

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Tese de Doutorado

**IMPORTÂNCIA DA COMPETIÇÃO DURANTE O
ESTABELECIMENTO E CRESCIMENTO INICIAL DA *ARAUCARIA*
*ANGUSTIFOLIA***

Roberta Boscaini Zandavalli

Orientadora: Lúcia Rebello Dillenburg

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

Porto Alegre, junho de 2006

Hunter AF & Aarssen W (1988), *Bioscience* 38:34-40

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Lúcia Rebello Dillenburg, por ter me ajudado a realizar meu sonho, de ser uma cientista; também por oito anos de uma excelente convivência. Lúcia, muito obrigada!!!

Aos meus pais Cláudio e Irene, por eles serem os meus pais.

Em especial, ao co-autor do primeiro artigo Mário Luís Garbin, sem ele teria sido muito mais difícil.

Ao IBAMA, por permitir que o experimento de campo fosse realizado na Floresta Nacional de São Francisco de Paula.

Ao engenheiro florestal Soligo, pelas dicas e conversas.

Ao nosso querido motorista Darcy, que não se atém às suas obrigações e vai para o campo com os alunos.

Aos bolsistas Luiz Gustavo e Cláudia, pela essencial ajuda na montagem do experimento de campo (nunca irei esquecer).

Ao professor Bonhen, pelo empréstimo dos equipamentos para a realização do experimento de rizotron e pelas ótimas conversas.

Ao Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia, por permitir a realização do experimento na casa de vegetação.

Ao CNPq, pela bolsa e taxa de bancada concedidas.

Índice

INTRODUÇÃO GERAL.....	12
CAPÍTULO 1 - COMPETIÇÃO EM CAMPO E FLORESTAS: QUAL SUA IMPORTÂNCIA PARA O ESTABELECIMENTO E CRESCIMENTO INICIAL DE <i>A. ANGUSTIFOLIA</i>?.....	15
RESUMO.....	16
ABSTRACT	18
INTRODUÇÃO	20
MATERIAL E MÉTODOS	23
<i>Local do estudo</i>	23
<i>Disposição dos tratamentos</i>	24
<i>Acompanhamento do crescimento da parte aérea</i>	28
<i>Avaliações finais das plantas</i>	28
<i>Caracterização do ambiente edáfico e luminoso das parcelas</i>	32
<i>Análise dos dados</i>	33
RESULTADOS	34
DISCUSSÃO	57
CONCLUSÕES	68
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70
CAPÍTULO 2 - COMPETIÇÃO ENTRE DUAS CONÍFERAS CO-OCORRENTES NO SUL DO BRASIL: <i>ARAUCARIA ANGUSTIFOLIA</i> (NATIVA) E <i>PINUS ELLIOTTII</i> (EXÓTICA).....	77
RESUMO.....	78
ABSTRACT	79
INTRODUÇÃO	80
METODOLOGIA	82
<i>Condições de cultivo</i>	82
<i>Delineamento Experimental</i>	83
<i>Regime hídrico</i>	83

<i>Acompanhamento do crescimento da parte aérea</i>	83
<i>Avaliações finais das plantas</i>	84
<i>Índice de Produtividade</i>	90
<i>Análise física e química do substrato</i>	90
<i>Análise dos dados</i>	91
RESULTADOS	92
DISCUSSÃO	104
CONCLUSÕES	110
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	112

CAPÍTULO 3 - COMPETIÇÃO DE CONÍFERAS EM RIZOBOX: O CRESCIMENTO

RADICULAR É AFETADO PELO VIZINHO?	118
RESUMO.....	119
ABSTRACT	120
INTRODUÇÃO	121
MATERIAL E MÉTODOS.....	124
<i>Câmara de crescimento e condições de cultivo</i>	124
<i>Medidas de alongamento da parte aérea</i>	129
<i>Aquisição e análise de imagens do sistema radicular para avaliações de área, comprimento e diâmetro radicular</i>	129
<i>Regime hídrico e consumo de água:</i>	130
<i>Medidas de biomassa</i>	130
<i>Análises químicas do substrato</i>	130
<i>Conteúdo de nutrientes no material vegetal</i>	131
<i>Análise estatística</i>	131
RESULTADOS	132
<i>Medidas de curto prazo</i>	132
<i>Medidas a longo prazo</i>	134
<i>Conteúdo de nutrientes no solo e na planta</i>	138
DISCUSSÃO	145

CONCLUSÕES	154
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	155
DISCUSSÃO GERAL.....	162
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	166

Índice de Tabelas

Capítulo 1

Tabela 1 - Parâmetros avaliados nas plantas de <i>A. angustifolia</i> submetidas a três tratamentos de competição no sítio Campo (exceto para sobrevivência, todos os demais parâmetros referem-se apenas ao experimento 2). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas. MFA - massa foliar por área.....	41
Tabela 2 - Parâmetros avaliados nas plantas de <i>A. angustifolia</i> submetidas a dois tratamentos de competição no sítio Mata. * Médias (\pm erro padrão) foram significativamente diferentes; ns - diferenças não significativas ($P \leq 0,1$). MFA - massa foliar por área.	42
Tabela 3 - Parâmetros avaliados nas plantas de <i>A. angustifolia</i> submetidas a dois tratamentos de competição no sítio Pinus. * Médias (\pm erro padrão) foram significativamente diferentes; ns - diferenças não significativas ($P \leq 0,1$). MFA - massa foliar por área.....	43
Tabela 4 - Alguns parâmetros das plantas em diferentes tratamentos nos diferentes sítios, análise estatística entre sítios Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.....	45
Tabela 5 - Análise nutricional da parte aérea das plantas de <i>A. angustifolia</i> submetidas a três tratamentos de competição no sítio Campo. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.....	47
Tabela 6 - Análise nutricional da parte aérea das plantas de <i>A. angustifolia</i> submetidas a dois tratamentos de competição nos sítios Mata e Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.....	48
Tabela 7 - Análise nutricional do solo junto às plantas de <i>A. angustifolia</i> submetidas aos três tratamentos de competição no sítio Campo. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.....	50
Tabela 8 - Análise nutricional do solo junto às plantas de <i>A. angustifolia</i> que foram submetidas a dois tratamentos de competição nos sítios Mata e Pinus ($P \leq 0,1$).....	51
Tabela 9 - Índices de área de foliagem ($m^2 m^{-2}$) sobre as plântulas de <i>A. angustifolia</i> nas diferentes estações do ano, sítios e tratamentos. A avaliação das diferenças estatísticas foi feita entre tratamentos dentro de cada estação e sítio. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.....	55
Tabela 10 - Conteúdo gravimétrico de água ($g H_2O / g$ terra seca) nos diferentes sítios, estações e locais de coleta. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras maiúsculas indicam diferenças entre tratamentos dentro das estações e letras minúsculas as diferenças entre estações dentro de cada tratamento ($P \leq 0,05$).....	56

Capítulo 2

Tabela 1 – Algumas relações entre variáveis medidas em plantas <i>A. angustifolia</i> e <i>P. Elliottii</i> submetidas à monocultura e mistura, e dois níveis de luz. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).....	97
Tabela 2 - Macronutrientes do substrato de cultivo antes do plantio (pré-tratamento) e após o desmonte do experimento (pós-tratamento). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras iguais não diferem significativamente entre si. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.....	100

Tabela 3 - Análise física e de micronutrientes do substrato de cultivo antes do plantio (pré-tratamento) e após o desmonte do experimento (pós-tratamento). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas..... 101

Tabela 4 - Teores de nutrientes na parte aérea de plantas de *A.angustifolia* e de *P. elliottii* submetidas a tratamentos de monocultura ou mistura e sob condições de luz e de sombra. Médias (\pm erro padrão) seguidas letras iguais não diferem significativamente entre si. ns - não significativo ($P \leq 0,05$)..... 103

Capítulo 3

Tabela 1 - Parâmetros adicionais de crescimento de plantas de *A. angustifolia* cultivadas em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas..... 141

Tabela 2 - Análise física e química do substrato de cultivo utilizado antes do plantio (pré-tratamento) e após o desmonte do experimento (pós-tratamento). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas..... 143

Tabela 3 - Teor de nutrientes por grama de matéria seca na parte aérea de plantas de *A.angustifolia* submetidas a tratamentos de competição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes diferem significativamente pelo teste de separação de médias Tukey ($P \leq 0,05$)..... 144

Índice de Figuras

Capítulo 1

- Figura 1** -Variações de precipitação e temperatura média máxima e média mínima na Floresta Nacional de São Francisco de Paula durante o período do experimento (julho/02 - maio/05)..... 25
- Figura 2** - Esquema dos tratamentos impostos. Em (1) estruturas montadas para o experimento de competição na Mata e no Pinus, onde (a) representa o tratamento sem competição e (b) o tratamento competição. Em (2), cones montados para o experimento de competição no Campo, onde (A) representa o tratamento sem competição, (B) o tratamento competição radicular e (C) o tratamento competição total (aérea e radicular). 27
- Figura 3** - Comprimento total da parte aérea (cm) ao longo do tempo de plântulas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição no sítio Campo, (a) experimento 1, (b) experimento 2. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas. Nos gráficos são indicados o número de plantas utilizadas para análise do parâmetro em questão..... 35
- Figura 4** - Comprimento total da parte aérea (cm) ao longo do tempo de plântulas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição radicular nos sítios (a) Mata e (b) Pinus. * Médias (\pm erro padrão) foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$). Nos gráficos são indicados o número de plantas utilizadas para análise do parâmetro em questão..... 36
- Figura 5** - Biomassa de plantas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição nos sítios (a) Campo (b) Mata (c) Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas..... 37
- Figura 6** - Área de raiz de plantas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição nos sítios (a) Campo, (b) Mata e (c) Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas..... 39
- Figura 7** - Conteúdo de clorofilas (a, b e total) de plantas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição nos sítios (a) Campo, (b) Mata e (c) Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.... 40
- Figura 8** - Análise nutricional do solo junto às plantas de *A. angustifolia* submetidas a dois tratamentos de competição nos sítios Mata e Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas..... 53
- Figura 9** - Aspecto geral de plântula de *A. angustifolia* considerada morta no interior da Mata. Escala: 1 cm. Todas as plântulas encontradas mortas na Mata tiveram o mesmo aspecto..... 64
- Figura 10** - Em (a) aspecto geral de plântulas de *A. angustifolia* que foram danificadas por formigas no Campo. Escala: 5 cm. Em (b) árvores adultas de *A. angustifolia* com mais de uma copa encontradas em campo aberto. Sugere-se que essas múltiplas copas tenham início de brotamentos causados por herbivoria ou fogo..... 65

Capítulo 2

- Figura 1** – Relação entre comprimento (cm) e área (cm²) de folhas de *P. Elliottii* nas plantas em monocultura e mistura do tratamento de luz, ao final do experimento de serie de reposição..... 86
- Figura 2** – Relação entre comprimento (cm) e área (cm²) de folhas de *P. Elliottii* nas plantas em monocultura e mistura do tratamento de sombreamento de 70 %, ao final do experimento de serie de reposição..... 87

Figura 3 - Comprimento total da parte aérea (altura da parte aérea + comprimento dos ramos) de plantas de (a) <i>A. angustifolia</i> e (b) <i>P. eliottii</i> plantadas em monocultura e mistura e sob dois níveis de luz, ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).....	93
Figura 4 - Altura da parte aérea de plantas de (a) <i>A. angustifolia</i> e (b) <i>P. eliottii</i> plantadas em monocultura e mistura e sob dois níveis de luz. ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).....	94
Figura 5 - Diâmetro da base do caule de plantas de (a) <i>A. angustifolia</i> e (b) <i>P. eliottii</i> plantadas em monocultura e mistura e sob dois níveis de luz, ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).....	95
Figura 6 - Biomassa da parte aérea, da raiz principal, das raízes laterais e biomassa total de raiz das plantas de (a) <i>A. angustifolia</i> e (b) <i>P. eliottii</i> plantadas em monocultura (mono) e mistura (mist), sob dois níveis de luz (sombra e luz) ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).....	96
Figura 7 - Conteúdo de clorofilas por unidade de área nas folhas das plantas de (a) <i>A. angustifolia</i> e (b) <i>P. eliottii</i> plantadas em monocultura (mono) e mistura (mist) e sob dois níveis de luz (sombra e luz), ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.....	98

Capítulo 3

Figura 1 - Câmara de vidro (rizotron) utilizada para crescimento de plântulas de <i>A. angustifolia</i> e <i>P. eliottii</i> . Confeccionadas com lâminas de vidro de 0,4 cm de espessura, duas lâminas principais unidas na lateral por lâminas de vidro de 4 cm de largura e na parte inferior uma lâmina de 2 cm de largura, sendo utilizado silicone para unir as lâminas. Espaço interno de volume igual a 806,4 cm ³ (dimensões 32 x 28 x 0,9 cm). Preenchida com substrato composto de uma mistura de terra de mata com <i>A. angustifolia</i> , terra de plantio de <i>P. eliottii</i> e areia (1:1:2, v:v:v).....	125
Figura 2 - Médias mensais de temperatura (a) e umidade relativa do ar (b) na casa de vegetação durante o primeiro ano do experimento.....	128
Figura 3 - Variações temporais no comprimento de diferentes porções radiculares e da parte aérea de <i>A. angustifolia</i> , quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. As barras verticais indicam o erro padrão da média. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.....	133
Figura 4 - Variações temporais na (a) área e (b) comprimento de raízes laterais de <i>A. angustifolia</i> presentes em diferentes camadas verticais do solo, quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. As barras verticais indicam o erro padrão da média. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas. 5cm, 10 cm e 15 cm, lê-se: 0 - 5 cm, 5 - 10 cm e 10 - 15.....	135
Figura 5 - Variações temporais na (a) área e (b) comprimento da raiz principal de <i>A. angustifolia</i> , quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.....	136
Figura 6 - Variações temporais no (a) comprimento total e (b) altura da parte aérea de <i>A. angustifolia</i> , quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. As barras verticais indicam o erro padrão da média. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes desde o ponto indicado pelo * ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.....	137
Figura 7 - Áreas de raiz total, raiz principal e raiz lateral de primeira ordem de plantas de <i>A. angustifolia</i> quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição, ao final do experimento. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.....	139
Figura 8 - Biomassa de parte aérea, raiz total, raiz principal e raízes laterais de primeira ordem, no final do experimento, de plantas de <i>A. angustifolia</i> quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de	

competição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas..... 140

Introdução Geral

O grande propósito dos estudos de ecologia de populações e comunidades é entender a maneira pela qual os diferentes tipos de interações afetam a dinâmica e a estrutura de um sistema em particular. As interações ocorrem entre os organismos e o meio abiótico e entre os diferentes organismos no sistema. A competição entre organismos é uma destas interações, e vem sendo estudada desde o século XIX. As interações negativas ou competição exercem grande efeito sobre os indivíduos, podendo com isso, alterar a estrutura das comunidades vegetais (*e. g.* Grime, 1979; Tilman, 1988; Keddy & Shipley, 1989).

A espécie que constitui o foco do nosso estudo é *Araucaria angustifolia*, (Bertol.) Kuntze conífera emergente da floresta com araucária ou Floresta Ombrófila Mista (Pastore, 1986), formação exclusiva do hemisfério sul (Backes, 1988). Apesar de ocorrer naturalmente por quase todo o planalto meridional brasileiro, é nos três estados do sul do país que a *A. angustifolia* apresenta sua mais ampla área de distribuição (Oliveira, 1948). A *A. angustifolia* é uma das poucas gimnospermas nativas do Brasil, sendo pertencente à família Araucariaceae. A espécie produz madeira de alta qualidade; em 1947, por exemplo, a exportação total de madeiras brasileiras foi de 629.000 toneladas; destas, 476.400 toneladas eram de *A. angustifolia*. As florestas com *A. angustifolia*, no início do Século XX, ocupavam no Brasil 200.000 km² (Aubreville, 1949). Hoje, pouco destas florestas contínuas existem, o que prejudica o fluxo gênico entre as populações da espécie, levando esta a desenvolver doenças genéticas que aceleram o processo de extinção (Auler, 2000). A espécie hoje faz parte da lista de espécies ameaçadas de extinção na categoria criticamente ameaçada (IUCN, 2006), e da reversão deste quadro dependem várias

outras espécies, tanto vegetais quanto animais, a ela associadas. A *A. angustifolia* é espécie chave para este ecossistema, pois é fonte importantíssima de alimento para a fauna, por produzir enormes quantidades de pinhões (sementes da espécie). No entanto, atualmente no Estado do Rio Grande do Sul, os programas de reflorestamento e florestamento estão centrados em espécies dos gêneros exóticos *Pinus* e *Eucalyptus*. Desta forma, esforços precisam ser feitos tanto no sentido de auxiliar e promover a regeneração natural, quanto de estimular o repovoamento e o reflorestamento com *A. angustifolia* e, com isso, assegurar a preservação do ecossistema e possibilitar, no futuro, a utilização sustentável de seus recursos econômicos. Tais objetivos somente serão atingidos através de um conhecimento profundo sobre a ecologia e fisiologia da espécie, e é neste aspecto que reside a maior lacuna de conhecimento a respeito da mesma.

Alguns estudos foram feitos para explicar a dinâmica da Floresta Ombrófila Mista, sendo que nenhum deles avaliou diretamente o efeito da competição. Uma das discussões sobre a dinâmica da Floresta Ombrófila Mista refere-se à invasão da floresta sobre o campo. Segundo alguns autores, uma das primeiras espécies a invadir o campo é a *A. angustifolia* (Klein, 1960). Outra questão relevante diz respeito à retração da Floresta Ombrófila Mista, a qual estaria cedendo espaço para a Floresta Ombrófila (Mata Atlântica). A competição seguramente desempenha papel relevante nestes dois processos e, com foco nestas duas questões, o capítulo 1 avalia a importância da competição na relação da *A. angustifolia* com os ambientes onde esta atualmente se encontra.

Como alternativa econômica, estão sendo plantadas espécies arbóreas exóticas de crescimento rápido, o que está alterando profundamente a fisionomia de

certas áreas no Rio Grande do Sul. Para que possamos manejar e indicar outras alternativas, precisamos avaliar o efeito destas plantas exóticas no ambiente e na interação com as espécies (animais, microorganismos e vegetais) nativas. Assim, os capítulos 2 e 3 avaliam a competição intra-específica com *A. angustifolia* e inter-específica entre as coníferas *A. angustifolia* (nativa) e *P. elliotii* (exótica), em experimentos controlados. No capítulo 2, analisa-se, além da competição entre as duas espécies, a competição intra-específica e o efeito da maior ou menor disponibilidade da luz nestas interações. O capítulo 3 concentra-se no estágio inicial do crescimento sistema radicular da *A. angustifolia*, quando sob interação intra- e inter-específica.

CAPÍTULO 1

Competição em campo e florestas: qual sua importância para o estabelecimento e crescimento inicial de *A. angustifolia*?

Roberta Boscaini Zandavalli¹, Mário Luís Garbin², Lúcia Rebello Dillenburg¹³

¹Departamento de Botânica e ² Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 95000, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; ³Corresponding author*

* Fax: +55 051 3316 7670, e-mail: lucia.dillenburg@ufrgs.br

Palavras chave: competição, *Araucaria angustifolia*, estabelecimento, crescimento, trincheira

Resumo

O processo de invasão do campo por espécies arbóreas é tratado como uma tendência da interface campo-floresta no sul do Brasil. Nesta região a Floresta Ombrófila Mista caracteriza-se pela presença da conífera emergente *Araucaria angustifolia*. Esta espécie, segundo alguns autores, estaria avançando sobre os campos adjacentes e estaria com problemas de regeneração dentro da floresta. Também tem-se verificado a colonização de plantações da conífera exótica *Pinus elliottii* por esta espécie. Para avaliar o efeito da competição, foram desenvolvidos experimentos de redução da competição aérea e radicular no campo, e somente redução da competição radicular em dois sítios florestais (mata nativa e plantação de *P. elliottii*). Para o sítio Campo, foram impostos três tratamentos: alívio tanto da competição radicular quanto aérea (sem competição), alívio somente da competição aérea (competição radicular) e permanência da competição aérea e radicular existentes (competição). Para cada uma das florestas (Mata e Pinus), foram impostos dois tratamentos: parcelas com trincheira (alívio da competição radicular) e sem trincheira (com competição). A manutenção da competição radicular aumentou a biomassa da parte aérea das plantas na Mata em 23 % e reduziu em 30 % e 15 % a das plantas no Campo e Pinus, respectivamente. No Campo, as plantas sob competição radicular apresentaram maior razão C:N (67,78) do que as plantas sem competição (53,18), devido à pequena restrição luminosa para a fixação de C, mas provável restrição na absorção de N, devido à competição entre raízes (teores foliares de 0,68 % sob competição radicular e de 0,87 % na ausência de competição). Tanto no Campo quanto na Mata, houve grande mortalidade de plântulas, principalmente no primeiro ano: 54 % no Campo (herbivoria por formigas) e 46 % na Mata (ação de

patógenos). Os resultados mostraram que no campo, ambiente com maior disponibilidade de luz, a competição foi mais intensa. O ambiente proporcionado pelo *P. elliotii* facilitou o estabelecimento (15 % de mortalidade) da *A. angustifolia*. Em ambientes com baixa regeneração da espécie, como a mata nativa, e em locais de possível colonização, como o campo, fatores como herbivoria e patógenos podem ser determinantes do sucesso de estabelecimento da espécie.

