meijer *et al.* 2011). Segundo estes autores, o efeito positivo da esterilização foi devido à eliminação dos inimigos espécie-específicos do solo. O fato do inóculo oriundo do ambiente de *Baccharis* ter gerado maior crescimento das plântulas de *Araucaria* sugerem que o solo sob estes arbustos tenha menor atividade biológica com potencial efeito negativo sobre as plântulas do que o solo das outras origens. Esta sugestão é corroborada pelo PSF menos negativo gerado pela inoculação com solo

oriundo do ambiente de *Baccharis*, quando comprado ao PSF dos outros dois ambientes de origem. No capítulo 1, o rápido crescimento e possíveis atividades alelopáticas foram apontados como possíveis causas do menor efeito positivo da espécie sobre alguns parâmetros químicos do solo quando comparada à *Araucaria*. A atividade antimicrobiana e os efeitos alelopáticos já relatados para *Baccharis* (Loayza *et al.* 1995, Ferronato *et al.* 2007) podem também agir no sentido de reduzir a atividade biológica no solo, resultando em maior promoção do crescimento de plântulas recrutadas sob suas copas.

O fato do ambiente de campo ter gerado um PSF negativo e não diferente estatisticamente do PSF do ambiente *Araucaria* nos leva a aceitar apenas parcialmente nossa segunda hipótese. Alguns trabalhos realizados com espécies herbáceas de ambientes campestres demonstraram que estas promovem, tanto para coespecíficos quanto para heteroespecíficos, forte efeito planta-solo feedback negativo e que isto se deve à elevada razão raiz/parte aérea, característica destas plantas, fazendo com que uma maior proporção de raiz entre em contato com o solo, expondo mais estas raízes à presença de patógenos e outros organismos (Bever 1994, Bever *et al.* 1997, Kulmatiski *et al.* 2008). Desta forma, o efeito negativo no crescimento inicial da *Araucaria* em solo de origem campestre pode ser devido à comunidade de microorganismos presentes na rizosfera destas plantas. Entretanto, na área de estudo, é comum a presença de indivíduos isolados de *Araucaria* no campo (Duarte *et al.* 2006), o que nos leva à seguinte questão: se a interação planta-solo no ambiente campestre gera um feedback negativo para o crescimento da *Araucaria*, da mesma forma que o ambiente encontrado sob a copa de indivíduos adultos desta espécie, que fator ou fatores levam ao recrutamento melhor sucedido de plântulas de *Araucaria* no campo?

Os dados de campo apresentados neste capítulo evidenciaram um maior recrutamento de plântulas no campo do que sob a *Araucaria* e uma das possíveis causas pode ter sido a menor remoção e predação pré e pós-germinação naquele do que neste ambiente. Como não foi possível determinar as causas das falhas no recrutamento nos diferentes ambientes (morte da plântula,

remoção ou predação pré ou pós-germinação), não podemos afirmar, mas apenas sugerir que, no campo, a remoção de diásporos e predação de plântulas é menor do que sob indivíduos de *Araucaria* (Brum *et al.* 2010), compensando o PSF também negativo deste ambiente.

Na tentativa de testar a hipótese de Janzen-Connell, muitos trabalhos demonstraram a importância do feedback negativo na estrutura das comunidades vegetais (p.ex. Callaway *et al.* 2004, Comita *et al.* 2010, Mangan *et al.* 2010, McCarthy-Neumann & Kobe 2010). Os nossos resultados demonstraram que além da importância do efeito *remoção e predação* para a ausência da *Araucaria* sob a copa de coespecíficos, existe, provavelmente, também o efeito negativo da biota do solo de sua rizosfera. Entretanto, é importante mencionar que o local de onde foi coletado o solo em todos os ambientes podia estar sob a influência de outras espécies próximas, o que pode ter influenciado nos resultados, uma vez que, o efeito da interação planta-solo pode variar de acordo com a presença de outras espécies (Shannon *et al.* 2011). Contudo, outros trabalhos que avaliaram o efeito feedback planta-solo onde havia a influência de outras espécies verificaram um efeito negativo (em maior ou em menor grau) quando determinada espécie era cultivada em solo proveniente da comunidade onde havia coespecíficos (p.ex. McCarthy-Neumann & Kobe 2010, Van de Voorde *et al.* 2011), o que nos leva a sugerir que a principal causa do feedback negativo exercido por indivíduos adultos de *Araucaria* são atividades associadas à sua rizosfera.