Abstract

The process of grassland invasion by forest tree species is treated as a general trend in the forest-grassland interfaces of southern Brazil. These native forests (Ombrophylous Mixed Forest) are characterized by the presence of a canopy-emergent conifer, *Araucaria angustifolia*. According to some authors, there are limitations to the specie's regeneration inside the forest and it would tend to invade the adjacent grassland areas. This species has also been found to colonize some plantation of the exotic conifer *Pinus elliottii*. In order to evaluate the competition effects over the species, experiments were designed to reduce shoot and root competition in the grassland and root competition only in two forest sites (native forest and *Pinus* plantation). For the grassland site, three treatments were imposed: reduction of the root and shoot competition (nocompetition treatment), shoot competition reduction only (root competition treatment) and maintenance of the pre-existing competition conditions (competition treatment). For each forest site, two treatments were imposed: reduction of root competition (trenching treatment) and maintenance of root competition (no trenching). The results showed that competition was more pronounced in the most productive (high light availability) site: grassland. Root competition increased shoot biomass in 23 % in the native forest, but caused 30% and 15% reductions in the grassland and in the *Pinus* plantation, respectively. Plants under root competition in the grassland showed higher C:N ratio (67.78) when compared to the no competition treatment (53.18), given that there was no restriction for C assimilation and they probably had nitrogen limitations due to root competition (0.68 % of N content under root competition and 0.87 % of N content in the no competition treatment). Mostly in the first year, there was a high plant mortality,

both in the native forest (46 %, due to pathogens) and in the grassland (54 %, due to ants). The *P. ellioti* plantation facilitated the establishment of *A. angustifolia* (15 % of mortality). In environments with limited regeneration of the species, such as the native forest, and in those of possible colonization by the species, such as the grassland, herbivores and pathogens, could be important determinants of the establishment success of *A. angustifolia*.

Introdução

A *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (família Araucariaceae) é uma gimnosperma nativa do sul do Brasil. Forma com outras espécies a Floresta Ombrófila Mista (Pastore *et al.*, 1986). Muitas árvores desta espécie foram cortadas para exploração madeireira, diminuindo drasticamente a área de floresta (Aubreville, 1949). O período de maior extração de madeira foi no início do século XX. E em 1947, 76 % da exportação total de madeiras brasileiras (629.000 toneladas) eram de *A. angustifolia* (Aubreville, 1949). Esforços precisam ser feitos no intuito de preservar e ampliar a floresta restante, a qual representa um ecossistema importante para a região sul do Brasil.

Neste ecossistema, segundo Klein (1960), a *A. angustifolia* seria uma das espécies florestais pioneiras, com dificuldade de regeneração no interior de florestas, dado seu caráter heliófilo. Rambo (1951, 1956) salienta o caráter temperado do pinhal (Floresta Ombrófila Mista) e o considera formação dominante nas regiões mais frias do planalto. Nas áreas de menor altitude, onde o clima favorece o estabelecimento das matas pluviais latifoliadas (Floresta Ombrófila Densa), observa-se a substituição dos elementos temperados do pinhal por elementos tropicais oriundos daquelas florestas. De acordo com Goergen & Schmithusen (1980), as áreas de distribuição de várias espécies de coníferas filogeneticamente antigas, como *Araucaria angustifolia*, constituem habitats onde as demais espécies arbóreas encontram-se nos limites de sua distribuição geográfica. Veblen (1982) relaciona o caráter de relicto de *Araucaria araucana* no Chile a uma estratégia de fuga de competição, e Havel (1971) conclui que as espécies *A. cunninghamii* e *A. hunsteinii* apresentam capacidade regenerativa na Nova Guiné, em áreas onde as condições

climáticas e edáficas não favorecem o desenvolvimento de florestas pluviais tropicais. Backes (1988), após analisar numerosos dados de clima, concluiu que a *A. angustifolia* está confinada a locais onde o clima é desfavorável às espécies tropicais, pois a capacidade competitiva da conífera em questão é considerada menor do que a das espécies latifoliadas. Portanto, a distribuição atual da *A. angustifolia* não estaria em função direta dos condicionamentos ambientais, mas talvez determinada pelos sistemas de latifoliadas com as quais compete.

A distribuição atual da *A. angustifolia* no Rio Grande do Sul inclui os campos de cima da serra, onde o presente estudo foi realizado. Na região existe um mosaico formado por regiões de campo e capões (ilhas) de floresta com *A. angustifolia*. Onde ocorrem florestas mais contínuas, a transição para o campo se dá de forma abrupta, devido a ação antropogênica. Os campos nesta região são relictos de um clima mais seco e frio (Behling *et al.*, 2004) e atualmente com o clima mais úmido, a floresta estaria avançando sobre o campo (Oliveira & Pillar, 2004). Segundo Klein (1960), a *A. angustifolia* seria uma das primeiras espécies a invadir o campo. Neste processo lento, as plantas interagem e sofrem interferência de fatores bióticos e antropogênicos.

No interior das florestas e no campo, as plantas jovens são submetidas a grandes variações no regime luminoso, tanto sob o ponto de vista espacial quanto temporal. Experimentos de curta duração abordando os efeitos da luz sobre o crescimento de plantas jovens de *Araucaria angustifolia* e feitos sob condições de sombreamento homogêneo (sombrite) (Inoue *et al.*, 1979; Inoue, 1980; Duarte & Dillenburg, 2000; Franco, 2003; Clebsch, 2004), mostraram que a espécie é capaz de se desenvolver sob variados níveis de sombreamento, colocando em dúvida o caráter

supostamente pioneiro e heliófilo da espécie. Além destes estudos em casa de vegetação, avaliação a campo (Duarte *et al.*, 2002) atestou que a baixa luminosidade existente em alguns ambientes de submata com baixo recrutamento da espécie não constitui fator limitante a este processo. Enquanto a competição por luz tem sido comumente apontada como um fator limitante à regeneração da espécie, a competição radicular por recursos do solo (água e nutrientes) tem sido relegada a um segundo plano. A expressão "tolerância ao sombreamento", frequentemente aplicada a plantas que conseguem se desenvolver sob o dossel de outras, pode não ser totalmente apropriada, pois apenas um dos fatores a que as plantas estão sujeitas (a menor disponibilidade de luz, no caso) é considerado (Dillenburg *et al.*, 1993). Na sub-mata de uma floresta, as plantas competem não apenas por luz, mas também por água e nutrientes (Horn, 1985; Jones & Sharitz, 1990). Horn (1971) sugere que o axioma de que o grau de tolerância ao sombreamento aumenta com o estágio sucessional das árvores só pode ser confirmado se o conceito de tolerância incluir não apenas o fator luz, mas também a competição radicular.

A relevância da competição radicular e o efeito da vegetação florestal e campestre sobre o estabelecimento e crescimento constituem aspectos ainda não investigados para *A. angustifolia*. Na busca de adequadas práticas de plantio e manejo, visando a acelerar a regeneração, promover o repovoamento e incentivar o reflorestamento com a espécie, a disponibilidade de luz não pode ser o único alvo de atenção, devendo ser também definida a importância do acesso radicular aos recursos do solo, acesso esse fortemente influenciado pela intensidade da competição e pela identidade das plantas vizinhas. Neste trabalho entende-se por competição qualquer efeito negativo na interação entre plantas (Connell, 1990).

Além de avaliada a competição em ambiente campestre e de mata nativa, foi realizado experimento de redução da competição radicular em um plantio de *P. elliottii*. Foi anteriormente observado que a *A. angustifolia* comumente encontra-se colonizando áreas de plantação de *Pinus* próximas à mata nativa, a qual constitui a fonte de sementes para tal colonização. Além disso, as espécies de *Pinus* estão sendo plantadas como alternativa econômica no Rio Grande do Sul. Este experimento em plantação de *Pinus* foi conduzido para que possamos conhecer os efeitos de uma espécie exótica no crescimento e estabelecimento da *A. angustifolia*.

Para avaliar este importante fator ecológico, que pode potencialmente afetar o estabelecimento e o crescimento de plântulas de *Araucaria angustifolia* - a competição radicular - o estudo aqui proposto tem por hipóteses:

1. A competição radicular exerce efeito no estabelecimento e crescimento inicial de *A. angustifolia*, tanto em ambientes de mata quanto em campos adjacentes.
2. Diferentes ambientes vegetacionais (mata nativa, campo e plantação de *Pinus*) resultam em diferentes padrões de estabelecimento e crescimento inicial de *A. angustifolia*.

Material e métodos

Local do estudo

O trabalho foi realizado na Floresta Nacional (FLONA) de São Francisco de Paula (IBAMA), localizada na porção leste do planalto sulbrasileiro no Rio Grande do Sul, Brasil. Esta FLONA encontra-se nas coordenadas 29° 24'S e 50° 22'W, numa cota altitudinal de 912m, distante 150 km de Porto Alegre. Segundo Köeppen, o clima é do tipo "Cfbg", subtropical, úmido e sem estiagem, com freqüentes

nevoeiros (Mota, 1951). Dados de pluviosidade e temperatura nos anos de realização dos experimentos encontram-se na figura 1. Os solos da região são classificados como Cambissolos de textura argilo-siltoso, com substrato basáltico, fortemente ácido, com teores altos de alumínio trocável e de matéria orgânica. A vegetação é predominantemente campo, com alguns capões de floresta com *A. angustifolia* (Fernandes & Backes, 1998).

Disposição dos tratamentos

Os sítios onde foram conduzidos os experimentos de competição consistem de uma área de campo com vegetação graminóide densa e alta ($\cong 1$ m), com a predominância de *Andropogon lateralis*, uma área de floresta nativa (Floresta Ombrófila Mista), e uma área de plantio de *Pinus elliottii*. Estes três sítios serão doravante denominados de **Campo**, **Mata** e **Pinus**, respectivamente.

Para analisar o impacto da competição por recursos do solo sobre o crescimento da *A. angustifolia* nas duas áreas de mata, foram estabelecidos, de forma sistemática, 10 pares de parcelas de 1 m x 1 m. As parcelas de cada par foram localizadas em locais das duas florestas com regime luminoso e declividade semelhantes. Uma parcela de cada par foi mantida intacta e na outra foram cavadas trincheiras ao longo dos lados do quadrado, para reduzir a competição radicular (Horn, 1985). Estas trincheiras foram feitas com 20 cm de largura e 30 cm de profundidade, e foram novamente preenchidas com solo. A cada dois meses elas eram novamente escavadas com o auxílio de uma pá de corte, tendo como finalidade romper as raízes que porventura penetrassem o quadrado. A vegetação herbácea

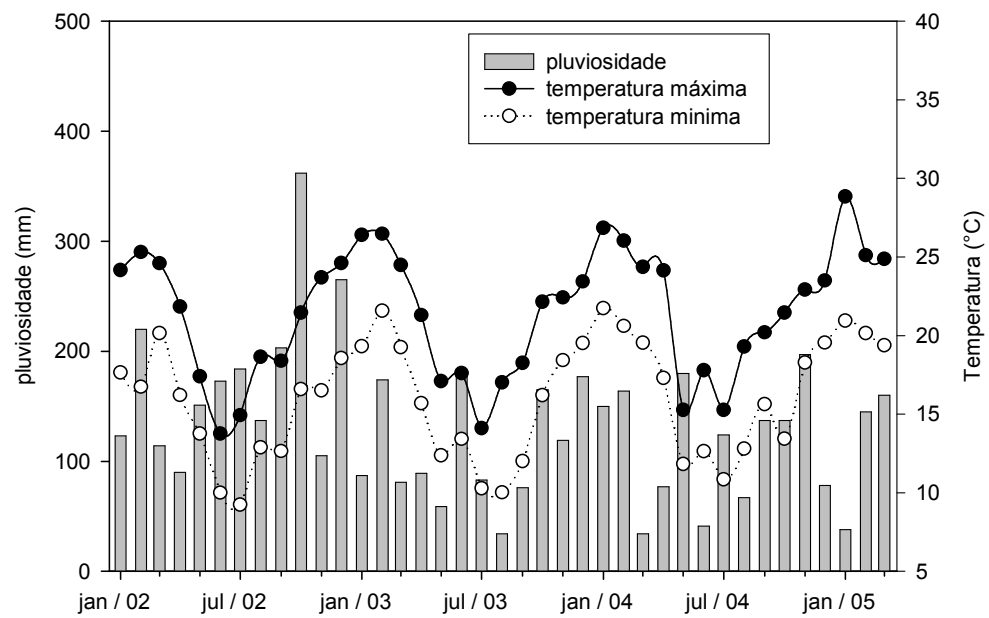


Figura 1 - Variações de precipitação e temperatura média máxima e média mínima na Floresta Nacional de São Francisco de Paula durante o período do experimento (julho/02 - maio/05).

existente dentro das parcelas com trincheiras foi removida. Dentro de cada parcela (com ou sem trincheira), foram plantados, centralmente, quatro pinhões pré-germinados. As plântulas foram cercadas com estrutura aramada, utilizando-se estacas para a fixação da tela de metal (malha de 3 cm), para garantir proteção contra a predação por animais (Fig. 2). Nestes dois sítios o experimento foi montado entre julho e agosto de 2002 e desmontado dois anos e 10 meses depois (maio - junho / 2005). Após o primeiro ano (em setembro – outubro / 2003), foram retiradas três das quatro plântulas, para evitar a competição intra - específica.

Na área de campo, foram estabelecidos três tratamentos: alívio tanto da competição radicular quanto aérea (sem competição), alívio somente da competição aérea (competição radicular) e permanência da competição aérea e radicular existentes (competição total). Cada tratamento foi composto de 10 unidades experimentais, somando 30 unidades no total. Foram confeccionados cones com grampo “c” (para estofados) e tela metálica (malha de 3 cm), que serviram tanto para proteção contra predação da semente como para auxiliar na redução da competição por luz (Belcher *et al.*, 1995). Para a diminuição da competição radicular e aérea, toda a vegetação campestre presente em parcelas de 1 m x 1 m, tendo as plântulas como centro, foi removida e substituída por folhas secas de gramíneas. Para remoção da competição aérea, a estrutura do cone serviu para afastar os colmos e outros ramos da vegetação campestre adjacente, diminuindo o sombreamento por eles proporcionado. Além disso, a vegetação herbácea foi deitada manualmente neste

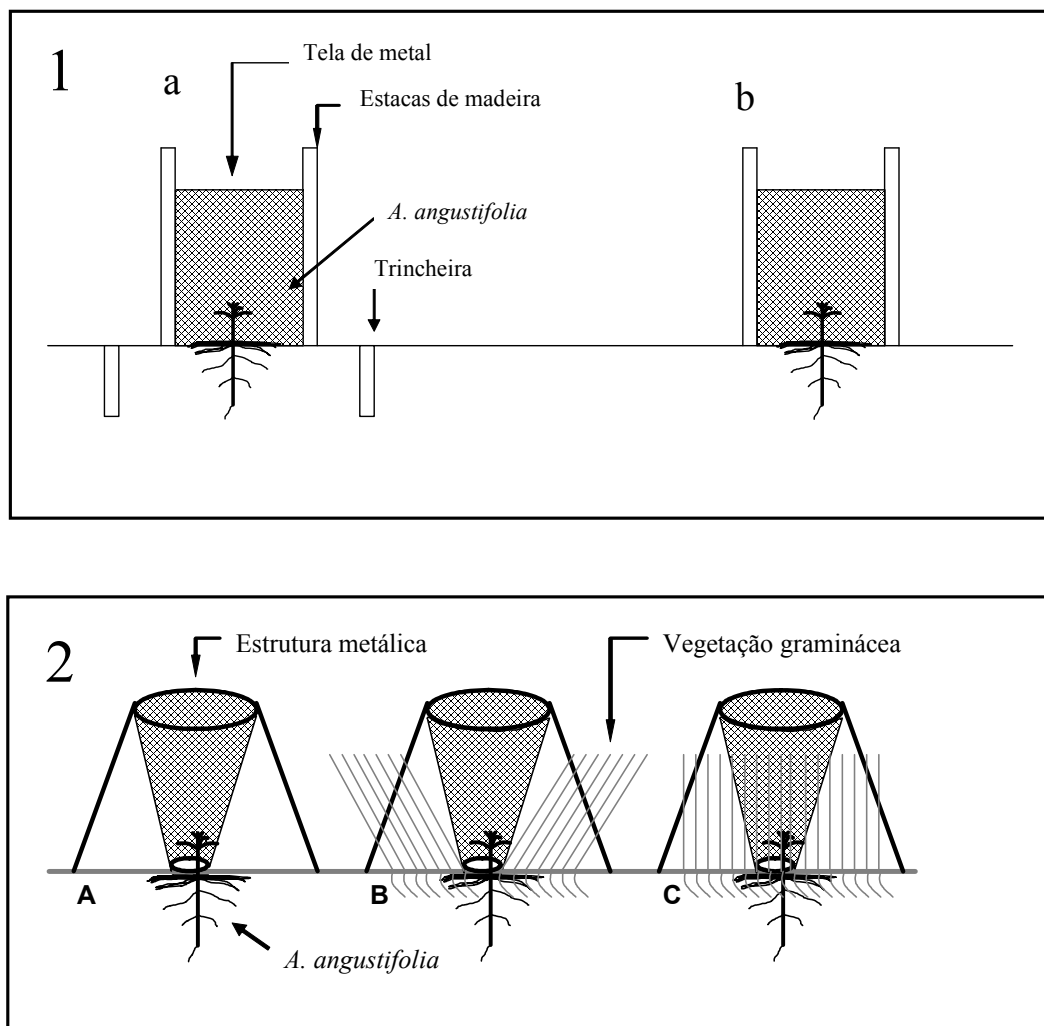


Figura 2- Esquema dos tratamentos impostos. Em (1) estruturas montadas para o experimento de competição na Mata e no Pinus, onde (a) representa o tratamento sem competição e (b) o tratamento competição. Em (2), cones montados para o experimento de competição no Campo, onde (A) representa o tratamento sem competição, (B) o tratamento competição radicular e (C) o tratamento competição total (aérea e radicular).

tratamento. Para o tratamento com competição total, onde a competição aérea e radicular foram mantidas, nenhuma remoção ou manipulação da vegetação adjacente foi feita, mantendo-se, porém, o cone (Fig. 2). Devido a dificuldades resultantes da predação por formigas, este experimento foi repetido em dois anos consecutivos, sendo mantidas três plântulas por cone. O primeiro experimento teve duração de 10 meses (setembro / 02 a julho / 2003) e o segundo de 9 meses (agosto / 2004 a maio / 2005).

Acompanhamento do crescimento da parte aérea

Em todas as áreas, foram monitorados a sobrevivência e o crescimento em altura + ramos laterais (comprimento total da parte aérea), com frequência entre um e dois meses, por um período de dois anos e seis meses para Mata e Pinus e sete meses para o Campo. A diferença no período de monitoramento das plantas entre as duas florestas e o campo ocorreu devido à dificuldade de manter o experimento de campo por mais tempo, resultado da forte herbivoria por formigas. A taxa de crescimento relativo (TCR) foi calculada através da fórmula: $([C_f - C_i] / C_i) / t$, 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 das plantas

Ao final do experimento, as plantas foram coletadas inteiras para avaliações de crescimento das partes aérea e radicular e dos teores de nutrientes e clorofilas nas folhas. Para tal, foi retirado um torrão de terra ao redor das plantas de dimensões 50 cm x 50 cm x 40 cm. Estes torrões contendo as plantas foram delicadamente

desmanchados com o auxílio de água corrente e pinça. O desmonte foi bloqueado para evitar a segregação dos tratamentos.

1. Medidas de crescimento:

Os parâmetros de raiz, como: área, número de ramificações, comprimento e diâmetro das raízes laterais de 1ª e 2ª ordens e comprimento e área da raiz principal foram obtidos através da imagem do sistema radicular de quatro plantas (sorteadas) de cada tratamento. Após a retirada das plantas do torrão de terra e separado o sistema radicular da parte aérea, as raízes ainda, eram separadas em raiz principal e raízes laterais de 1ª ordem com uma tesoura de ponta fina e colocadas sobre um cartolina azul. Com uma câmera digital de 5.1 megapixels de resolução (DSC-P100, SONY CORP. SKD, Japan) foram obtidas as imagens que eram passadas para um PC e com o auxílio do programa SigmaScan Pro 5.0 (SPSS Inc., IL, USA) eram calculados os parâmetros de raiz. As biomassas foram obtidas através da pesagem das diferentes partes das plantas após secagem em estufa a 60°C por 10 dias. O comprimento da parte aérea no final do experimento foi obtido com o auxílio de uma trena e o diâmetro do ápice e base do caule, assim como a distância entre as folhas foram medidos com um paquímetro digital (Starret, Itu, São Paulo).

2. Massa foliar por área:

Foram coletadas 10 folhas maduras do caule de *A. angustifolia* para cálculo da massa foliar por área (MFA). As folhas coletadas foram colocadas sobre um fundo azul, para haver contraste de cor, próximas à uma escala em forma de L de 5,5 cm, graduada a cada 0,5 cm. Imagens foram obtidas utilizando-se uma câmera digital com 5.1 megapixels de resolução (DSC-P100, SONY CORP. SKD, Japan). Depois de obtidas as imagens, as folhas foram levadas para a estufa para secagem a 60 °C,

para posterior pesagem. As imagens foram passadas para um PC e a área foi calculada utilizando-se o programa SigmaScan Pro 5.0 (SPSS Inc., IL, USA).

3. Conteúdo de clorofilas:

O conteúdo de clorofilas (*a*, *b* e total) das plantas de *A. angustifolia* foi obtido retirando-se 10 folhas jovens totalmente expandidas dos ramos mais jovens de cada planta. As folhas foram coletadas logo após as plantas serem retiradas do torrão de terra. Para o cálculo da área das folhas, foram registradas imagens das folhas retiradas, as quais foram obtidas da mesma maneira que as imagens utilizadas para cálculo da MFA. Após a aquisição das imagens, as folhas foram levemente lixadas para a retirada parcial da cutícula e melhor penetração do etanol. Em frascos pretos, foram colocados 18 ml de etanol absoluto e em seguida as folhas. Esse sistema permaneceu sob temperatura ambiente durante um mês (Knudson *et al.*, 1977).

Depois de extraída a clorofila, alíquotas dos extratos foram levadas para espectrofotômetro (Brastectro, SP - 220), onde foram feitas as leituras de absorbância nos comprimentos de onda de 649 e 665 nm.

A determinação da concentração de clorofilas em $\mu\text{g mL}^{-1}$ do extrato foi obtida utilizando-se as equações de Wintermans & DeMots (1965), sendo:

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

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

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

onde, Cl_a , Cl_b e Cl_{tot} são as concentrações de clorofilas a , b e total, respectivamente, e A_{649} e A_{665} são as absorvâncias em 649 e 665 nm, respectivamente.

A concentração de clorofilas (C_{clor}) em $mg\ m^{-2}$ de área foliar da amostra foi calculada através da equação

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

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

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

A = área foliar, em cm^2 .

4. Estado nutricional:

A análise nutricional foi realizada pelo Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS.

As análises do conteúdo de nutrientes da parte aérea foram feitas em três amostras compostas de cada tratamento. As plantas foram secas em estufa a $75^{\circ}C$ e moídas para a análise dos nutrientes. Teores de N, P, K, Ca e Mg foram determinados após digestão por H_2O_2 e H_2SO_4 . O N foi recuperado após destilação em processo semelhante ao de Kjeldahl. O teor de P foi determinado por espectrofotometria após adição de molibdato de amônio e ácido aminonaftolsulfônico. K foi determinado por fotometria de chama após diluição do extrato. Teores de Ca e Mg foram determinados por espectrofotometria de absorção após diluição do extrato e adição de La ou Sr em solução ácida. Teores de Zn, Cu, Mn, Fe e S foram determinados após digestão com $HNO_3 - HClO_4$. Após repouso e

decantação dos extratos, os elementos metálicos são determinados no sobrenadante por fotometria (absorção ou emissão). S foi determinado por turbidimetria. Todos os procedimentos são descritos detalhadamente em Tedesco *et al.*, (1995).

Caracterização do ambiente edáfico e luminoso das parcelas

Foi efetuada coleta de solo junto às parcelas para análise química e física do solo. Essas coletas no experimento do Campo eram efetuadas a, aproximadamente, 50 cm de distância de cada cone. Nas duas florestas foram coletadas amostras de solo, próximas das plantas (50 cm aproximadamente), nos tratamentos de competição. Nos tratamentos sem competição além de coletadas amostras próximas às plantas, ou seja dentro da parcela cercada com trincheira por todos os lados (dentro da trincheira), também foram coletadas amostras de solo fora das parcelas (40 cm de distância das trincheiras) cercadas por trincheiras (fora da trincheira), com o objetivo de verificar se houve efeito da confecção das trincheiras nas concentrações de nutrientes no solo e no conteúdo de água. Foram feitas coletas de solo para avaliação do conteúdo gravimétrico de água, aproximadamente, a cada três meses, seguindo o mesmo procedimento acima exposto.

As análises de solo foram realizadas pelo Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS. Para a análise da argila, as partículas foram separadas por hidróxido de sódio e agitação e determinadas por densímetro. As variáveis químicas analisadas foram matéria orgânica (M.O.), pH, Al+H, CTC, saturação por bases e por Al, N, P, K, Mg, Ca, Al, S, Zn, B, Cu e Mn. Esta análise foi feita em três amostras (próximas no espaço) compostas de cada tratamento. O pH foi determinado em água (1:1), P e K pelo método Mehlich I e a M.O. por digestão úmida. Os elementos Ca, Mg, Al e Mn

trocáveis foram extraídos com KCl 0,1 mol L⁻¹; S-SO₄ com CaHPO₄ 500 mg L⁻¹ e B com água quente. O Zn e o Cu foram extraídos por HCl 0,1M e determinados por espectrofotômetro de absorção. O solo, foi considerado distrófico (baixa saturação de bases), ácido, álico (alta saturação de Al) com altos teores de matéria orgânica.

Nos ambientes, foram coletados dados de índice de área de folhagem (IAF) nas diferentes estações. Nas duas florestas os dados de IAF foram coletados em cima das estruturas de tela, a setenta centímetros do solo. No campo, a coleta dos dados de IAF foi realizada mais próxima das plântulas, eram abertos orifícios na tela de metal por onde passava a haste do aparelho com o sensor óptico, portanto as medidas eram obtidas na altura das plântulas. Para tanto, utilizou-se um analisador de dossel (Plant canopy analyser, LI-2000, Li-Cor, Inc) para estimativa do índice de área de folhagem (IAF) de dossel. Tais medidas foram feitas sazonalmente durante um ano.

Análise dos dados

Foi realizada Análise de Variância (ANOVA), a fim de avaliar o efeito dos tratamentos de competição dentro de cada sítio. Para o índice de área de folhagem (IAF) foi feita uma ANOVA levando-se em consideração dois fatores: sítio e estação do ano (3 x 4). O conteúdo gravimétrico de água no solo foi analisado através de ANOVA levando-se em consideração dois fatores: local de coleta e estação do ano (3 x 2). Foram selecionados alguns parâmetros para a comparação entre os sítios, para tal foi realizada ANOVA utilizando-se os dados dos tratamentos de competição radicular e competição no sítio Campo e dos tratamentos de competição na Mata e Pinus. Para comparações de médias foi utilizado Tukey para todas as análises de dados. No sítio campo, em cada unidade experimental, foram feitas médias das três plantas para análise dos parâmetros.

Resultados

O comprimento da parte aérea no 1º experimento (Fig. 3a) no Campo foi fortemente aumentado em resposta à redução total da competição. No 2º experimento (Fig. 3b) o mesmo padrão não foi encontrado. Neste último experimento, entre aproximadamente 90 e 190 dias, as plantas com competição estavam mais compridas e as plantas sem competição menos, tendo as plantas com competição radicular comprimento intermediário. No final do experimento, no entanto, não houve diferença significativa entre os tratamentos. Na Mata, as plantas com competição mostraram maior comprimento total da parte aérea (Fig. 4a) a partir de 916 dias após o plantio. No Pinus (Fig. 4b), entre 119 e 287 dias após o plantio, as plantas sem competição estavam acentuadamente maiores que as plantas com competição. Esta diferença manteve-se, mas diminuiu ao longo do experimento.

No Campo (Fig. 5a) a biomassa da parte aérea foi maior nas plantas sem competição do que nas plantas com competição total, enquanto que situação inversa foi encontrada na Mata (Fig. 5b). No Pinus (Fig. 5c), não houve diferença. A biomassa do sistema radicular no Campo foi maior nas plantas apenas sob competição radicular do que nas sob competição total. As plantas sob competição radicular só diferiram das plantas sem competição na massa da raiz principal (maior nas primeiras). As plantas sem competição acumularam maior massa radicular do que as plantas sob competição total, devido a um maior acúmulo de massa nas raízes laterais (Fig. 5a). Na Mata não houve diferença em massa radicular entre os tratamentos, e, no Pinus, as plantas sob competição tiveram maior massa de raiz lateral do que aquelas sem competição radicular.

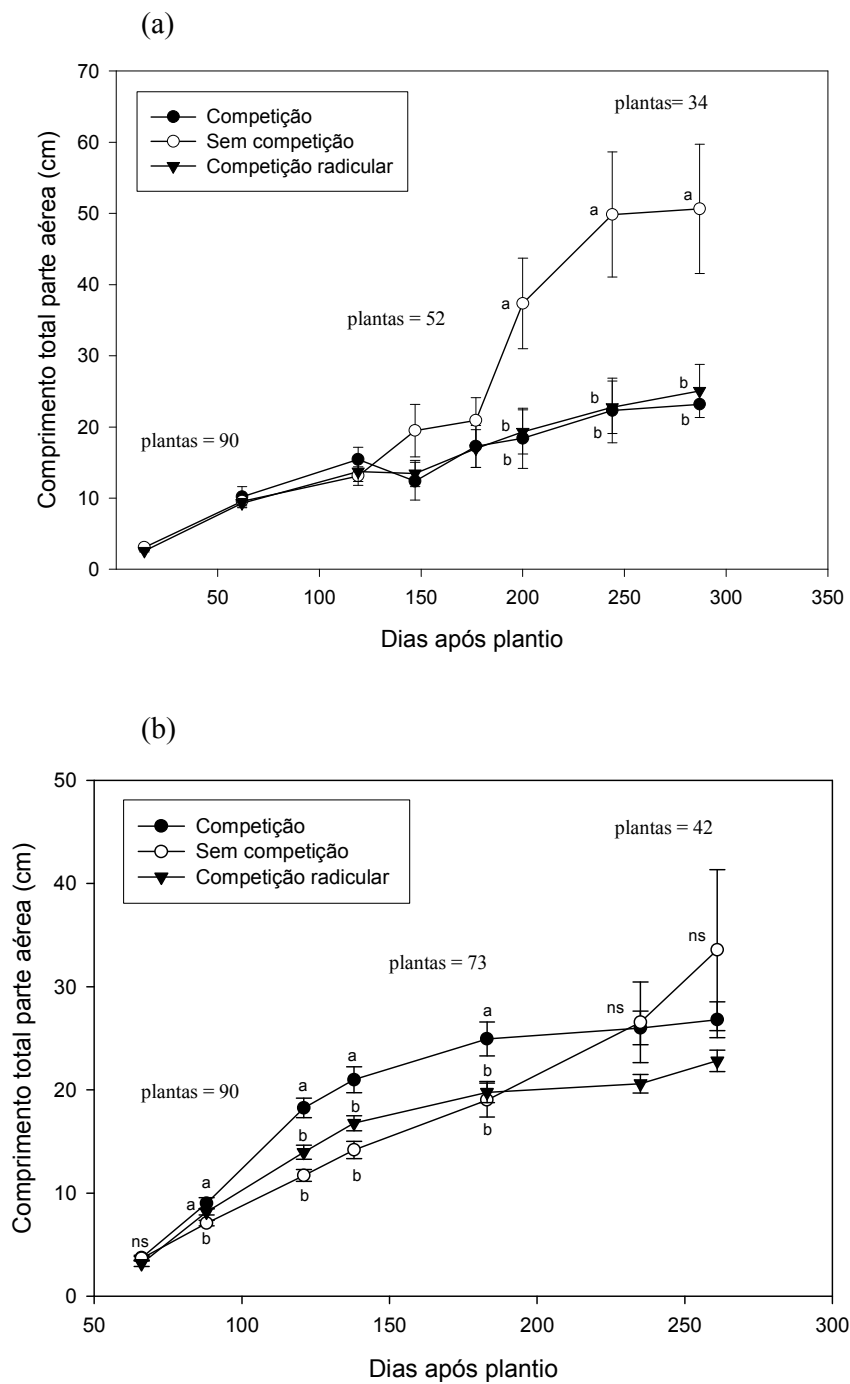


Figura 3- Comprimento total da parte aérea (cm) ao longo do tempo de plântulas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição no sítio Campo, (a) experimento 1, (b) experimento 2. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas. Nos gráficos são indicados o número de plantas utilizadas para análise do parâmetro em questão.

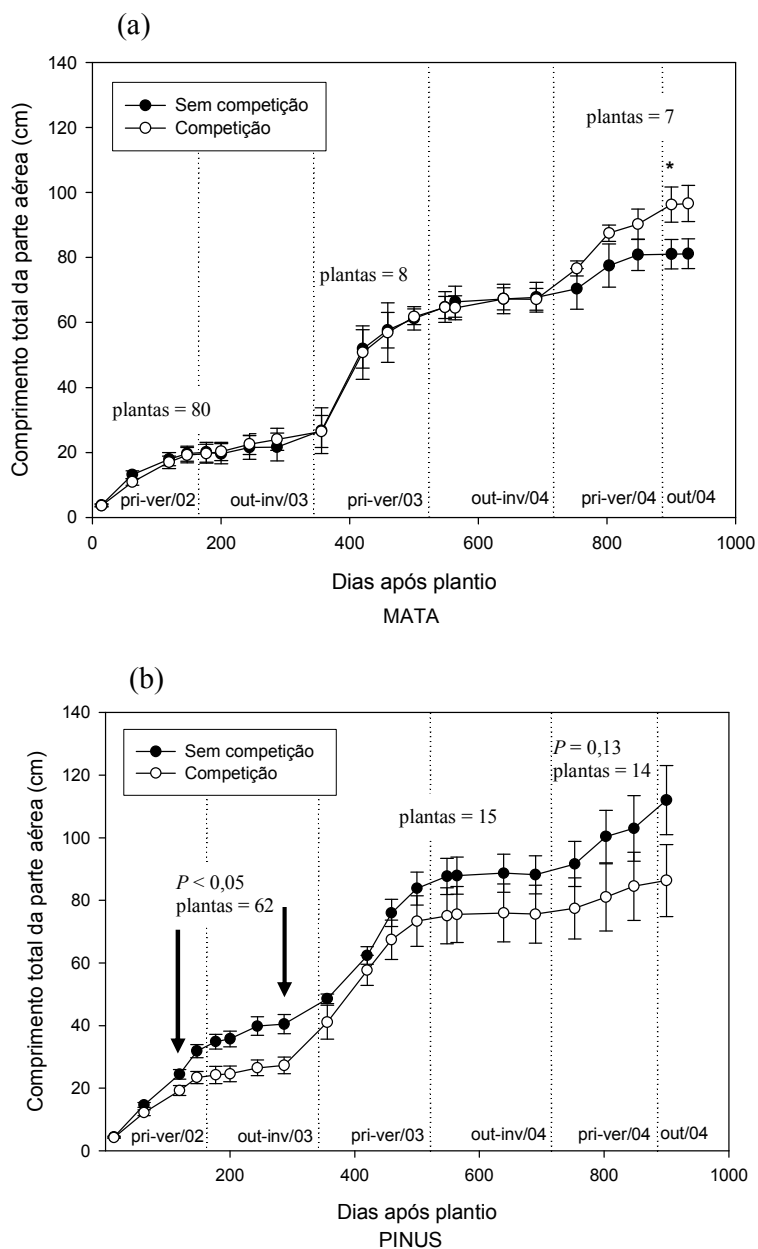


Figura 4- Comprimento total da parte aérea (cm) ao longo do tempo de plântulas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição radicular nos sítios (a) Mata e (b) Pinus. * Médias (\pm erro padrão) foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$). Nos gráficos são indicados o número de plantas utilizadas para análise do parâmetro em questão.

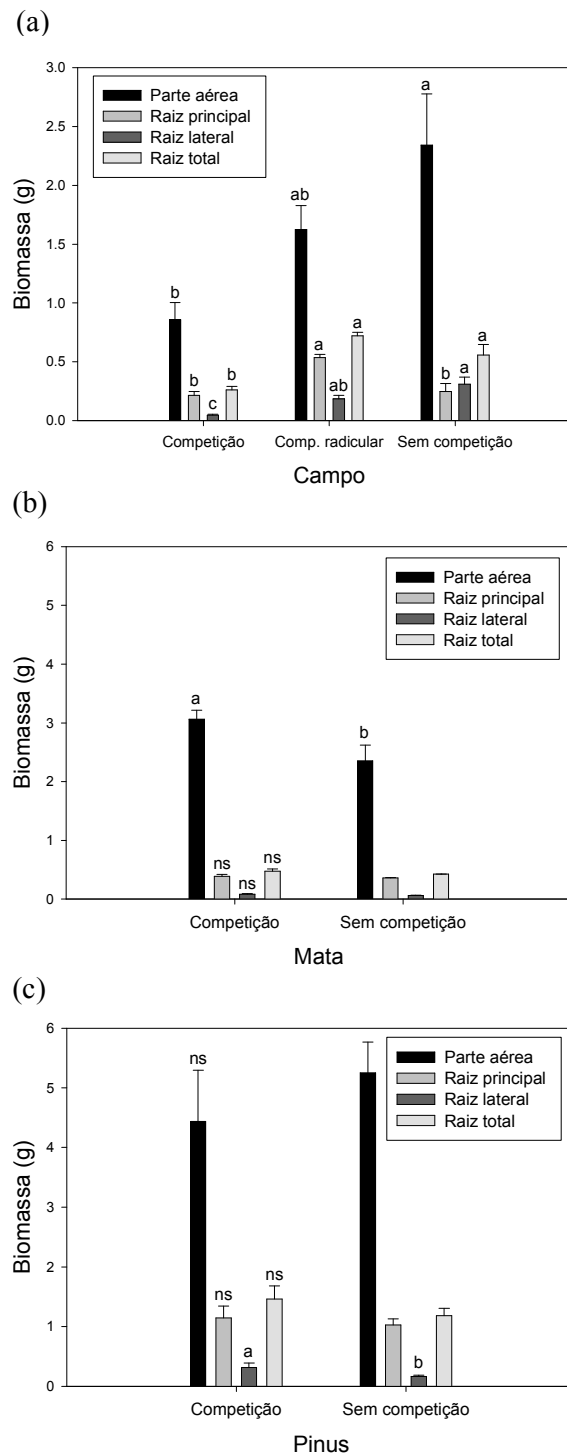


Figura 5 - Biomassa de plantas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição nos sítios (a) Campo (b) Mata (c) Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.

As áreas de raiz total e lateral (Fig. 6a) foram maiores no tratamento sem competição e menores no tratamento com competição no Campo. Já a área de raiz principal foi maior no tratamento de competição radicular e menor no tratamento com competição. Na Mata (Fig. 6b) não houve diferença na área de raiz entre os tratamentos. No sítio Pinus (Fig. 6c), a área total de raiz foi maior no tratamento com competição.

Na Mata, o conteúdo de clorofilas (Fig. 7b) foi igual entre os tratamentos. Já no Pinus (Fig. 7c), as clorofilas *a*, *b* e total foram maiores no tratamento sem competição. No Campo (Fig. 7a), apenas a clorofila *a* foi maior no tratamento com competição do que nos outros dois tratamentos.

A porcentagem de sobrevivência (Tab. 1) foi praticamente a mesma para os três tratamentos no Campo durante o primeiro experimento; já no segundo, houve uma maior sobrevivência das plantas do tratamento de competição e menor das plantas sob competição radicular. A mortalidade neste sítio deveu-se à herbivoria por formigas das espécies *Acromyrmex crassispinus* e *Atta* sp.. No sítio Mata (Tab. 2), a porcentagem de sobrevivência foi maior no tratamento de competição e menor no tratamento sem competição. Neste sítio, a alta mortalidade deveu-se a patógenos. A maior porcentagem sobrevivência de plantas foi encontrada no sítio Pinus (Tab. 3), sendo o tratamento sem competição o que apresentou a maior porcentagem.