A interação planta-solo é apenas um dos fatores que podem estar atuando no padrão de sucessão da espécie sobre os campos. Outros parâmetros atuarão conjuntamente e irão determinar a composição e a diversidade das comunidades vegetais ao longo do tempo e do espaço (Reynolds *et al.* 2003, Shannon *et al.* 2011). A dispersão apresenta um importante papel neste processo, já que para o recrutamento e estabelecimento das espécies mais suscetíveis ao efeito negativo espécie-específico dos agentes do solo, as sementes ou diásporos necessitam ser levados o mais longe possível de seus coespecíficos (Van Der Putten 2003). Como já mencionado anteriormente, a *Araucaria* apresenta dispersão baricórica e zoocórica (Solórzano-

Filho 2001), e, como observado neste estudo e em outros (p.ex. Brum *et al.* 2010), a taxa de remoção de diásporos próximo às plantas-mãe é bastante alta. Desta forma, limitações relacionadas com o recrutamento e com o estabelecimento pós-dispersão podem estar direcionando os padrões de distribuição da espécie na área de estudo.

5. CONCLUSÕES

Os resultados deste trabalho corroboram os de outros trabalhos realizados na área de estudo, onde a predação e a remoção dos diásporos foram considerados como importantes fatores no recrutamento e distribuição da espécie nos campos, e que a ausência de coespecíficos sob a sua copa pode também ser decorrente destes fatores. No entanto, quando estes fatores pós-dispersão não estão atuando, verificamos que a presença de outros predadores e patógenos presentes naturalmente no solo podem estar influenciando no sucesso do recrutamento da espécie.

6. REFERÊNCIAS

- BEVER, J. D. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*, 75, 1965-1977.
- BEVER, J.D.; WESTOVER, K.M., ANTONOVICS, J. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 85(5), 561-573,1997.
- BEVER, J.D. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 175, 465-473, 2003.
- BEZEMER, T.M.; LAWSON, C.S.; HEDLUND, K.; EDWARDS, A.R.; BROOK, A.J.; IGUAL, J.M.; MORTIMER, S.R.; VAN DER PUTTEN, W.H. Plant species and functional group

- effects on abiotic and microbial soil properties and plant–soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology*, 94, 893-904, 2006.
- BRINKMAN, E.P.; VAN DER PUTTEN, W.H.; BAKKER, E.; VERHOEVEN, K.J.F. Plant–soil feedback: experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations. *Journal of Ecology*, 1-11, 2010.
- BRUM, F.T.; DUARTE, L.S. & HARTZ, S.M. Seed removal patterns by vertebrates in different successional stages of Araucaria forest advancing over southern Brazilian grasslands. *Community Ecology* 11(1), 35-40, 2010.
- CALLAWAY, R.M.; THELEN, G.C.; RODRIGUEZ, A.; HOLBEN, W.E. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427, 731-733, 2004.
- COMITA, L.S.; MULLER-LANDAU, H.C.; AGUILAR, S.; HUBBELL, S.P. Asymmetric Density Dependence Shapes Species Abundances in a Tropical Tree Community. *Science* 329, 330-332, 2010.
- DUARTE, L.S., DOS SANTOS, M.M.G., HARTZ, S.M. & PILLAR, V.D. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31, 520-528, 2006.
- DUARTE, L.S., CARLUCCI, M.B., HARTZ, S.M. & PILLAR, V.D. Plant dispersal strategies and the colonization of *Araucaria* forest patches in a grassland-forest mosaic. *Journal of Vegetation Science* 18, 847-858, 2007.
- DUARTE, L.S., HOFMANN, G.S., DOS SANTOS, M.M.G, HARTZ, S.M. & PILLAR, V.D. Testing for the influence of niche and neutral factors on sapling community assembly beneath isolated woody plants in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 21, 462-271, 2010.
- EHRENFELD, J.G.; RAVIT, B.; ELGERSMA, K. Feedback in the plant-soil system. *Annu. Rev. Environ. Resourc*, 30, 5-115, 2005.