No sítio Campo, dentre os diversos parâmetros analisados (Tab. 1), as medidas de estiolamento (distância entre folhas, razão altura : diâmetro caulinar) foram maiores no tratamento de competição. A taxa de crescimento relativo e o comprimento de raiz principal não foram diferentes entre os tratamentos.

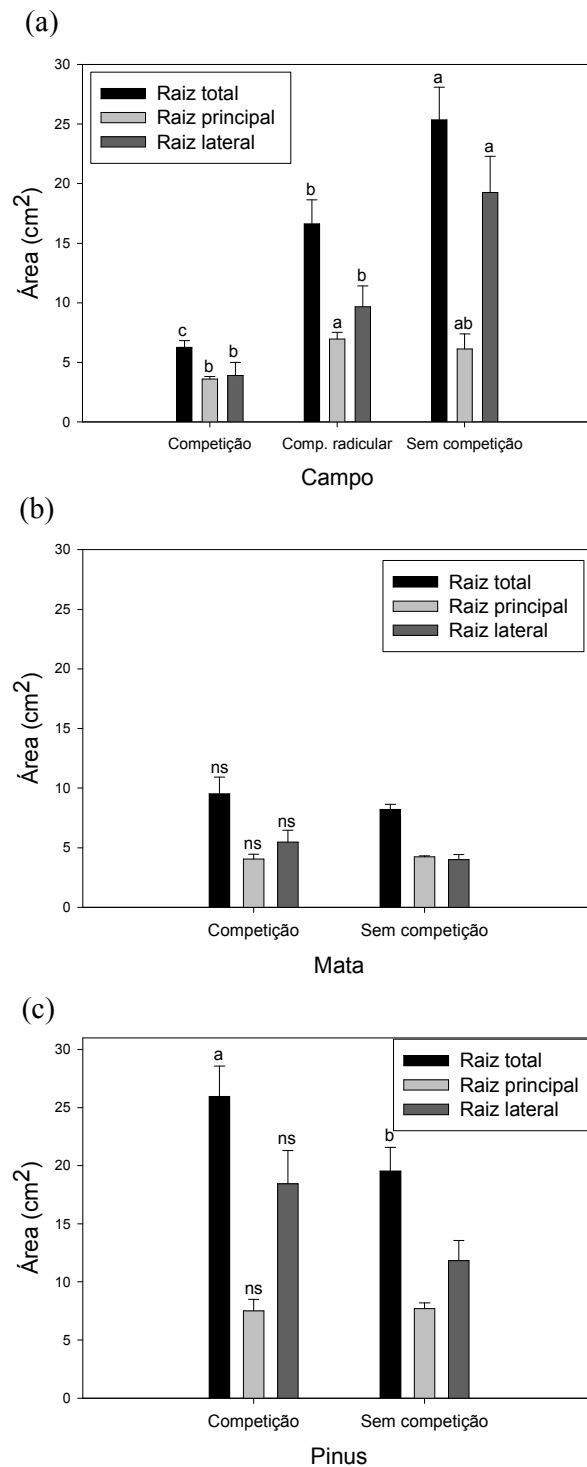


Figura 6- Área de raiz de plantas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição nos sítios (a) Campo, (b) Mata e (c) Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.

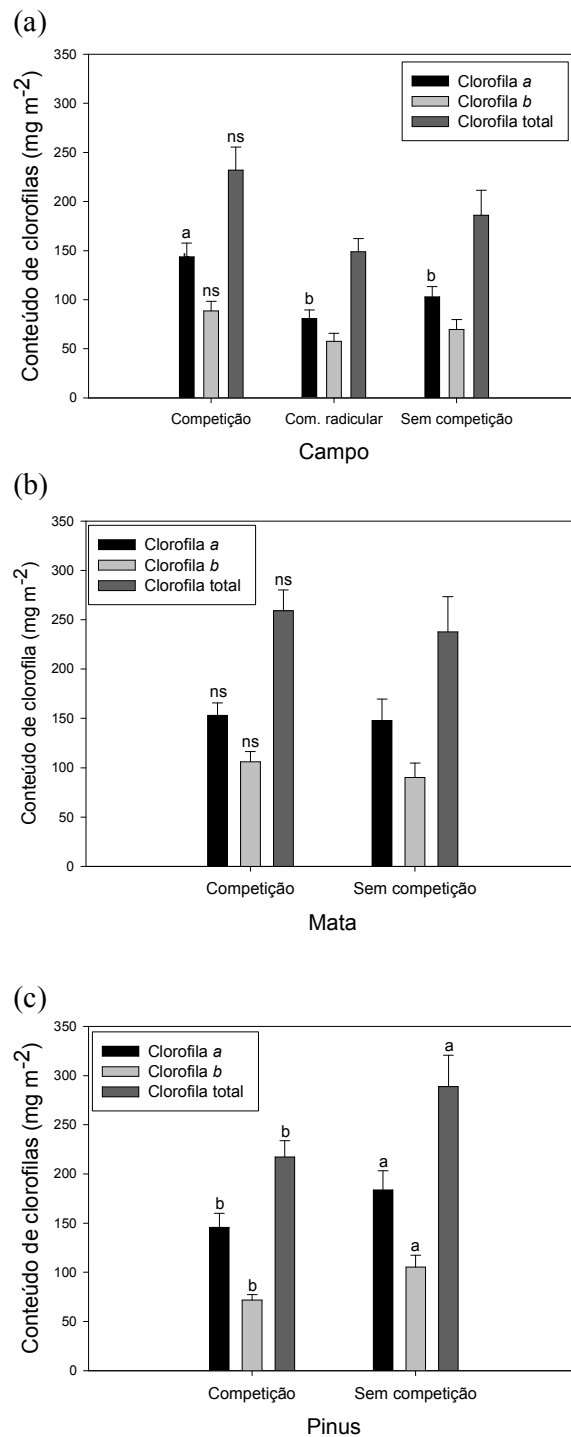


Figura 7 - Conteúdo de clorofilas (*a*, *b* e total) de plantas de *A. angustifolia* submetidas a tratamentos de competição nos sítios (a) Campo, (b) Mata e (c) Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.

Tabela 1 - Parâmetros avaliados nas plantas de *A. angustifolia* submetidas a três tratamentos de competição no sítio Campo (exceto para sobrevivência, todos os demais parâmetros referem-se apenas ao experimento 2). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas. MFA - massa foliar por área

Parâmetros	Competição	Sem competição	Competição radicular
Sobrevivência (%) 1º experimento	27	27	24
Sobrevivência (%) 2º experimento	56	47	36
Distância entre folhas(mm)	7,77 \pm 0,54 a	4,60 \pm 0,27 b	5,7 \pm 0,73 b
Razão altura:diâmetro (cm/mm)	9,29 \pm 0,48 a	6,71 \pm 0,45 b	5,96 \pm 0,27 b
Razão raiz : parte aérea (g g ⁻¹)	0,331 \pm 0,05 b	0,241 \pm 0,06 b	0,468 \pm 0,04 a
Taxa de crescimento relativo (cm dias ⁻¹)	0,041 \pm 0,006 ns	0,045 \pm 0,012	0,027 \pm 0,003
MFA (g/m ²)	68,75 \pm 3,20 b	112,21 \pm 5,64 a	99,77 \pm 4,29 ab
Diâmetro da base do caule (mm)	2,88 \pm 0,13 b	4,00 \pm 0,27 a	3,82 \pm 0,11 a
Diâmetro do ápice do caule (mm)	2,15 \pm 0,18 b	3,74 \pm 0,27 a	3,57 \pm 0,31 a
Comprimento específico de raiz lateral (cm g ⁻¹)	153,92 \pm 8,34 a	84,04 \pm 6,54 c	116,23 \pm 14,78 b
Comprimento de raiz principal (cm)	15,44 \pm 1,81 ns	22,56 \pm 5,26	24,83 \pm 0,73
Comprimento de raiz lateral de 1ª ordem (cm)	53,84 \pm 11,2 b	132,60 \pm 21,4 a	114,92 \pm 20,9 a
Comprimento de raiz lateral de 2ª ordem (cm)	10,82 \pm 7,6 b	92,56 \pm 17,6 a	42,21 \pm 8,3 b
Razão raiz lateral:raiz principal (cm cm ⁻¹)	4,12 \pm 0,9 b	11,49 \pm 2,3 a	6,42 \pm 1,36 ab
Nº de raízes laterais de 1ª ordem	21,25 \pm 2,28 b	29,25 \pm 5,55 ab	34,75 \pm 3,49 a
Nº de raízes laterais de 2ª ordem	50,50 \pm 27,77 b	226,00 \pm 20,59 a	165,00 \pm 8,03 b
Diâmetro de raiz lateral de 1ª ordem (mm)	0,823 \pm 0,03 b	1,10 \pm 0,04 a	0,943 \pm 0,01 b
Diâmetro de raiz lateral de 2ª ordem (mm)	0,745 \pm 0,03 b	0,861 \pm 0,02 a	0,839 \pm 0,04 ab

Tabela 2 - Parâmetros avaliados nas plantas de *A. angustifolia* submetidas a dois tratamentos de competição no sítio Mata. * Médias (\pm erro padrão) foram significativamente diferentes; ns - diferenças não significativas ($P \leq 0,1$). MFA - massa foliar por área

Parâmetros	Competição	Sem competição
Sobrevivência (%)	47	40
Distância entre folhas (mm)	6,50 \pm 1,14 ns	5,92 \pm 0,47
Razão raiz : parte aérea (g g ⁻¹)	0,154 \pm 0,005 ns	0,185 \pm 0,02
Taxa de crescimento relativo (cm dias ⁻¹)	0,021 \pm 0,002*	0,012 \pm 0,002
MFA (g/m ²)	68,26 \pm 1,55 ns	65,56 \pm 6,22
Diâmetro da base do caule (mm)	3,54 \pm 0,06 ns	3,91 \pm 0,38
Diâmetro do ápice do caule (mm)	1,82 \pm 0,10 ns	2,39 \pm 0,24
Comprimento específico de raiz lateral (cm g ⁻¹)	84,18 \pm 10,99 ns	81,57 \pm 6,81
Comprimento de raiz principal (cm)	15,90 \pm 0,90 ns	18,46 \pm 2,54
Comprimento de raiz lateral de 1ª ordem (cm)	46,47 \pm 4,89 ns	40,59 \pm 4,61
Comprimento de raiz lateral de 2ª ordem (cm)	22,22 \pm 3,65 *	10,13 \pm 1,76
Razão raiz lateral:raiz principal (cm cm ⁻¹)	4,39 \pm 0,67 *	2,76 \pm 0,08
Nº de raízes laterais de 1ª ordem	19,00 \pm 2,97 ns	18,33 \pm 0,88
Nº de raízes laterais de 2ª ordem	45,25 \pm 2,78 ns	44,33 \pm 5,04
Diâmetro de raiz lateral de 1ª ordem (mm)	1,04 \pm 0,01 ns	0,96 \pm 0,08
Diâmetro de raiz lateral de 2ª ordem (mm)	0,91 \pm 0,05 ns	0,93 \pm 0,04

Tabela 3 - Parâmetros avaliados nas plantas de *A. angustifolia* submetidas a dois tratamentos de competição no sítio Pinus. * Médias (\pm erro padrão) foram significativamente diferentes; ns - diferenças não significativas ($P \leq 0,1$). MFA - massa foliar por área

	Competição	Sem competição
Sobrevivência (%)	70	85
Distância entre folhas (mm)	7,76 \pm 0,39 ns	8,36 \pm 0,27
Razão raiz : parte aérea (g g ⁻¹)	0,343 \pm 0,02 *	0,228 \pm 0,01
Taxa de crescimento relativo (cm dias ⁻¹)	0,017 \pm 0,002 ns	0,023 \pm 0,003
MFA (g/m ²)	76,66 \pm 2,97 ns	71,60 \pm 2,63
Diâmetro da base do caule (mm)	4,93 \pm 0,39 ns	4,74 \pm 0,17
Diâmetro do ápice do caule (mm)	2,64 \pm 0,14 ns	2,43 \pm 0,09
Comprimento específico de raiz lateral (cm g ⁻¹)	76,60 \pm 12,21 ns	83,70 \pm 8,32
Comprimento de raiz principal (cm)	18,11 \pm 2,45 ns	18,39 \pm 1,81
Comprimento de raiz lateral de 1ª ordem (cm)	90,69 \pm 5,46 ns	85,52 \pm 12,27
Comprimento de raiz lateral de 2ª ordem (cm)	65,03 \pm 18,38 ns	42,05 \pm 5,52
Razão raiz lateral:raiz principal (cm cm ⁻¹)	9,88 \pm 3,3 ns	7,45 \pm 1,86
Nº de raízes laterais de 1ª ordem	19,50 \pm 2,17 ns	24,00 \pm 3,10
Nº de raízes laterais de 2ª ordem	88,0 \pm 10,55 ns	145,00 \pm 48,63
Diâmetro de raiz lateral de 1ª ordem (mm)	0,85 \pm 0,05 ns	0,89 \pm 0,06
Diâmetro de raiz lateral de 2ª ordem (mm)	0,71 \pm 0,04 ns	0,65 \pm 0,02

A razão raiz : parte aérea foi o único parâmetro com maior valor no tratamento de competição radicular do que nos outros dois tratamentos. O comprimento de raiz lateral de 2ª ordem, o nº de raízes laterais de 2ª ordem e o diâmetro de raiz lateral de 1ª ordem foram maiores no tratamento sem competição quando comparado com os outros tratamentos. O diâmetro da base do caule, a MFA, o diâmetro do ápice do caule, o comprimento de raiz lateral de 1ª ordem, o nº de raízes laterais de 1ª ordem, o diâmetro de raiz lateral de 2ª ordem e a razão raiz lateral : raiz principal foram maiores nos tratamentos de competição radicular e sem competição. O comprimento radicular específico (CRE), o qual reflete pelo menos em parte o diâmetro radicular, foi menor (raízes mais grossas) no tratamento sem competição e maior quando a competição se deu em ambos os níveis. Dentre os parâmetros avaliados para o sítio Mata (Tab. 2), o comprimento de raiz lateral de 2ª ordem, a razão de comprimento entre raiz lateral e raiz principal e a taxa de crescimento foram significativamente alterado, sendo maior nas plantas com competição. No sítio Pinus, foi verificada uma maior razão raiz : parte aérea nas plantas sob competição, não sendo encontradas diferenças para os outros parâmetros avaliados (Tab. 3).

Na comparação ente os sítios (Tab. 4), a taxa de crescimento relativo foi maior no sítio Campo no tratamento de competição e menor nos outros locais de comparação. O comprimento total da parte aérea não foi diferente entre os sítios e tratamentos. Alguns parâmetros do solo também foram comparados: P, K, CTC e % da CTC saturada por bases e por Al. Para o P não foi verificada diferença

Tabela 4 - Alguns parâmetros das plantas em diferentes tratamentos nos diferentes sítios, análise estatística entre sítios Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.

Parâmetros	Campo		Mata	Pinus
	Competição	Competição radicular	Competição	Competição
TCR (cm dias ⁻¹)*	0,041 \pm 0,006 a	0,027 \pm 0,003 b	0,023 \pm 0,003 b	0,025 \pm 0,004 b
CTPA (cm)*	27,33 \pm 1,56 ns	23,05 \pm 3,56	24,11 \pm 4,49	23,78 \pm 3,33
P (%)	5,73 \pm 0,37 ns	7,33 \pm 0,54	13,20 \pm 2,99	9,33 \pm 2,51
K (%)	217 \pm 32,73 a	171 \pm 25,47 ab	141 \pm 15,8 ab	80 \pm 13,54 b
CTC	35,53 \pm 1,22 b	36,60 \pm 1,11 ab	38,95 \pm 1,41 a	37,03 \pm 1,36 ab
% sat. Bases	11,33 \pm 1,33 a	9,00 \pm 0,58 a	11,00 \pm 1,23 a	3,00 \pm 0,58 b
% sat. Al	77,33 \pm 0,77 b	68,43 \pm 2,66 b	58,25 \pm 4,20 b	87,50 \pm 2,43 a

* - medidas após 7 meses de crescimento para o Campo e 6 meses para as duas florestas. TCR - taxa de crescimento relativo; CTPA - comprimento total da parte aérea.

significativa entre os locais comparados. O K apresentou menores teores no Pinus, teores intermediários na Mata e no tratamento competição radicular do Campo e maiores teores no tratamento de competição no Campo. A CTC foi maior no sítio Mata, intermediária no Pinus e no tratamento de competição radicular do Campo e menor no tratamento de competição no Campo. A porcentagem da CTC saturada por base foi menor e a de Al maior no sítio Pinus, o inverso foi verificado nos outros locais de comparação.

Embora não significativa, houve uma pequena redução nas concentrações de carbono (C) nas plantas com restrição de luz em ambos os experimentos do sítio Campo (Tab. 5). No primeiro experimento, as plantas sem competição apresentaram os maiores teores de N. No segundo, os maiores teores foram medidos nas plantas sob competição total. Porém, em ambos os experimentos, as plantas com menores conteúdos deste elemento foram, consistentemente, as plantas com competição radicular. A razão C : N no 1º experimento do Campo foi maior nos dois tratamentos de competição e, no 2º, foi maior no tratamento de competição radicular e menor no de competição total. Também no sítio Pinus (Tab. 6), a menor concentração de N foi encontrada nas plantas sob competição e, na Mata, houve apenas uma tendência das plantas com competição apresentarem menos N (Tab 6). Os teores dos demais nutrientes minerais não diferiram entre os tratamentos na Mata; no Pinus, além do N, os únicos nutrientes que apresentaram diferença entre os tratamentos foram K, Mg e S, os quais foram maiores nas plantas do tratamento sem competição. No Campo, os teores de Mg, Zn e Fe não tiveram diferença significativa entre os tratamentos; os teores de P, K e Cu foram maiores no tratamento competição e menores nos outros

Tabela 5 - Análise nutricional da parte aérea das plantas de *A. angustifolia* submetidas a três tratamentos de competição no sítio Campo. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.

Nutrientes	CAMPO		
	Competição	Comp. radicular	Sem competição
C (%)	44,67 \pm 0,67 ns	45,67 \pm 0,33	46,00 \pm 0,58
N (%)	1,20 \pm 0,06 a	0,68 \pm 0,05 c	0,87 \pm 0,05 b
C:N	37,35 \pm 1,38 c	67,78 \pm 4,53 a	53,18 \pm 2,50 b
P (%)	0,32 \pm 0,02 a	0,15 \pm 0,01 b	0,10 \pm 0,01 b
K (%)	1,77 \pm 0,03 a	0,77 \pm 0,03 b	0,86 \pm 0,13 b
Ca (%)	0,29 \pm 0,04 b	0,49 \pm 0,04 a	0,48 \pm 0,01 a
Mg (%)	0,24 \pm 0,01 ns	0,23 \pm 0,02	0,24 \pm 0,01
S (%)	0,13 \pm 0,01 ab	0,10 \pm 0,01 b	0,16 \pm 0,02 a
Cu (mgkg ⁻¹)	6,67 \pm 0,67 a	2,67 \pm 0,33 b	3,33 \pm 0,33 b
Zn (mgkg ⁻¹)	79,33 \pm 3,18 ns	86,67 \pm 7,29	102,33 \pm 14,10
Fe (mgkg ⁻¹)	150,67 \pm 11,70 ns	165,33 \pm 50,74	159,00 \pm 41,36
Mn (mgkg ⁻¹)	234,00 \pm 23,69 ab	186,67 \pm 47,69 b	399,33 \pm 47,92 a
Experimento 1			
C (%)	44,51 \pm 0,11 ns	44,83 \pm 1,62	45,28 \pm 0,40
N (%)	0,74 \pm 0,05 b	0,54 \pm 0,09 b	1,68 \pm 1,13 a
C:N	60,86 \pm 4,75 a	85,91 \pm 17,32 a	27,76 \pm 2,54 b

Tabela 6 - Análise nutricional da parte aérea das plantas de *A. angustifolia* submetidas a dois tratamentos de competição nos sítio Mata e Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.

Parâmetros	MATA	
	Competição	Sem Competição
N (%)	1,33 \pm 0,12 ns	1,40 \pm 0,15
P (%)	0,27 \pm 0,05 ns	0,28 \pm 0,06
K (%)	1,50 \pm 0,17 ns	1,60 \pm 0,17
Ca (%)	0,49 \pm 0,02 ns	0,44 \pm 0,04
Mg (%)	0,22 \pm 0,01 ns	0,21 \pm 0,03
S (%)	0,15 \pm 0,01 ns	0,15 \pm 0,01
Cu (mgkg ⁻¹)	5,75 \pm 0,85 ns	5,75 \pm 1,11
Zn (mgkg ⁻¹)	149,25 \pm 19,19 ns	155,50 \pm 13,71
Fe (mgkg ⁻¹)	344,00 \pm 94,42 ns	383,75 \pm 93,22
Mn (mgkg ⁻¹)	688,75 \pm 82,91 ns	552,50 \pm 65,52
	PINUS	
N (%)	0,48 \pm 0,03 b	0,62 \pm 0,03 a
P (%)	0,13 \pm 0,01 ns	0,16 \pm 0,01
K (%)	0,62 \pm 0,05 b	0,77 \pm 0,02 a
Ca (%)	0,30 \pm 0,06 ns	0,40 \pm 0,04
Mg (%)	0,14 \pm 0,00 b	0,16 \pm 0,00 a
S (%)	0,05 \pm 0,00 b	0,07 \pm 0,01 a
Cu (mgkg ⁻¹)	2,333 \pm 0,333 ns	3,250 \pm 0,250
Zn (mgkg ⁻¹)	73,67 \pm 10,68 ns	73,00 \pm 7,52
Fe (mgkg ⁻¹)	82,67 \pm 10,37 ns	107,50 \pm 18,9
Mn (mgkg ⁻¹)	346,00 \pm 55,06 ns	546,75 \pm 91,29

dois. Os teores de S, Mn e Ca foram maiores no tratamento sem competição, sendo as plantas com os menores teores, as do tratamento de competição para Ca e as do tratamento competição radicular para S e Mn.

Quanto à análise química do solo, no Campo (Tab. 7), os parâmetros argila, pH, M.O., P, K, S, Cu e B não diferiram entre os tratamentos. A acidez potencial (Al + H), o Al e a % de saturação da CTC por alumínio foram maiores nas plantas do tratamento competição, não sendo diferente do tratamento de competição radicular. A % de saturação da CTC por bases, o Ca, o Mg e o Zn apresentaram maiores teores no tratamento sem competição, não sendo diferente dos teores do tratamento de competição radicular. O Mn foi o único nutriente que apresentou os maiores teores no tratamento de competição radicular.

Não foi verificado efeito da trincheira sobre a disponibilidade de nutrientes nas duas florestas, pelo menos no final do experimento. Também não se detectaram diferenças entre amostras coletadas fora das trincheiras e aquelas coletadas nas parcelas sem trincheiras (Tab. 8).

O IAF (Fig. 8) no sítio Pinus foi maior no verão, seguido do outono e da primavera, sendo o inverno a estação de menor índice de área de foliagem. No sítio Mata, o verão, a primavera e o outono resultaram em maior IAF. Já no campo, a estação de maior IAF foi o outono, sendo a primavera e o verão as estações de índices intermediários. Quando comparados os sítios, verifica-se que, na primavera, o Campo e o Pinus tiveram os maiores IAFs. No verão e no outono o Campo apresentou os maiores índices. Por último, no inverno o Campo e a Mata

Tabela 7 - Análise nutricional do solo junto às plantas de *A. angustifolia* submetidas aos três tratamentos de competição no sítio Campo. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.

Parâmetros	CAMPO		
	Competição	Comp. radicular	Sem competição
Argila (%)	29,00 \pm 3,51 ns	31,33 \pm 2,67	32,00 \pm 1,16
pH (H ₂ O)	4,53 \pm 0,12 ns	4,43 \pm 0,09	4,37 \pm 0,03
M.O. (%)	>10	>10	>10
Al+H	28,50 \pm 1,10 b	33,17 \pm 1,23 a	33,17 \pm 1,23 a
CTC	32,30 \pm 1,06 ns	36,60 \pm 1,11	35,53 \pm 1,22
% sat. Bases	11,33 \pm 1,33 a	9,00 \pm 0,58 ab	6,33 \pm 0,33 b
% sat. Al	61,45 \pm 2,89 b	68,43 \pm 2,66 ab	77,33 \pm 0,77 a
P (%)	7,73 \pm 0,61 ns	7,33 \pm 0,54	5,73 \pm 0,37
K (%)	217,33 \pm 32,73 ns	171,68 \pm 25,47	145,33 \pm 20,28
Al _{troc} (cmol dm ⁻³)	6,07 \pm 0,20 b	7,43 \pm 0,46 a	7,93 \pm 0,18 a
Ca _{troc} (cmol dm ⁻³)	1,93 \pm 0,19 a	1,73 \pm 0,07 a	1,17 \pm 0,07 b
Mg _{troc} (cmol dm ⁻³)	1,20 \pm 0,12 a	1,10 \pm 0,10 ab	0,73 \pm 0,03 b
S (mg dm ⁻³)	42,67 \pm 10,81 ns	61,33 \pm 11,47	54,00 \pm 4,58
Zn (mg dm ⁻³)	3,80 \pm 0,36 a	3,07 \pm 0,29 ab	2,03 \pm 0,13 b
Cu (mg dm ⁻³)	1,70 \pm 0,10 ns	1,40 \pm 0,20	1,63 \pm 0,15
B (mg dm ⁻³)	0,40 \pm 0,06 ns	0,57 \pm 0,07	0,47 \pm 0,03
Mn (mg dm ⁻³)	71,67 \pm 10,53 ab	77,67 \pm 15,50 a	28,00 \pm 4,51 b

Tabela 8 - Análise nutricional do solo junto às plantas de *A. angustifolia* submetidas a dois tratamentos de competição nos sítios Mata e Pinus. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,1$); ns - diferenças não significativas.

Parâmetros	MATA		
	Competição	Fora da trincheira	Dentro da trincheira
Argila (%)	26,25 \pm 1,93 ns	23,00 \pm 1,58	25,25 \pm 1,49
pH (H ₂ O)	4,45 \pm 0,05 ns	4,33 \pm 0,05	4,38 \pm 0,05
M.O. (%)	9,88 \pm 0,13 ns	9,90 \pm 0,07	9,33 \pm 0,29
Al+H	34,53 \pm 1,61 ns	39,25 \pm 4,09	36,75 \pm 2,72
CTC	38,95 \pm 1,41 ns	42,23 \pm 3,33	39,45 \pm 2,23
% sat. Bases	11,00 \pm 1,23 ns	6,75 \pm 2,50	6,75 \pm 2,25
% sat. Al	58,25 \pm 4,20 ns	72,45 \pm 8,42	75,15 \pm 6,49
P (%)	13,20 \pm 2,99 ns	10,50 \pm 2,01	8,38 \pm 0,90
K (%)	141,50 \pm 15,80 ns	95,50 \pm 20,16	110,25 \pm 14,26
Al _{troc} (cmol dm ⁻³)	6,18 \pm 0,50 ns	7,83 \pm 1,0	8,08 \pm 0,66
Ca _{troc} (cmol dm ⁻³)	3,03 \pm 0,25 ns	2,05 \pm 0,68	1,83 \pm 0,62
Mg _{troc} (cmol dm ⁻³)	0,78 \pm 0,10 ns	0,48 \pm 0,12	0,48 \pm 0,09
S (mg dm ⁻³)	48,00 \pm 5,94 ns	48,75 \pm 7,44	44,75 \pm 6,06
Zn (mg dm ⁻³)	4,60 \pm 0,23 a	2,60 \pm 0,38 b	2,68 \pm 0,37 b
Cu (mg dm ⁻³)	1,38 \pm 0,17 ns	1,25 \pm 0,15	1,35 \pm 0,19
B (mg dm ⁻³)	0,40 \pm 0,00 ns	0,45 \pm 0,029	0,50 \pm 0,04
Mn (mg dm ⁻³)	132,75 \pm 21,71 ns	91,50 \pm 33,56	59,25 \pm 15,29
		PINUS	
Argila (%)	21,33 \pm 4,33 ns	26,333 \pm 0,88	27,667 \pm 2,33
pH (H ₂ O)	4,37 \pm 0,03 ns	4,37 \pm 0,03	4,33 \pm 0,07
M.O. (%)	9,70 \pm 0,25 ns	9,70 \pm 0,15	9,43 \pm 0,42
Al+H	35,80 \pm 1,40 ns	37,20 \pm 1,40	35,80 \pm 1,40
CTC	37,03 \pm 1,36 ns	38,97 \pm 1,39	37,53 \pm 1,10
% sat. Bases	3,00 \pm 0,58 ns	4,67 \pm 0,33	4,33 \pm 0,88
% sat. Al	87,50 \pm 2,43 ns	80,10 \pm 3,92	83,07 \pm 3,7
P (%)	9,33 \pm 2,51 ns	5,83 \pm 0,52	5,57 \pm 0,23
K (%)	80,33 \pm 13,5 ns	75,67 \pm 8,95	62,67 \pm 8,41
Al _{troc} (cmol dm ⁻³)	8,30 \pm 0,27 ns	7,40 \pm 1,17	8,40 \pm 0,40
Ca _{troc} (cmol dm ⁻³)	0,53 \pm 0,20 ns	0,83 \pm 0,15	0,90 \pm 0,23
Mg _{troc} (cmol dm ⁻³)	0,40 \pm 0,058 ns	0,63 \pm 0,03	0,57 \pm 0,12
S (mg dm ⁻³)	47,00 \pm 7,21 ns	43,33 \pm 4,84	40,00 \pm 2,00

Tabela 8 - Continuação

Zn (mg dm ⁻³)	3,20 ± 1,85 ns	1,57 ± 0,09	1,63 ± 0,23
Cu (mg dm ⁻³)	1,63 ± 0,18 ns	1,63 ± 0,09	1,73 ± 0,09
B (mg dm ⁻³)	0,43 ± 0,03 ns	0,47 ± 0,09	0,50 ± 0,00
Mn (mg dm ⁻³)	37,67 ± 14,84 ns	43,33 ± 7,54	45,33 ± 9,06

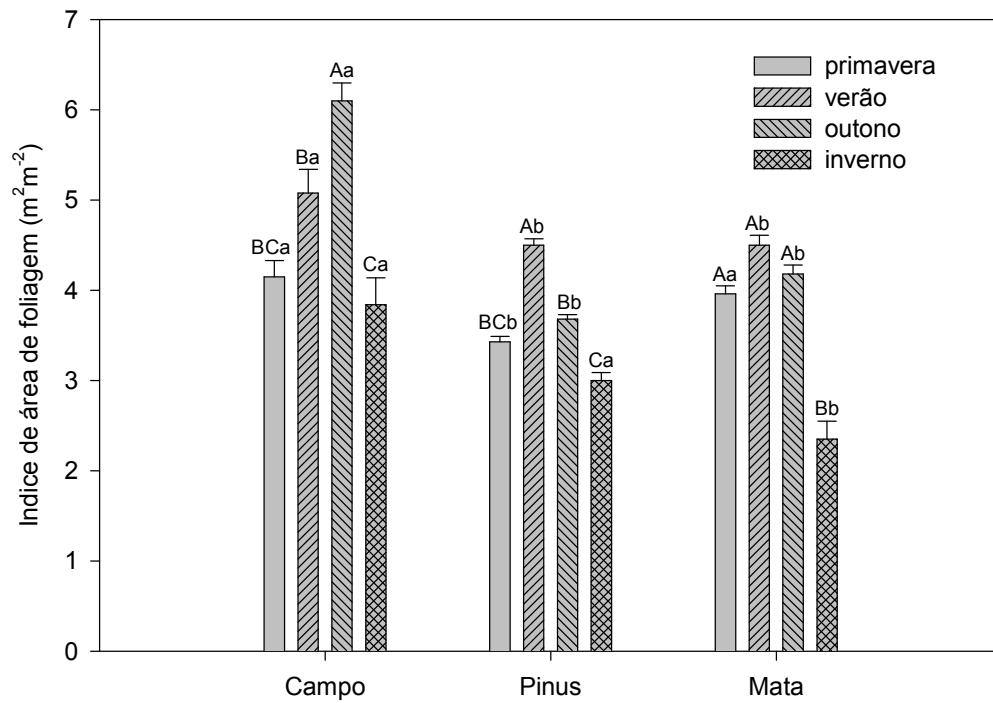


Figura 8- Índices de área de foliagem ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) sobre as plântulas de *A. angustifolia* nas diferentes estações do ano e nos diferentes sítios. Letras maiúsculas correspondem a diferenças das estações do ano dentro de cada sítio e letras minúsculas, diferenças ente sítios dentro de cada estação do ano ($P \leq 0,05$).

apresentaram os menores valores de IAF. Na tabela 9, são comparados os IAFs dentro de cada sítio. No Campo, observa-se, como esperado, o maior índice no tratamento com competição; o IAF do tratamento de competição radicular (colmos gramináceos afastados) foi maior do que o do tratamento sem competição somente na primavera. Na Mata e no Pinus, de uma forma geral e esperada, não houve diferença no IAF entre os tratamentos. Somente no Pinus, e somente no inverno, as plantas do tratamento sem competição encontravam-se sob um IAF maior do que aquelas do tratamento com competição.

Quando comparados os conteúdos gravimétricos de água entre os sítios (Tab. 10), verificaram-se os maiores conteúdos no Campo e na Mata e o menor no Pinus. As comparações dentro de cada sítio (Tab. 10), evidenciaram que, no Campo, o efeito da estação só se manifestou no tratamento de competição total, medindo-se maior conteúdo na primavera / verão do que no outono / inverno. Nas parcelas onde foi mantida a competição, verificaram-se maiores conteúdos de água, em ambos os períodos, comparadas às parcelas sem competição. Com relação aos ambientes florestais, apenas na Mata houve efeito da estação no conteúdo de água nos diferentes locais de coleta: maiores conteúdos na primavera / verão do que no outono / inverno para as amostras coletadas dentro e fora das trincheiras. Na primavera / verão, os conteúdos de água da Mata foram menores nas amostras coletadas dentro das parcelas com competição (sem trincheiras) do que nas amostras coletadas nas parcelas cercadas de trincheiras e naquelas coletadas fora das parcelas. No Pinus, na mesma estação, os conteúdos de água foram maiores dentro das parcelas (com ou sem trincheiras) do que fora delas. No outono / inverno não houve diferença significativa entre os tratamentos nas duas florestas.

Tabela 9- Índices de área de foliagem ($m^2 m^{-2}$) sobre as plântulas de *A. angustifolia* nas diferentes estações do ano, sítios e tratamentos. A avaliação das diferenças estatísticas foi feita entre tratamentos dentro de cada estação e sítio. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

Estande	Índice de área de foliagem ($m^2 m^{-2}$)			
	Inverno	Primavera	Verão	Outono
CAMPO				
Sem competição	0,98 \pm 0,32 b	0,15 \pm 0,01 c	0,31 \pm 0,06 b	0,18 \pm 0,02 b
Competição radicular	0,50 \pm 0,25 b	0,42 \pm 0,06 b	0,70 \pm 0,12 b	0,28 \pm 0,04 b
Competição	3,84 \pm 0,31 a	4,14 \pm 0,18 a	5,07 \pm 0,26 a	6,09 \pm 0,19 a
MATA				
Sem competição	2,53 \pm 0,38 ns	3,99 \pm 0,15 ns	4,50 \pm 0,15 ns	4,19 \pm 0,16 ns
Competição	2,18 \pm 0,13	3,92 \pm 0,11	4,48 \pm 0,16	4,17 \pm 0,11
PINUS				
Sem competição	3,47 \pm 0,08 a	3,47 \pm 0,09 ns	4,63 \pm 0,07 ns	3,77 \pm 0,06 ns
Competição	3,03 \pm 0,13 b	3,38 \pm 0,08	4,37 \pm 0,10	3,60 \pm 0,06

Tabela 10 - Conteúdo gravimétrico de água (g H₂O / g terra seca) nos diferentes sítios, estações e locais de coleta. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras maiúsculas indicam diferenças entre tratamentos dentro das estações e letras minúsculas as diferenças entre estações dentro de cada tratamento ($P \leq 0,05$).

Sítio	Primavera / Verão			Outono / Inverno		
	Sem competição	Competição radicular	Competição	Sem competição	Competição radicular	Competição
Campo	0,544 \pm 0,009 Bns	0,690 \pm 0,007 Ans	0,702 \pm 0,012 Aa	0,559 \pm 0,018 B	0,660 \pm 0,011 A	0,640 \pm 0,013 Ab
	Dentro da parcela	Fora da parcela	Competição	Dentro da parcela	Fora da parcela	Competição
Mata	0,658 \pm 0,120 ABa	0,665 \pm 0,009 Aa	0,626 \pm 0,011 Bns	0,621 \pm 0,008 NSb	0,627 \pm 0,009 b	0,616 \pm 0,010
Pinus	0,554 \pm 0,012 Ans	0,499 \pm 0,013 Bns	0,520 \pm 0,012 ABns	0,551 \pm 0,008 NS	0,517 \pm 0,011	0,539 \pm 0,014

Discussão

Os experimentos de redução de competição demonstraram que (1) existe efeito da competição nos sítios de Campo e Pinus; e (2) existe efeito do tipo de vegetação no estabelecimento e crescimento da *A. angustifolia*: o sítio Pinus apresentou as maiores porcentagens de sobrevivência da espécie e os sítios Campo e Pinus proporcionaram maiores taxas de crescimento da espécie do que a Mata.

A intensidade da competição depende das relações entre uma planta e seu vizinho, e da habilidade da planta para compensar os efeitos negativos do vizinho via plasticidade na arquitetura e fisiologia (Tremmel & Bazzaz, 1993). Os efeitos da competição radicular foram mais marcantes no campo do que nas duas florestas. Estas diferenças podem estar associadas à maior disponibilidade de luz na área de campo, resultando em maior potencial produtivo e competição mais intensa entre os componentes da vegetação. Nossos resultados, portanto, corroboram a teoria (Grime, 1973 a, b, 1979; Keddy, 1989) de que em ambientes produtivos a competição por nutrientes e água é maior do que em ambientes pouco produtivos, onde é mais importante conservar os recursos e resistir a danos e a diferentes estresses. Nos tratamentos com alta disponibilidade de luz no Campo, as plantas competem por recursos do solo, já que a disponibilidade de luz é alta; nas florestas a luz é um recurso limitante, e por isso a competição por recursos do solo tende a ser menor. Futuros estudos devem verificar se existe um aumento na competição por recursos do solo na floresta quando houver um aumento na disponibilidade de luz, tal como ocorre por ocasião da abertura de clareiras. Segundo Huston (1979), assim que o suprimento de recursos aumenta, também aumenta o crescimento da planta, havendo maior intensidade de competição. O reduzido acesso à luz reduz a fonte de carbono para crescimento radicular, reduzindo taxas de absorção de nutrientes (Kedy, 1990). A falta de uma resposta positiva de crescimento da espécie à redução da competição radicular pelo uso das trincheiras, na

mata, contrasta com as respostas exibidas por espécies de caatinga crescendo na sub-mata da floresta amazônica. Lá, não foram encontradas diferenças quando comparado o crescimento das diferentes espécies dentro de trincheiras na sub-mata com aquele exibido nas clareiras da mata (Coomes & Grubb, 1998). Os autores atribuíram o crescimento similar entre estes dois ambientes tão distintos em termos de disponibilidade de luz, à maior disponibilidade de nutrientes resultante da redução da competição radicular na submata pelo uso das trincheiras.

A planta tende a alocar mais biomassa para o órgão com menor disponibilidade de recursos (Chapin, 1987, 1990; Tilman, 1988), gerando uma incompatibilidade (“trade off”) entre a habilidade de competir por recursos do solo e por luz (Tilman, 1988, Wilson & Tilman, 1993). Esta resposta de alocação é verificada no sítio Campo, onde as plantas sob competição radicular alocam, proporcionalmente, mais biomassa para a raiz, quando comparadas às plantas sem competição e às plantas sob competição tanto radicular quanto de partes aéreas. As plantas sob competição no sítio Pinus apresentaram maior área de raiz total e maior razão raiz:parte aérea, também evidenciando a maior alocação para o órgão sob competição. Em estudo de cultivo em recipientes (capítulo 2), também foi verificado uma maior alocação de biomassa para a raiz quando as plantas de *A. angustifolia* encontravam-se sob competição com uma conífera exótica. Esses resultados demonstram a plasticidade de crescimento que a *A. angustifolia* tem quando sob competição por recursos.