- FERREIRA, A.G. & HANDRO, W. Aspects of seed germination in *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Revista Brasileira de Botânica*, 2, 7-13, 1979.
- FERRONATTO, R., MARCHESAN, E.D., PEZENTI, E., BEDNARSKI, F. & ONOFRE, S.B. Atividade antimicrobiana de óleos essenciais produzidos por *Baccharis dracunculifolia* D.C. e *Baccharis uncinella* D.C. (Asteraceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia* 17, 224-230, 2007.
- GUREVITCH, J.; SCHNEIDER, S.M. & FOX, G.A. *Ecologia Vegetal*. 2.ed. Artmed, Porto Alegre, 2009, 592p.
- HARPER, J.L. *Population biology of plants*. Academic Press, London, 1977.
- IOB, G. & VIEIRA, E.M. Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and 'large' mammals. *Plant Ecology*, 198 (2), 185-196, 2008.
- JANZEN, D. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501-528, 1970.
- KARDOL, P.; CORNIPS, N.J.; VAN KEMPEN, M.M.L.; BAKX-SCHOTMAN, J. M.T.; VAN DER PUTTEN, W.H. Microbe-mediated plant–soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs*, 42, 147-162, 2007.
- KARDOL, P.; BEZEMER, T.M.; VAN DER PUTTEN, W.H. Temporal variation in plant–soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, 9, 1080-1088, 2006.
- KULMATISKI, A.; BEARD, K.H.; STEVENS, J.R.; COBBOLD, S.M. Plant–soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters*, 11, 980-992, 2008.
- KULMATISKI, A.; HEAVILIN, J.; BEARD, K.H. Testing predictions of a three-species plant–soil feedback model. *Journal of Ecology*, 99, 542-550, 2011.
- LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S. & PONS, T.L. *Plant physiological ecology*. Springer. 2.ed. New York, 2008.

- LEWIS, O.T. Close relatives are bad news. *Nature*, 466, 698-699, 2010.
- LOAYZA, I., ABUJDER, D., ARANDA, R. JACUPOVIC, J., COLLIN, G., DESLAURIERS, H. & JEAN, F. Essential oils of *Baccharis salicifolia*, *Baccharis latifolia* and *Baccharis dracunculifolia*. *Phytochemistry* 38, 381-389, 1995.
- LÖWE, T.R. & DILLENBURG, L.R. Changes in light and nutrient availabilities do not alter the duration of use of seed reserves in *Araucaria angustifolia* seedlings. *Australian Journal of Botany*, 59, 32-37, 2011.
- MANGAN, S.A.; SCHNITZER, S.A.; HERRE, E.A.; MACK, K.M.L.; VALENCIA, M.C.; SANCHEZ, E.I.; BEVER, J.D. Negative plant–soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466, 752-755, 2010.
- MCCARTHY-NEUMANN, S.; KOBE, R.K. Conspecific plant–soil feedbacks reduce survivorship and growth of tropical tree seedlings. *Journal of Ecology*, 98, 396-407, 2010.
- MEIJER, S.S.; HOLMGREN, M.; VAN DER PUTTEN, W.H. Effects of plant–soil feedback on tree seedling growth under arid conditions. *Journal of plant Ecology*, 1-8, 2011.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H.C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree*, 15 (7), 278-285, 2000.
- PILLAR, V.D. & ORLÓCI L. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science* 7, 585-592, 1996.
- REYNOLDS, H.L.; PACKER, A.; BEVER, J.D.; CLAY, K. Grassroots ecology: plant–microbe–soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology*, 84, 2281-2291, 2003.
- SHANNON, S.; FLORY, S.L.; REYNOLDS, H. Competitive context alters plant–soil feedback in an experimental woodland community. *Oecologia*, 2011. DOI: 10.1007/s00442-011-2195-6
- SOLÓRZANO-FILHO, J.A. Demografia, fenologia e ecologia da dispersão de sementes de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (Araucariaceae), numa população relictual em Campos do Jordão, SP. Dissertação de Mestrado, USP, São Paulo, 2001.

VAN DE VOORDE, T.F.J.; VAN DER PUTTEN, W.H.; BEZEMER, T.M. Intra- and interspecific plant–soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession. *Journal of Ecology*, 99, 945–953, 2011.

VAN DER PUTTEN, W.H. PLANT DEFENSE BELOWGROUND AND SPATIOTEMPORAL PROCESSES IN NATURAL VEGETATION. *Ecology*, 84, 2269-2280, 2003.

WYATT, J.L. & SILMAN, M.R. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia*, 140, 26-35, 2004.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo demonstrou a importância da *Araucaria* como agente facilitador no processo de expansão da floresta sobre os campos do planalto nordeste do Rio Grande do Sul, uma vez que, além de atuar como poleiro para aves dispersoras de sementes de espécies da floresta (Duarte *et al.* 2006), também melhora as condições microambientais sob a sua copa.