A competição entre gramíneas e espécies arbóreas pode ser bastante intensa e ocorre principalmente quando a árvore se encontra nas fases iniciais de crescimento (Espigares *et al.*, 2004). As gramíneas possuem uma razão raiz : parte aérea muito grande e possuem raízes muito finas o que confere a elas uma vantagem competitiva sobre as espécies arbóreas (Tilman, 1988). O sistema radicular das gramíneas se distribui principalmente nas camadas superficiais do solo, utilizando os recursos destas camadas; as árvores, estando bem estabelecidas, podem buscar

recursos em camadas mais profundas do solo, ocorrendo neste estágio de desenvolvimento da árvore uma atenuação da competição com as gramíneas (Holmgren *et al.*, 1997). Essa redução da competição pode chegar a tal ponto que os efeitos positivos proporcionados pelas árvores às gramíneas podem ser maiores que os efeitos negativos, caracterizando uma interação positiva ou de facilitação (Callaway *et al.*, 1991). Os dois experimentos realizados no campo demonstram que, mesmo por um curto período, as plântulas de *A. angustifolia* sofrem forte competição radicular quando interagindo com gramíneas, resultados também encontrados em outros estudos de competição entre árvores e gramíneas (*e. g.* Kolb & Steiner, 1990; Gordon & Rice, 1993; Belcher *et al.*, 1995; Holl, 1998). Além da forte competição por recursos do solo, as plantas de *A. angustifolia* sofreram forte competição aérea. Quando foi medido o índice de área de folhagem do tratamento de competição, verificou-se que este era maior do que o encontrado nas duas florestas. Este índice elevado no campo está associado ao hábito cespitoso da espécie dominante e à acentuada altura (~1 m) do dossel gramináceo. Como consequência da forte competição aérea, no 2º experimento do Campo, as plantas do tratamento de competição total mostraram estiolamento da parte aérea e produziram menos biomassa, levando a maiores concentrações dos nutrientes nos seus tecidos. Este estiolamento das plântulas, que no período inicial de crescimento até resultou em maiores alturas das plantas que cresciam na sombra da cobertura graminácea, pode representar um importante mecanismo de “fuga” da competição por luz, pois pode permitir às plantas mais rapidamente ultrapassar a barreira de vegetação herbácea. Estudos conduzidos em casa de vegetação, utilizando sombreamento por sombrite (Franco, 2003; Clebsch, 2004), também evidenciaram a priorização inicial do crescimento em altura da espécie nesta condição. Nesta fase, as reservas da semente da *A. angustifolia* têm papel fundamental no alongamento inicial (Einig *et al.*, 1999) e portanto, no escape da competição aérea em ambientes campestres (Laharrague, 1967).

No Campo também foi encontrado, basicamente, uma maior biomassa nas plantas sob competição radicular e sem competição. No entanto, as plantas sob competição radicular atingiram comprimento de parte aérea um pouco menor do que as plantas sob competição nos dois níveis, resultando em maior acúmulo de massa por unidade de comprimento e conferindo às plantas um aspecto escleromórfico, o que foi atestado pela maior razão C:N das partes aéreas destas plantas. As plantas com competição aérea e radicular apresentaram maior conteúdo de clorofila *a*, por unidade de área foliar, sendo que resposta semelhante foi encontrada quando as plantas foram cultivadas sob sombra em casa de vegetação (ver capítulo 2). Considerando que a MFA foi menor nas plantas sob competição total, este maior acúmulo de clorofila *a* é provavelmente reflexo dos maiores teores de N foliar destas plantas. As plantas sob competição tiveram maior comprimento radicular específico e, consistentemente, menores diâmetros radiculares. A limitação na produção de massa imposta pela baixa disponibilidade de luz, aliada à competição em nível radicular, resultaram no investimento desta menor massa disponível em raízes finas, as quais são mais eficientes no processo de absorção dos recursos do solo (Boot, 1989).

Na Mata, os recursos do solo não parecem estar limitando o crescimento das plantas, uma vez que a redução da competição radicular não ocasionou em aumento de crescimento. No final do experimento as plantas sob competição estavam, inclusive, com maior comprimento, biomassa e comprimento de raiz lateral de 2ª ordem. Geralmente, na literatura, encontram-se resultados opostos aos deste estudo (Horn, 1985; Aguilera & Lauenroth, 1993; Lewis & Tanner, 2000). Devido ao maior crescimento e porcentagem de sobrevivência das plantas sob competição, sugere-se que ocorreu um benefício devido à presença das raízes das plantas potencialmente competidoras. McLellan *et al.*, (1995) encontraram uma diminuição na colonização micorrízica em *Holcus lanatus* quando o solo para onde as plantas foram transferidas foi peneirado e limpo de raízes. Reduções na colonização também foram observadas

quando plântulas de *Plantago lanceolata* foram separadas de um indivíduo adulto micorrizado (Eissenstat & Newman, 1990). Além da maior colonização, a manutenção das raízes e, por conseguinte, da rede de hifas de fungos micorrízicos, permite a ligação subterrânea entre plantas, através desta rede, que proporciona às plântulas o acesso a uma maior quantidade de nutrientes via transferência a partir de plantas vizinhas e/ou diminui os custos de carbono para a plântula no sustento do fungo (e. g. Francis & Read, 1984; Graves *et al.*, 1997). Onguene & Kuyper (2002) fizeram um estudo em uma floresta tropical na República dos Camarões e demonstraram que a formação de ectomicorrizas e a sobrevivência das plântulas foi maior quando estas estavam próximas a árvores adultas do que quando sozinhas. Os autores concluíram que esta rede de comunicação entre plantas via micorriza é extremamente importante para o estabelecimento de plântulas no interior da floresta tropical. No entanto, segundo Gehring & Connel (2006), as plântulas sob o dossel da floresta tropical sofrem pouca colonização (43 - 52 % não são colonizadas), e, além disso, possuem um crescimento muito reduzido, sugerindo que a competição aérea é mais importante nestas florestas do que o efeito positivo da rede de micorrizas entre as plantas.

A importância das micorrizas para o aumento da área de absorção é frequentemente ignorada, o que é apontado como uma das prováveis causas da baixa correlação às vezes encontrada entre densidade radicular e habilidade competitiva (Casper & Jackson, 1997), a qual pode ser grandemente afetada pela associação das raízes com fungos micorrízicos. A *A. angustifolia* possui uma grande dependência dos fungos micorrízicos micorrizas (Moreira-Souza & Cardoso, 2001; Zandavalli *et al.*, 2004), e os poucos trabalhos analisando colonização micorrízica em plantas na floresta nativa demonstraram haver de colonização nas raízes da espécie, em média 60 % em árvores adultas no Pró Mata, RS (Breuninger *et al.*, 2000) e 25 % em árvores de 8-15 anos em Campos do Jordão SP (Moreira-souza *et al.*, 2003). Enquanto a competição radicular reduz a disponibilidade de nutrientes às raízes (Jobidon, 2000), as

associações micorrízicas contribuem para ampliar a área de absorção do sistema radicular, potencialmente aumentando a competitividade das plantas (Watkinson & Freckleton, 1997). Outra possibilidade para explicar o efeito negativo das trincheiras é a de que o ambiente criado pela confecção das mesmas trincheiras possa ter sido, de alguma maneira, prejudicial para *A. angustifolia*.

No sítio Pinus, embora não significativo, houve efeito da competição radicular. No primeiro ano de experimento, quando eram mantidas quatro plantas por parcela, as plantas sob competição estavam menores em comprimento do que as plantas sem competição. Porém, no segundo ano, após a retirada das três das quatro plantas, com o intuito de deixar apenas uma por parcela, o erro padrão aumentando a probabilidade (*P*) da diferença ser resultado do acaso. As plantas sob competição apresentaram menor comprimento total de parte aérea, porém não apresentaram menor biomassa. Além do menor comprimento da parte aérea, as plantas sob competição investiram mais em raiz, demonstrado na maior razão raiz : parte aérea e maior área de raiz total, sintomas de competição por recursos do solo (discutido acima). Comparando os três sítios, o sítio Pinus é o sítio que apresenta a menor quantidade de nitrogênio inorgânico (Garbin, et al., 2006), e também é o sítio que apresenta o menor conteúdo gravimétrico de água. A competição por nutrientes do solo neste sítio também é verificada pela menor concentração de alguns nutrientes nas plantas de *A. angustifolia* sob competição, principalmente nitrogênio. Neste sítio, as plantas sem competição apresentaram um maior conteúdo de clorofilas; como as plantas estavam sob semelhantes condições de luminosidade, esta diferença provavelmente deveu-se aos maiores teores de N daquelas plantas.

O tipo de vegetação onde a *A. angustifolia* foi cultivada também afetou seu estabelecimento e crescimento. Os agentes causadores da mortalidade foram diferentes em cada sítio. A alta mortalidade aqui verificada na Mata foi também relatada em trabalhos que

estudaram fatores ecológicos relacionados à espécie (Rambo, 1951, 1953, 1956; Seitz, 1976; Klein, 1960; Backes, 1988). Esses autores atribuíram a alta mortalidade à competição com as espécies latifoliadas. Neste trabalho, foi verificado que na Mata as plantas sofreram alta mortalidade, provavelmente, devido a algum patógeno, que ocasionou o apodrecimento das raízes (Fig. 9). Esse fungo pode ser específico ou oportunista. A existência de um ambiente favorável para patógenos é fator importante para a riqueza de espécies, densidade de plantas e dispersão nas florestas tropicais (Janzen, 1970). Se, no caso do sítio Mata, alta mortalidade das plântulas de *A. angustifolia* foi provocada por um patógeno específico, então este acontecimento vem ao encontro à teoria de Janzen (1970). A teoria prevê que a mortalidade de plântulas é maior junto à planta mãe, devido à distância- e densidade-dependência do ataque por patógenos específicos e predadores de sementes. Neste experimento, as plântulas não foram plantadas junto às plantas adultas de *A. angustifolia*, porém, era o único sítio no qual havia a presença destas plantas. Esta teoria é importante para a compreensão da grande diversidade das florestas tropicais. Porém, o modelo de Janzen - Connell não foi testado ainda para *A. angustifolia*.

No Campo as plantas foram fortemente atacadas pelas formigas *Acromyrmex crassispinus* e *Atta* sp. (Mecke, 2002). Após o parcial desfolhamento das plantas, as que permaneciam com o caule verde rebrotaram intensamente (Fig. 10 a). Esse intenso brotamento após desfolhação (ocasionada por herbivoria ou fogo) é o que provavelmente dará origem, futuramente, às árvores adultas de *A. angustifolia* com várias copas, muitas vezes encontradas em campo aberto (Fig. 10 b). A *A. angustifolia* sofre grande predação das sementes (Muller & Macedo, 1980; Kindel, 1996); além disso, as plantas precisam



Figura 9 - Aspecto geral de plântula de *A. angustifolia* considerada morta no interior da Mata. Escala: 1 cm. Todas as plântulas encontradas mortas na Mata tiveram o mesmo aspecto.



Figura 10 - Em (a) aspecto geral de plântulas de *A. angustifolia* que foram danificadas por formigas no Campo. Escala: 5 cm. Em (b) árvores adultas de *A. angustifolia* com mais de uma copa encontradas em campo aberto. Sugere-se que essas múltiplas copas tenham início de brotamentos, respot a danos causados por herbivoria ou fogo.

sobreviver ao primeiro ano, ano de estabelecimento, quando precisam se defender contra patógenos e desfolhamento por formigas. Essas interações ecológicas exercem grande influência na estruturação e organização da comunidade das plantas (Loiselle & Dirso, 2002). Portanto, quando se levantam hipóteses com respeito à dinâmica de populações, como o avanço da floresta sobre o campo no Rio Grande do Sul (Oliveira & Pillar, 2004; Machado, 2004), além dos fatores antropogênicos, não se deve deixar de considerar o efeito de patógenos, herbívoros, desfolhadores, dispersores, predadores de sementes, polinizadores, etc.

No sítio Pinus, foi encontrada a maior porcentagem de sobrevivência da plântulas de *A. angustifolia*. Sugere-se que esta maior porcentagem de sobrevivência deva-se a um ambiente pouco propício a patógenos, devido à atividade alelopática das espécies de Pinus (Peñuelas & Llusà, 1998) ou ao menor conteúdo de água no solo. Desta maneira, podemos dizer que, neste caso, o *P. elliottii* facilitou o estabelecimento de plântulas de *A. angustifolia*.

Além da diferença na porcentagem de sobrevivência entre os sítios foram comparados, entre os mesmos, o comprimento da parte aérea e a taxa de crescimento das plantas de *A. angustifolia*, durante os primeiros sete meses no Campo e seis meses nas duas florestas. As comparações foram entre os tratamentos de competição nos diferentes ambientes e competição radicular no Campo, tratamento semelhante ao ambiente que a *A. angustifolia* encontraria no campo queimado e / ou pastejado. Embora o comprimento final não tenha diferido de forma significativa, a taxa de crescimento foi maior no tratamento competição no Campo do que no tratamento competição radicular no Campo e nos tratamentos de competição sítios florestais. A maior taxa de crescimento das plantas sob competição no Campo, pode ser devido ao estiolamento ocasionado pelo sombreamento imposto pela vegetação, porém o estiolamento também foi observado nas florestas, principalmente no Pinus. Nas duas florestas a restrição de luz também é forte, parâmetros associados ao sombreamento, como MFA, clorofila e distância

entre folhas, foram muito parecidos nas três situações de competição total. Sugere-se que a intensidade de competição aérea e radicular seja menor no Campo do que nas duas florestas.

Alguns aspectos edáficos foram também bastante contrastantes quando comparados os três sítios. Por exemplo, o conteúdo de água mostrou-se significativamente menor no sítio Pinus do que nos demais. Este sítio apresentou os mesmos baixos teores de P apresentados pelo Campo e o menor teor de K dentre os sítios. Além do mais, conforme já anteriormente relatado, este sítio possui os menores teores de N inorgânico (Garbin et al, 2006). Esses baixos teores de N, P, K e água do sítio Pinus, quando comparado com a Mata, condizem com o que se esperaria de uma plantação de uma espécie exótica de crescimento rápido como o *Pinus elliottii*. Semelhante diminuição na disponibilidade de nutrientes também foi encontrada por Tosin (1976), em estudo de um talhão de *Pinus* no Estado do Paraná.

As manipulações dos níveis de competição nos três sítios também poderiam resultar em alterações das condições hídricas e químicas do solo. No entanto, os conteúdos de água e de nutrientes do solo apresentaram grandes diferenças entre os tratamentos somente no sítio Campo. De forma geral, estas modificações se deram no sentido de aumento e diminuição na saturação da CTC por bases e Al, respectivamente, em resposta à remoção da vegetação graminácea. Nas duas florestas, esses parâmetros não tiveram diferenças marcantes quando comparadas as amostras retiradas de dentro das parcelas com e sem trincheiras e as amostras retiradas fora das parcelas. Diferenças entre o solo contido nas parcelas sem trincheiras e aquelas retiradas fora das parcelas não eram realmente esperadas, mas a confecção de parcelas com trincheiras poderia ter resultado em alterações do solo contido dentro daquelas. A remoção da vegetação dentro da parcela entricheirada, aliada à morte de raízes que nela penetravam, através do corte das trincheiras, poderiam, por exemplo, aumentar localmente a disponibilidade de nutrientes devido ao menor uso dos recursos do solo (menor competição) e devido à decomposição das raízes

mortas. Vitousek *et al.*, (1982) e Horn (1985) demonstraram também que a presença de trincheiras pode aumentar as taxas de mineralização do solo e o conteúdo de água, respectivamente. Assim, uma resposta positiva das plantas à realização das trincheiras, tal como ocorreu no campo, não pode ser atribuída exclusivamente à redução da competição radicular. Por outro lado, a baixa resposta positiva de crescimento à introdução de trincheiras no Pinus, a resposta negativa na Mata e as semelhanças nas características do solo dentro e fora das parcelas com trincheiras nestes dois sítios levam a supor que a competição radicular é realmente pouco intensa nestes sítios ou que os benefícios gerados pelo menor consumo de recursos do solo foram anulados por algum outro fator modificado pelas trincheiras, conforme já discutido anteriormente. Um outro importante ponto a considerar é que mesmo que haja uma maior disponibilização de recursos em resposta à redução da competição por trincheiras, o tamponamento do solo e/ou seqüestro por microorganismos (Seastedt, 1988) podem impedir a detecção destes aumentos, podendo-se ter uma resposta positiva de crescimento do vegetal sem alterações facilmente mensuráveis na disponibilidade de nutrientes.

Conclusões

Em relação às hipóteses inicialmente colocadas, a competição radicular demonstrou maior importância para o crescimento da *A. angustifolia* quando a disponibilidade de luz era alta. Também, os três ambientes estudados foram bastante distintos tanto com relação a fatores edáficos quanto bióticos. Os resultados do experimento mostram que um dos motivos da dificuldade da *A. angustifolia* em invadir o campo e de se regenerar na mata nativa é o ataque de herbívoros e patógenos, respectivamente. Embora as taxas de sobrevivência e crescimento tenham sido bastante distintas nos três sítios e nos diferentes tratamentos, as plantas estabelecidas cresceram e se desenvolveram normalmente, demonstrando-se, mais uma vez, a capacidade de ajuste da espécie a situações contrastantes de disponibilidade de luz. Embora os

campos sejam considerados ambientes de alta irradiância quando comparados às matas, os sombreamentos no dossel de uma mata e de um campo de gramíneas são comparáveis, tendo-se demonstrado respostas típicas ao sombreamento em plantas jovens de araucária que cresceram sob um denso e alto manto de vegetação campestre.

Referências bibliográficas

- Aguilera MO, Lauenroth WK (1993) Seedling establishment in adult neighbourhoods - intraspecific constraints in the regeneration of bunchgrass *Bouteloua gracilis*. *Journal of Ecology* 81:253-261
- Aubreville A (1949) A floresta de pinho do Brasil. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal* 2(2):21-36
- Backes A (1988). Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. no Brasil. *Pesquisas (Botânica)* 39: 5-39
- Behling H, Pillar VD, Orlóci L, Bauermann SG (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
- Belcher JW, Keddy PA, Twolan-Strutt L (1995) Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology* 83:673-682
- Boot RGA (1989) The significance of size and morphology of root systems for nutrient acquisition and competition. In: *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. Ed. Lambers *et al.* SPB Academic Publishing, The Netherlands
- Breuninger M, Einig W, Magel E, Cardoso E, Hampp R (2000) Mycorrhiza of Brazil pine (*Araucaria angustifolia* [Bert. O.Ktze.]). *Plant Biology* 2:4-10
- Callaway RM, Nadkarni NM, Mahall BE (1991) Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understorey productivity in central California. *Ecology* 72:1484-1499
- Casper BB, Jackson RB (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545-570
- Chapin FS III (1990) Effects of nutrient deficiency on plant growth: evidence for a centralized stress-response system. *British Society for Plant Growth Regulation, Monograph* 21: 135-148
- Chapin FS III, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience* 37:49-57

- Clebsch CC (2004) Efeitos interativos das disponibilidades de luz e nutrientes no desenvolvimento inicial de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. Monografia de Bacharelado, UFRGS, Porto Alegre.
- Connell JH (1990) Apparent versus “real” competition in plants. In: Perspectives on plant competition. J.B. Grace & D. Tilman (eds), p: 9-26
- Coomes DA, Grubb PJ (1998) Response of juvenile trees to above- and belowground competition in nutrient-starved amazonian rain forest. *Ecology* 79:768-782
- Dillenburg LR, Whigham DF, Teramura AH (1993) Effects of below- and aboveground competition from the vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quinquefolia* on the growth of the tree host *Liquidambar styraciflua*. *Oecologia* 93:48-54
- Duarte LS, Dillenburg LR (2000) Ecophysiological responses of seedlings of *Araucaria angustifolia* to different levels of irradiance. *Australian Journal of Botany* 48(4) 531-537
- Duarte LS, Dillenburg LR, Rosa LMG (2002) Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany*, 50: 741-751
- Einig W, Mertz A, Hampp R (1999) Growth rate, photosynthetic activity, and leaf development of Brasil pine seedlings (*Araucaria angustifolia* [Bert.] O. Ktze.). *Plant Ecology* 143:23-28
- Eissenstat DM, Newman EI (1990) Seedlings establishment near large plants: effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on the intensity of plant competition. *Functional Ecology* 4:95-99
- Espigares T, López-Pintor A, Benayas JMR (2004) Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? Competition-facilitation shift during *Retama* establishment. *Acta Oecologia* 26:121-128
- Fernandes AV, Backes A (1998) Produtividade primária em floresta com *Araucaria angustifolia* no Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Botânica* 51:63-78
- Francis R, Read DJ (1984) Direct transfer of carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium. *Nature* 307:53-56

- Franco AMS (2003) *Plasticidade fenotípica em Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze em resposta à disponibilidade de luz e água*. Dissertação de mestrado, UFRGS, Porto Alegre, 99p.
- Garbin ML (2005) *Caracterização das relações entre Araucaria angustifolia e nitrogênio inorgânico*. Dissertação de mestrado, UFRGS, Porto Alegre, 135p.
- Gehring CA, Connell JH (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi in the tree seedlings of two Australian rain forests: occurrence, colonization, and relationships with plant performance. *Mycorrhiza* 16:89-98
- Goergen J, Schmithusen J (1980). Concorrência, um fator de limitação em áreas relictas de arcaicos táxons de coníferas com a indicação das consequências ecológicas. In: *Problemas Florestais do Gênero Araucaria* (Forestry Problems of Genus *Araucaria*). Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná (FUPEF). p:364-366
- Gordon DR, Rice KJ (1993) Competitive effects of grassland annuals on soil water and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Ecology* 74:68-82
- Graves DJ, Watkins NK, Fitter AH, Robinson D, Scrimgeour, C (1997) Intraspecific transfer of carbon between plants linked by a common mycorrhizal network. *Plant and Soil* 192:153-159
- Grime JP (1973a) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344-347
- Grime JP (1973b) Competition and diversity in herbaceous vegetation - a reply. *Nature* 244:310-311
- Grime JP (1979) *Plant strategies & vegetation processes*. John Wiley & Sons, 222p.
- Havel JJ (1971) The *Araucaria* forests of New Guinea and their regenerative capacity. *Journal of Ecology* 59:203-214
- Holl K (1998) Effects of above- and below-ground competition of shrub and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109:187-195
- Holmgren M, Sheffer M, Huston MA (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78(7):1966-1975

- Horn HS (1971) The adaptive geometry of trees. Princeton University, Princeton.
- Horn JC (1985) Responses of understory seedlings to trenching. *American Midland Naturalist* 114:252-258
- Huston MA (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81-101
- Inoue MT, Galvão F, Torres DV (1979) Estudo ecofisiológicos sobre *Araucaria angustifolia* (Bert.) O.Ktze: fotossíntese em dependência à luz no estágio juvenil. *Revista Floresta* 10:5-9
- Inoue MT, Torres DV (1980). Comportamento do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O.Ktze em dependência da intensidade luminosa. *Revista Floresta* 11:7-11
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528
- Jobidon R (2000) Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition and stand structural development-a 5-year study. *Forest Ecology and Management* 130:77-97
- Jones RH, Sharitz RR (1990) Effects of root competition and flooding on growth of chinese tallow seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 20:573-578
- Keddy PA (1989a) Competition - population and community biology. Chapman and Hall, London, 202p.
- Keddy PA (1990) Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. In: *Perspectives on plant competition*. Grace JB & Tilman D., Academic Press, Inc, San Diego, p: 266-288
- Kindel EAI (1996) Padrões de dispersão e disposição espacial de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze e suas relações com aves e mamíferos na Estação Ecológica de Aracuri, Esmeralda, RS. Dissertação de mestrado, UFRGS, Porto Alegre.
- Klein RM (1960). O aspecto dinâmico do pinheiro - brasileiro. *Sellowia* 12:17-44
- Knudson LL, Tibbils TW, Edwards GE (1977) Measurements of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiology* 60:606-608

- Kolb TE, Steiner KC (1990) Growth and biomass partitioning of northern red oak and yellow-poplar seedlings: effects of shading and grass root competition. *Forest Science* 36:34-44
- Laharrague P (1967) Natural regeneration in plantations of *Araucaria angustifolia*. *Revista florestal da Argentina* 11:71-78
- Lewis SL, Tanner EVJ (2000) Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology* 81:2525-2538
- Loiselle BA, Dirzo R (2002) Plant-animal interactions and community structure. In: *Foundations of tropical forest biology*. Ed. Chazdon RL & Whitmore TC, The University of Chicago Press, Chicago.
- Machado RE (2004) Padrões vegetacionais em capões de floresta com Araucária no planalto nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre, 154p.
- Mecke R (2002) *Insetos do Pinheiro Brasileiro - Insekten der brasilianischen Araukarie - Insects of the Brazilian Pine*. Attempto Service GmbH, Tübingen, Germany, 79 p.
- McLellan AJ, Fitter AH, Law R (1995) On decaying roots, mycorrhizal colonization and the design of removal experiments. *Journal of Ecology* 83:225-230
- Moreira-Souza M, Cardoso EJBN (2001) Dependência micorrízica de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze sob doses de fósforo. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 26:905-912
- Moreira-Souza M, Trufem SFB, Gomes-da-Costa SM, Cardoso EJBN (2003) Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Mycorrhiza* 13:211-215
- Mota FS (1951) Estudos do clima do estado do Rio Grande do Sul segundo o sistema de W. Köeppen. *Revista Brasileira de Geografia*, Abril-Junho, p: 107-116
- Muller JA, Macedo JHP (1980) Notas preliminares sobre danos causados por animais silvestres em pinhões. *Revista Floresta* 11:35-40
- Oliveira JM, Pillar VD (2004) Vegetation dynamics on mosaics of Campos and *Araucaria* Forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. *Community Ecology* 5:197-202
- Onguene NA, Kuyper TW (2002) Importance of the ectomycorrhizal network for seedlings survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza* 12:13-17

- Pastore U, Rangel ALR, Teixeira MB (1986) Levantamento de recursos naturais. *Vegetação*, IBGE, Rio de Janeiro, 33:541-619
- Peñuelas J, Llusà J (1998) Influence of intra- and inter-specific interference on terpene emission by *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* seedlings. *Biologia Plantarum* 41:139-143
- Rambo B (1951) O elemento andino no pinhal riograndense. *Anais Botânicos do HBR* 3:7-39
- Rambo B (1953) História da flora do Planalto Rio-grandense. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues*, 5:185-232
- Rambo B (1956) A flora fanerogâmica dos Aparados riograndenses. *Sellowia* 7:235-298.
- Seastedt TR (1988) Mass nitrogen and phosphorus dynamics in foliage and root detritus of tallgrass prairies. *Ecology* 69:59-65
- Seitz RA (1976) Estudo da variação da radiação solar, temperatura e umidade relativa do ar no interior de uma mata de *Araucaria angustifolia* em relação ao terreno livre. *Revista Floresta* 7:36-45
- Tedesco MJ, Gianello C, Bissani CA, Bohnen H, Volkweiss SJ (1995) *Análise de solo, plantas e outros materiais*. Porto Alegre, Departamento de Solos, Faculdade de Agronomia, UFRGS, 174p
- Tilman D (1988) *Plant strategies and the dynamics and structures of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 361p
- Tosin JC (1976) Influência do *Pinus elliottii*, Elgem. da *Araucaria angustifolia* (Bert.) O.Ktze e da mata nativa sobre a atividade da microflora do solo. *Revista Floresta* 7:73-74
- Tremmel DC, Bazzaz FA (1993) How neighbor canopy architecture affects target plant performance. *Ecology* 74:2114-2124
- Veblen TT (1982) Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *Journal of Biogeography* 9:11-28

- Vitousek PM, Gosz JR, Grier CC, Melilo JM, Reiners WA (1982) A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecological Monographs* 52:155-177
- Watkinson AR, Freckleton RP (1997) Quantifying the impact of arbuscular mycorrhiza on plant competition. *Journal of Ecology* 85: 541-545
- Wilson SD, Tilman D (1993) Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74:599-611
- Wintermans JFG, DeMots A (1965) Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochim. Biophys. Acta* 109:448-453
- Zandavalli RB, Dillenburg LR, Souza PVde (2004) Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with the mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. *Applied Soil Ecology* 25:245-255

CAPÍTULO 2

Competição entre duas coníferas co-ocorrentes no sul do Brasil: *Araucaria angustifolia* (nativa) e *Pinus elliottii* (exótica)

Roberta Boscaini Zandavalli¹, Lúcia Rebello Dillenburg^{1,2}

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 95000, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; ²Corresponding author*

* Fax: +55 051 3316 7670, e-mail: lucia.dillenburg@ufrgs.br

Palavras chave – competição, série de substituição, *Araucaria angustifolia*, *Pinus elliottii*

Resumo

Espécies arbóreas exóticas estão sendo introduzidas como alternativa de recurso madeireiro na região de ocorrência da *A. angustifolia*. Estas espécies introduzidas podem se tornar invasoras; por isso é necessário investigar os efeitos destas sobre outras espécies vegetais e animais, microorganismos e sobre o ambiente físico. Foi realizado um experimento de séries de reposição com *Araucaria angustifolia* e *Pinus elliottii*, com densidade única (quatro plantas por vaso), mas com diferentes proporções das espécies (4:0; 2:2; 0:4) e dois níveis de luz (irradiância plena e sombreamento de 70%), para verificar o efeito da interação entre as espécies e o efeito da disponibilidade de luz sobre esta interação. De acordo com o esperado, verificou-se que ambas espécies cresceram mais sob altas irradiâncias. As biomassas médias da parte aérea das plantas de *A. angustifolia*, na luz, foram de 35,7 g na monocultura e 13,2 g na mistura; na sombra, foram de 8,4 g na monocultura e 7,7 na mistura. As plantas de *P. elliottii* apresentaram biomassas da parte aérea, na luz, de 29,2 g na monocultura e de 51,6 g na mistura; na sombra, foram de 6,7 g na monocultura e de 6,7 g na mistura. As plantas de *P. elliottii* sempre exerceram efeito mais negativo sobre os vizinhos do que a *A. angustifolia*, mas demonstraram mais os efeitos negativos do sombreamento do que a conífera nativa: 83 % de redução na biomassa da parte aérea, comparada a 67 % da *A. angustifolia*. As duas espécies demonstram possuir diferentes estratégias de competição com relação à aquisição de recursos: enquanto a *A. angustifolia* mostra-se mais conservadora no uso e tolerante à falta de recursos, *P. elliottii* mostra-se mais consumidor e produtivo sob alta disponibilidade dos mesmos.

Abstract

Exotic tree species are being introduced as afforestation alternatives in southern Brazil. Because these introduced plant species may become invaders, it is necessary investigate their effects over indigenous plant and animal species, microorganisms and the physical environment. A replacement series experiment was conducted with *Araucaria angustifolia* and *Pinus elliottii*, with the same overall density (four plants per pot), but with different specie's proportion (4:0, 2:2; 0:4) and two light levels (full and 30% irradiances), in order to evaluate the effect of *P. elliottii* over *A. angustifolia* and the role of light intensity on their competition. As expected, plant growth was promoted by higher irradiances in both species. Mean shoot biomass accumulations in the light for *A. angustifolia* were 35.7 g and 13.18 g, for monoculture and mixture conditions, respectively; in the shade, it accumulated 8.4 g and 7.7 g in the same two conditions, respectively. Plants of *P. elliottii* had mean biomass accumulations in the light of 29.2 g and 51.6 g for monoculture and mixture conditions, respectively; in the shade, it accumulated 6.7 g and 6.7 g, in the same two conditions, respectively. *Pinus elliottii* always exerted more negative effects over the neighbours than did *A. angustifolia*., but it suffered more than the native conifer from the shading negative effects: 83 % of shoot reduction in relation to 67 % of shoot reduction for *A. angustifolia*. Both species appear to express different competitive strategies when considering plant resource acquisition: while *A. angustifolia* tends to be more conservative in the use and tolerant to the lack of recourses, *P. elliottii* tends to consume and produce more when resources are highly available.

Introdução

A competição tem sido estudada por pesquisadores de diversas áreas de conhecimento e com diferentes propósitos, sendo ainda debatidos a definição mais adequada, os delineamentos experimentais e os métodos de análise e interpretação dos dados (Weigelt & Jolliffe, 2003). Experimentos de competição em casa de vegetação envolvem diferentes delineamentos e diferentes índices para análise dos dados (Gibson *et al.*, 1999; Connolly *et al.*, 2001a,b; Weigelt & Jolliffe, 2003). Os experimentos de série de reposição, desde suas formulações (ver revisão Jolliffe, 2000), foram adotados por muitos autores em diferentes aplicações (*e. g.* Farmer *et al.*, 1988; Weihe & Neely, 1997; Gao *et al.*, 2005; Sobkowicz & Tendziagolska, 2005). Embora seja um dos delineamentos mais utilizados, têm recebido muitas críticas (Gibson *et al.*, 1999; Jolliffe, 2000; Freckleton & Watkinson, 2000; Connolly *et al.*, 2001). Apesar das críticas, estes estudos controlados propiciam interpretações mecanísticas, mais do que uma observação fenomenológica (Tilman, 1987). À semelhança de diversos experimentos, os de competição são conduzidos em escala muito menor da que se encontra nos ambientes onde o processo acontece (Legendre & Legendre, 1998). Por isso, o maior problema dos pesquisadores não é o delineamento experimental, mas o hábito de concluir sobre mecanismos da competição a partir de observações fenomenológicas (Tilman, 1990).

A.angustifolia (Bertol.) Kuntze é uma gimnosperma nativa do Brasil, da família Araucariaceae. No início do século XX, muitas árvores foram cortadas para exploração madeireira, devido à alta qualidade da madeira (Aubreville, 1949). Hoje, pouca área contínua de floresta com araucária, ou Floresta Ombrófila Mista (Pastore *et al.*, 1986) existe, aumentando o perigo de extinção da *A angustifolia* (Auler, 2000) e conseqüentemente do ecossistema. Na região nordeste do estado do Rio Grande do Sul, região de ocorrência da *A angustifolia*, estão sendo plantadas, principalmente, duas espécies exóticas da família Pinaceae, *Pinus elliottii* Elgen

e *P. taeda*.L. As monoculturas estão sendo incentivadas no Estado para o desenvolvimento econômico de algumas regiões. Porém, os possíveis efeitos negativos para o ambiente são muitos, pois, além de alterarem áreas anteriormente ocupadas pelas florestas nativas, elas também estão sendo implantadas sobre as regiões de campo, modificando brutalmente um ecossistema extremamente frágil. Por isso, estudos do efeito das arbóreas exóticas nos ecossistemas nos quais elas estão sendo plantadas são de imediata necessidade. Em um levantamento das espécies de animais ameaçadas de extinção no Rio Grande do Sul, 26 delas estão nesta situação devido às monoculturas de exóticas (Fontana *et al.*, 2003). Na Argentina, onde também existem extensas áreas de campo, chamadas de pampas, a introdução de espécies arbóreas exóticas fizeram com que estas se tornassem invasoras. Depois da plantação de árvores neste ecossistema campestre, o campo não retorna mais sem a intervenção do homem (Ghersa *et al.*, 2002). Por outro lado, se o ecossistema possuir uma resistência à invasão devido à baixa oportunidade de nichos, resultado de uma alta diversidade, as espécies exóticas não conseguirão se tornar invasoras (Shea & Chesson, 2002).

Uma alternativa para *minimizar* o impacto das monoculturas de *Pinus* seria o consórcio com *A. angustifolia* e / ou outras espécies, o que aumentaria a biodiversidade, aumentando também a diversidade funcional do sistema. Foi observado na Floresta Nacional de São Francisco de Paula que a *A. angustifolia* coloniza áreas de plantação de *Pinus elliottii*. O consórcio é um importante elemento dos sistemas auto-suficientes e com baixo uso de insumos (Altieri, 1999). Além disso, as misturas de populações são 12 % mais produtivas do que as monoculturas, dado baseado em 202 observações diretas levantadas por Jolliffe (1997).

No consórcio de culturas há interação entre as espécies envolvidas. Para melhor conhecermos a interação entre *P. elliottii* e a *A. angustifolia*, as duas espécies foram cultivadas

juntas em um experimento de série de reposição, onde também foi verificado o efeito da luz na relação entre as duas espécies. Assim, o presente trabalho visou testar duas hipóteses:

1 - A presença de um vizinho da mesma espécie produz efeitos negativos mais pronunciados do que a presença de um vizinho de espécie diferente; e

2 - O aumento da disponibilidade de luz aumenta a competição por recursos

Metodologia

Condições de cultivo

O experimento foi realizado na casa de vegetação do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande Sul. A duração do experimento foi de 25 meses (agosto 2003 até agosto de 2005). Foram utilizados baldes plásticos de 8 L, onde foram cultivadas as plantas. Os pinhões (sementes de *A. angustifolia*) foram compradas no dia 15 de abril de 2003, na cidade de São Francisco de Paula, região de ocorrência da *A. angustifolia*, e mantidas em sacos de polietileno por 16 semanas em geladeira (aproximadamente 4°C). As sementes de *P. elliotii* foram coletadas na cidade de Faxinal do Soturno no Rio Grande do Sul, dia 28 de março de 2003, e mantidas em geladeira (aproximadamente 4 °C) por 20 semanas. Os pinhões de *A. angustifolia* foram selecionados por massa, só sendo utilizados os pinhões de massa entre 7 e 9 g. As sementes de *P. elliotii* foram compradas da Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária (FEPAGRO), e já haviam sido pré-selecionadas. As sementes de *P. elliotii* e *A. angustifolia* foram desinfestadas com solução de hipoclorito de sódio 2,5 % por 30 min e abundantemente lavadas com água destilada. Após a desinfestação, os pinhões foram escarificados, retirando-se o terço superior do tegumento externo (Áquila & Ferreira, 1984), de onde emerge a radícula, e colocados para germinar em vermiculita média esterilizada. As sementes de *P. elliotii* após a desinfestação também foram

colocadas para germinar em vermiculita média esterilizada. As plântulas foram transplantadas para os baldes, contendo substrato de terra de mata com *A. angustifolia*, terra de plantio de *P. elliottii* e areia (1:1:2, v:v:v). A terra foi coletada na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, colocada para secar por um mês em casa de vegetação, e, então, destorroada com pilão de madeira. As plantas cresceram por 25 meses em condições não controladas de temperatura, luminosidade e umidade relativa do ar (ver Fig. 2, capítulo 3).

Delineamento Experimental

Para verificar o efeito de uma espécie sobre a outra e sobre elas mesmas, foi realizado um experimento de séries de reposição (Connolly *et al.*, 2001a), utilizando densidade única (quatro plantas por vaso), tanto em vasos contendo indivíduos das duas espécies (duas plantas de *Araucaria* + duas plantas de *Pinus*) quanto em vasos com cultivo monoespecífico (quatro plantas de *Araucaria* ou quatro plantas de *Pinus*). Estas três combinações foram estabelecidas tanto sob condições de alta irradiação (tratamento de “luz”) quanto sob sombreamento de 70% (tratamento de “sombra”), a fim de avaliar o efeito da disponibilidade de luz sobre as interações. O experimento foi conduzido com cinco replicações de cada um dos seis tratamentos, sendo cada vaso considerado uma unidade experimental e o delineamento como completamente casualizado.

Regime hídrico

As plantas eram aguadas semanalmente. O substrato das plantas dos tratamentos de alta irradiância recebiam 1 L de água, e o substrato das plantas sob sombrite, quando não estava enxarcado, recebia 500 ml. Os baldes apresentavam drenos no fundo, porém não era verificado excesso de água na ocasião da rega.

Acompanhamento do crescimento da parte aérea

A partir do plantio, foram medidos o comprimento total da parte aérea (altura + comprimento dos ramos laterais) e o diâmetro da base do caule por um período de 25 meses. A taxa de crescimento relativo da parte aérea foi calculada através da seguinte fórmula: $[(Cf - Ci) / Ci] / t$, onde: Cf - comprimento total da parte aérea final, Ci - comprimento total da parte aérea inicial e t - tempo entre as medidas de comprimento inicial e final.

Avaliações finais das plantas

Ao final do experimento, as plantas foram coletadas inteiras para avaliações de crescimento das partes aérea e radicular e dos teores de nutrientes e clorofilas nas folhas.

1. Medidas de biomassa

As plantas foram retiradas dos baldes; após, as raízes foram lavadas, e as plantas foram separadas nas diferentes partes. Depois de separadas em parte aérea, raiz principal e raízes laterais, estas foram colocadas em envelopes de papel para secagem. As biomassas foram obtidas através da pesagem das partes das plantas, após secagem em estufa a 60°C por 10 dias. Foi feita razão de massa entre raiz e parte aérea.

2. Massa foliar por área

Para cada planta de *A.angustifolia*, foram coletadas 10 folhas maduras dos ramos do segundo verticilo abaixo do ápice para cálculo da massa foliar por área (MFA). As folhas coletadas foram colocadas sobre um fundo azul, para haver contraste de cor, próximas à uma escala em forma de L de 5,5 cm, graduada a cada 0,5 cm. Essas imagens foram obtidas utilizando-se uma câmara digital com 5.1 megapixels de resolução (DSC-P100, SONY CORP. SKD, Japan). Depois de obtidas as imagens, as folhas foram secas a 60°C, para posterior pesagem. A área das folhas foi calculada utilizando-se o programa SigmaScan Pro 5.0 (SPSS Inc., IL, USA).