O microclima sob a copa da *Araucaria* mostrou ser mais favorável do que no campo aberto, com temperatura e DPV máximos menores, bem como, uma maior disponibilidade de nutrientes sob suas copas do que no solo ocupado apenas por vegetação campestre. Embora não tenhamos avaliado a sobrevivência e o crescimento de plântulas que colonizam o campo aberto e os microambientes proporcionados pelas copas de *Araucaria*, sugere-se que estas modificações favoreçam tais processos. Em relação ao *Baccharis*, os resultados demonstraram que a *Araucaria* apresenta um efeito positivo maior somente no que diz respeito aos parâmetros químicos do solo. Desta forma, o fato de, na área de estudo, a *Araucaria* ser a espécie isolada na vegetação campestre com o maior número de plântulas e indivíduos jovens sob a sua copa, se deve também, ao seu maior impacto positivo sobre a fertilidade do solo, entretanto, este efeito positivo parece não se estender para ela própria, já que é muito rara a sua ocorrência embaixo de coespecíficos.

Neste estudo, assim como em outros trabalhos, verificamos que o sucesso no recrutamento da espécie é fortemente influenciado pelas taxas de remoção e predação (p.ex. Solórzano-Filho 2001, Job & Vieira 2008); contudo, o efeito das características do solo quando os fatores *remoção* e *predação* não estão presentes, ainda não havia sido testado.

O modelo de Janzen-Conell propõe que existe uma maior concentração de inimigos naturais especialistas próximos das plantas-mãe. Com isso, sementes e plântulas coespecíficas próximas à mãe são mais propensas à morte, prevalecendo, então, os heteroespecíficos. Desta forma, o modelo propõe que o efeito negativo de predadores (insetos, mamíferos e aves) e

patógenos (principalmente fungos) declina com o aumento da distância dos indivíduos parentais, bem como de indivíduos coespecíficos (Janzen 1970, Van Der Putten 2003, Gurevitch *et al.* 2009). Os resultados deste trabalho demonstraram que este modelo (Janzen-Connell) pode ser um dos fatores que esteja atuando no padrão de distribuição da espécie no campo, já que as plântulas de *Araucaria* apresentaram um maior crescimento no solo esterilizado do que no não esterilizado e como a esterilização elimina os componentes bióticos (Meijer *et al.* 2011), a menor atuação de alguns fatores bióticos pode ter contribuído consideravelmente para as respostas observadas devido à eliminação dos inimigos espécie-específicos do solo.

Assim, os nossos resultados demonstraram que além da importância do efeito *remoção* e *predação* para a ausência da *Araucaria* sob a copa de coespecíficos, existe, provavelmente, também o efeito negativo da biota do solo de sua rizosfera.

REFERÊNCIAS

- CALLAWAY, R.M.; THELEN, G.C.; RODRIGUEZ, A.; HOLBEN, W.E. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427, 731-733, 2004.
- DUARTE, L.S., DOS SANTOS, M.M.G., HARTZ, S.M. & PILLAR, V.D. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31, 520-528, 2006.
- EHRENFELD, J.G.; RAVIT, B.; ELGERSMA, K. Feedback in the plant-soil system. *Annu. Rev. Environ. Resourc*, 30, 5-115, 2005.
- GUREVITCH, J.; SCHNEIDER, S.M. & FOX, G.A. *Ecologia Vegetal*. 2.ed. Artmed, Porto Alegre, 2009, 592p.
- IOB, G. & VIEIRA, E.M. Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and 'large' mammals. *Plant Ecology*, 198 (2), 185-196, 2008.

JANZEN, D. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501-528, 1970.

MEIJER, S.S.; HOLMGREN, M.; VAN DER PUTTEN, W.H. Effects of plant–soil feedback on tree seedling growth under arid conditions. *Journal of Plant Ecology*, 1-8, 2011.

SOLÓRZANO-FILHO, J.A. Demografia, fenologia e ecologia da dispersão de sementes de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (Araucariaceae), numa população relictual em Campos do Jordão, SP. Dissertação de Mestrado, USP, São Paulo, 2001.

VAN DER PUTTEN, W.H. PLANT DEFENSE BELOWGROUND AND SPATIOTEMPORAL PROCESSES IN NATURAL VEGETATION. *Ecology*, 84, 2269-2280, 2003.