Para as plantas de *P. elliotii*, foram coletadas amostras de aproximadamente 20 acículas (as folhas são fascículos de duas ou três acículas) maduras. Essas amostras foram coletadas da porção mediana das plantas sob luz e da porção superior das plantas sob sombra. Cinco amostras de cada tratamento, uma de cada vaso, foram usadas para adquirir diretamente a área das folhas, utilizando-se os dados adquiridos de volume e comprimento. Para as outras plantas, foi medido somente o comprimento da amostra de 20 acículas e calculada a área através de equações de regressão, calculadas separadamente para as plantas na luz e na sombra (Fig. 1 e 2). O cálculo direto da área foliar de *P. elliotii* foi realizado utilizando-se o princípio de Arquimedes. Basicamente, foi colocado um recipiente com água em cima de uma balança, que foi então tarada; a amostra, amarrada por um arame, foi mergulhada no recipiente, cuidadosamente, para que esta não encostasse às paredes do recipiente. Com a amostra mergulhada, foi observado o valor da balança; este valor em gramas constituiu o seu volume em mililitros (ver Burdett, 1979).

Com os valores de comprimento das acículas e volume da amostra foi calculada a área, considerando as acículas com formato cilíndrico, utilizando-se as seguintes equações:

$$A = l 2\pi r$$

$$r = \sqrt{V / l\pi}$$

$$A = l 2\pi \sqrt{V / l\pi}$$

onde:

r = raio, em cm

A = área, em cm²

l = comprimento das acículas, em cm

V = volume, em mL

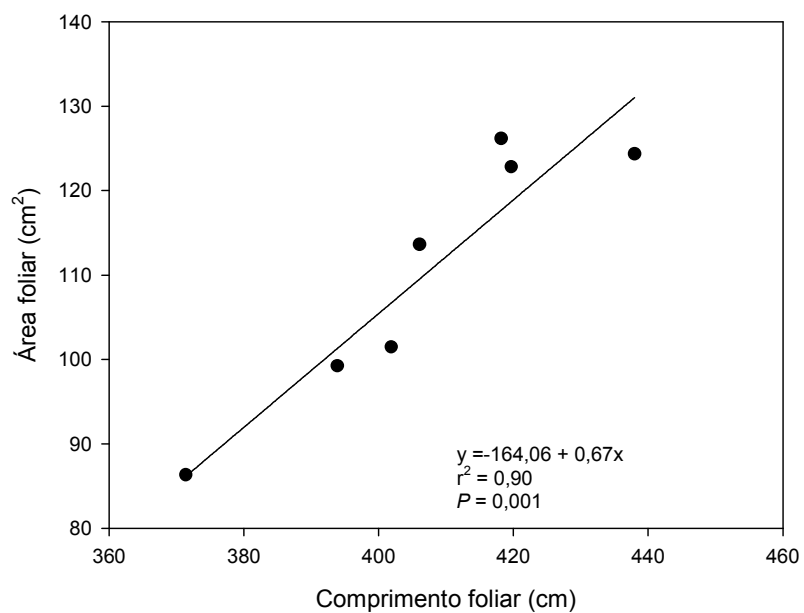


Figura 1 – Relação entre comprimento (cm) e área (cm²) de folhas de *P. Elliottii* nas plantas em monocultura e mistura do tratamento de luz, ao final do experimento de serie de reposição

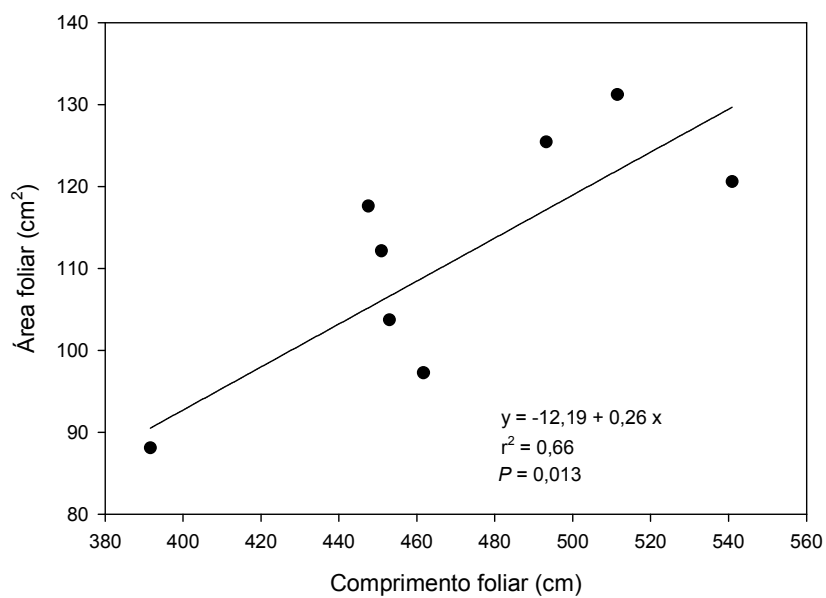


Figura 2 – Relação entre comprimento (cm) e área (cm²) de folhas de *P. Elliottii* nas plantas em monocultura e mistura do tratamento de sombreamento de 70 %, ao final do experimento de serie de reposição

3. Conteúdo de clorofilas

O conteúdo de clorofilas (*a*, *b* e total) das plantas de *A. angustifolia* foi obtido retirando-se 20 folhas jovens totalmente expandidas de cada balde (cinco de cada planta). As imagens das folhas retiradas foram obtidas da mesma maneira que as imagens obtidas para MFA. Após a aquisição das imagens, as folhas foram levemente lixadas para a retirada parcial da cutícula e melhor penetração do etanol. Em frascos pretos, foram colocados 18 ml de etanol absoluto e, em seguida, as folhas. Esse sistema permaneceu sob temperatura ambiente durante um mês (Knudson *et al.*, 1977).

O conteúdo de clorofila das plantas de *P. elliotii* foi obtido retirando-se 70 cm de acículas jovens totalmente expandidas por vaso, as quais foram picadas em pedaços de 1 cm e colocadas em frascos pretos contendo 18 mL de etanol absoluto (modificado de Sullivan & Teramura, 1989). Após um mês de extração, foi calculada a concentração de clorofila por unidade de área. Para a obtenção da área foliar da amostra, foram utilizadas as equações de regressão desenvolvidas para a massa foliar por área.

Depois de extraída a clorofila, alíquotas dos extratos foram levadas para espectrofotometro (Brastectro, SP - 220), onde foram feitas as leituras de absorbância nos comprimentos de onda de 649 e 665 nm.

A determinação da concentração de clorofilas em $\mu\text{g mL}^{-1}$ do extrato foi obtida utilizando-se as equações de Wintermans & DeMots (1965), sendo:

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

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

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

onde, Cl_a , Cl_b e Cl_{tot} são as concentrações de clorofilas a , b e total, respectivamente, e A_{649} e A_{665} são as absorbâncias em 649 e 665 nm, respectivamente.

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

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

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

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

A = área foliar, em cm.

4. Estado nutricional:

As análises do conteúdo de nutrientes da parte aérea foram feitas em três amostras compostas tanto para *A. angustifolia* quanto para *P. elliottii*. As amostras foram compostas por galhos jovens de *A. angustifolia* e por folhas jovens de *P. elliottii* de todas as plantas dos baldes. Como o número de repetições dos tratamentos era cinco, folhas ou galhos de dois baldes foram divididos por três e incorporados nas três amostras. As partes aéreas das plantas foram secas em estufa a 75°C e moídas para a análise dos nutrientes. As amostras foram analisadas no Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, onde a análise foi efetuada. Teores de N, P, K, Ca e Mg foram determinados após digestão por H_2O_2 e H_2SO_4 . O N foi recuperado após destilação em processo semelhante ao de Kjeldahl. O teor de P foi determinado por espectrofotometria após adição de molibdato de amônio e ácido aminonaftolsulfônico. K foi determinado por fotometria de chama após diluição do extrato. Teores de Ca e Mg foram determinados por espectrofotometria de absorção após diluição do extrato e adição de La ou Sr em solução ácida. Teores de Zn, Cu, Mn,

Fe e S foram determinados após digestão com $\text{HNO}_3 - \text{HClO}_4$. Após repouso e decantação dos extratos, os elementos metálicos foram determinados no sobrenadante por fotometria (absorção ou emissão), e o S foi determinado por turbidimetria. O C é determinado através da sua oxidação por dicromato ($\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$) em meio ácido (H_2SO_4), com titulação do cromato (Cr^{+6}) em excesso. Todos os procedimentos são descritos detalhadamente em Tedesco *et al.*, (1995).

Índice de Produtividade

Foi calculado o índice de produtividade relativa total (RYT), que foi introduzido por De Wit & Van den Bergh (1965) na análise dos experimentos de série de reposição (*e. g.* Berendse, 1983; Connolly *et al.*, 2001a,b; Fetene, 2003; Weigelt & Jolliffe, 2003). Este índice é muito utilizado como medida da extensão da competição por recursos limitantes entre os componentes de uma mistura (Snaydon, 1991).

$$\text{RYT} = Y_{ij} / Y_{ii} + Y_{ji} / Y_{jj}, \text{ onde}$$

Y_{ii} e Y_{jj} são as biomassas das espécies *i* e *j* quando em monocultura, e Y_{ij} e Y_{ji} as biomassas das espécies quando em mistura, todas medidas no final do experimento.

Análise física e química do substrato

Foram feitas duas coletas de substrato para análises químicas e físicas. Na primeira (pré-tratamento), foi retirada uma alíquota da mistura utilizada para encher os baldes antes da montagem do experimento e na segunda (pós-tratamento), foram retiradas três alíquotas da amostra composta única de cada tratamento (amostra composta de cinco baldes). Todas as análises foram realizadas pelo Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS.

As variáveis físicas foram analisadas apenas na amostra pré-tratamento e incluíram quantificações das frações argila, areia fina e grossa e silte. Para estas análises, as partículas

foram separadas por hidróxido de sódio e agitação, e determinadas por densímetro. As variáveis químicas analisadas foram matéria orgânica (M.O.), pH, Al+H, CTC, saturação por bases e por Al, N, P, K, Mg, Ca, Al, S, Zn, B, Cu e Mn. O pH foi determinado em água (1:1), P e K pelo método Mehlich I e a M.O. por digestão úmida. Os elementos Ca, Mg, Al e Mn trocáveis foram extraídos com KCl 0,1 mol L⁻¹; S-SO₄ com CaHPO₄ 500 mg.L⁻¹ e B com água quente. O Zn e o Cu foram extraídos por HCl 0,1M e determinados por espectrofotômetro de absorção. O N foi estimado a partir da matéria orgânica, pela equação: (M.O./34,4).

Análise dos dados

Para a comparação dos parâmetros entre os tratamentos, foi realizada a análise de variância (ANOVA) em separado para cada uma das espécies. Para tanto, seguiu-se um modelo fatorial 2 x 2 (monocultura vs. mistura e luz vs. sombra). Cada balde (unidade experimental) gerou um valor por espécie para cada um dos parâmetros medidos. No caso das medidas de altura e comprimento da parte aérea e de diâmetro caulinar, a análise estatística foi realizada apenas para a última medida. Para a comparação par a par, foi utilizado o teste de Tukey para a separação das médias. Quando os dados não apresentavam uma distribuição normal ou homogeneidade de variância, estes foram transformados por logaritmo natural [ln(x)]. Foi utilizado o programa SigmaStat 2.03 para todas as análises. As variáveis transformadas foram: pH, Mg, N e Cu no substrato, Zn nas plantas de *A. angustifolia*, Mn e Mg nas plantas de *P. elliotii*, biomassa de raiz lateral das plantas de *A. angustifolia*, biomassa de raiz lateral e raiz principal das plantas de *P. elliotii*, massa foliar por área das plantas de *A. angustifolia* e comprimento total da parte aérea das plantas de *P. elliotii*.

Resultados

De acordo com o esperado, os parâmetros de crescimento (comprimento total, altura da parte aérea, diâmetro caulinar, biomassa e taxa de crescimento) atingiram, de forma geral, maiores valores nas plantas cultivadas na luz do que na sombra, em ambas as espécies (Figs. 3 a 6 e Tab. 1). O efeito do vizinho (monocultura vs. mistura), no entanto, foi diferente para as duas espécies: em *A. angustifolia* maior crescimento na luz foi obtido em monocultura, enquanto que para *P. eliottii* foi na mistura. Em virtude da interação significativa entre os dois fatores estudados, verifica-se que estes efeitos de vizinho só se fizeram sentir na luz e que os efeitos de luz e sombra só se expressaram nos tratamentos de competição que geraram maior crescimento: na monocultura para *A. angustifolia* e na mistura para *P. eliottii*.

As MFA tanto de *A. angustifolia* quanto de *P. eliottii* (Tab. 1) apresentaram redução devido ao sombreamento e a razão de massa raiz : parte aérea foi maior na luz em ambas as espécies. A monocultura resultou em maior razão do que a mistura em *A. angustifolia*, mas apenas na luz em *P. eliottii*, foi a mistura que gerou a maior razão, e, novamente, este efeito ocorreu apenas na luz. As plantas de *A. angustifolia* apresentaram maior conteúdo de clorofila *a* na sombra do que na luz, mas apenas na monocultura. Para *P. eliottii*, o teor de clorofila *b* foi maior nos tratamentos de sombra do que nos de luz, tanto na mistura quanto na monocultura (Fig. 7). A razão entre clorofila *a* e clorofila *b* só foi alterada pelo sombreamento e apenas em *P. eliottii*: menor razão sob sombra do que na luz. O sombreamento reduziu a taxa de crescimento das duas espécies, sendo esse efeito mais pronunciado para *P. eliottii* (Tab. 1). O índice de produtividade relativa total foi de 2,18 para os tratamentos submetidos à luz e de 1,92 para os tratamentos submetidos ao sombreamento.

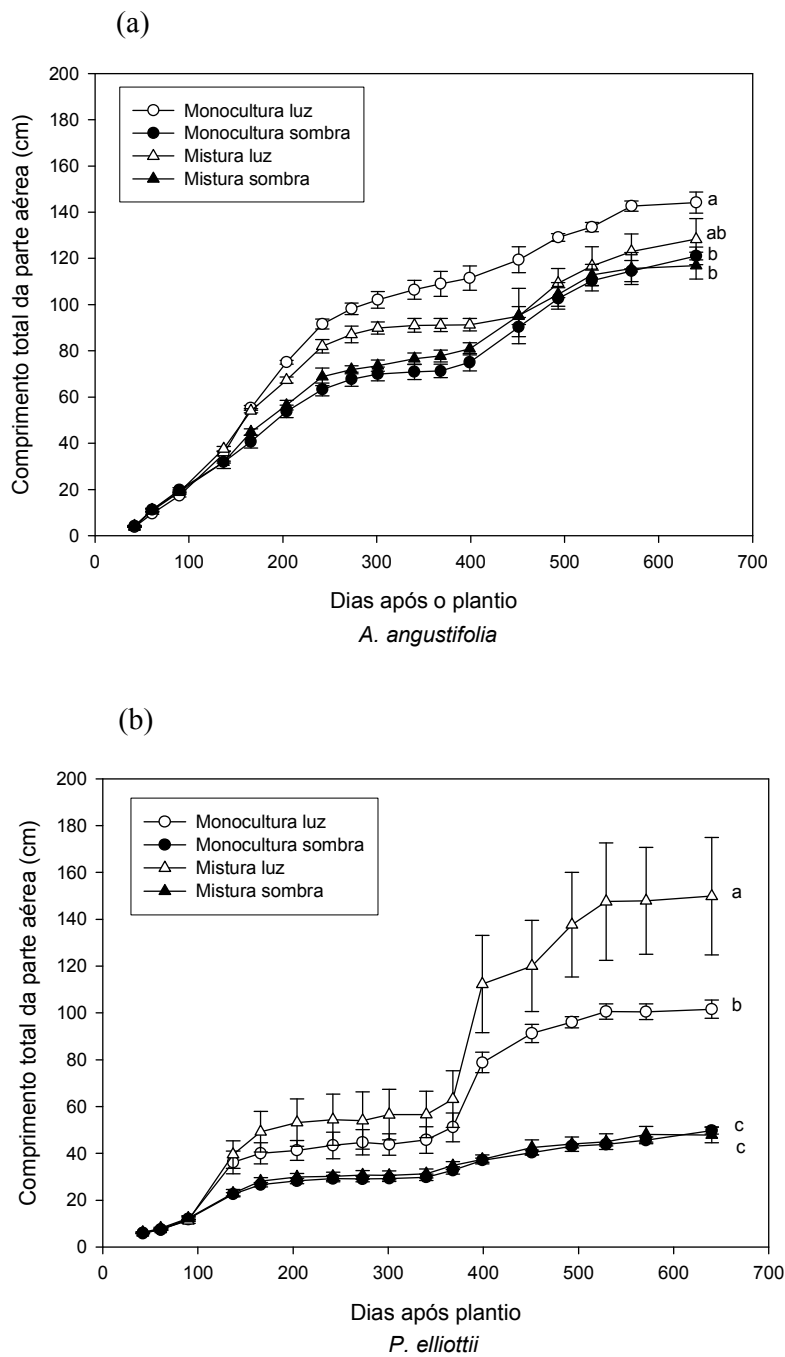


Figura 3 - Comprimento total da parte aérea (altura da parte aérea + comprimento dos ramos) de plantas de (a) *A. angustifolia* e (b) *P. elliottii* plantadas em monocultura e mistura e sob dois níveis de luz, ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).

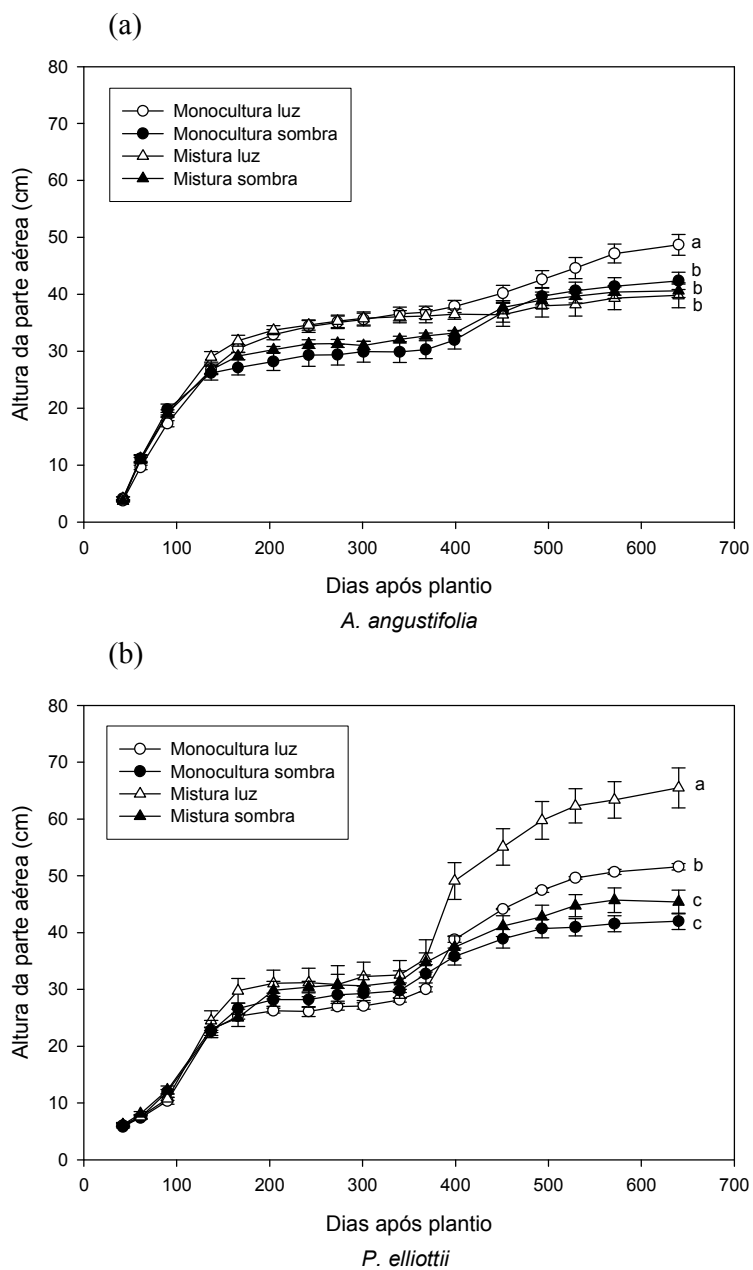


Figura 4 - Altura da parte aérea de plantas de (a) *A. angustifolia* e (b) *P. Elliottii* plantadas em monocultura e mistura e sob dois níveis de luz, ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).

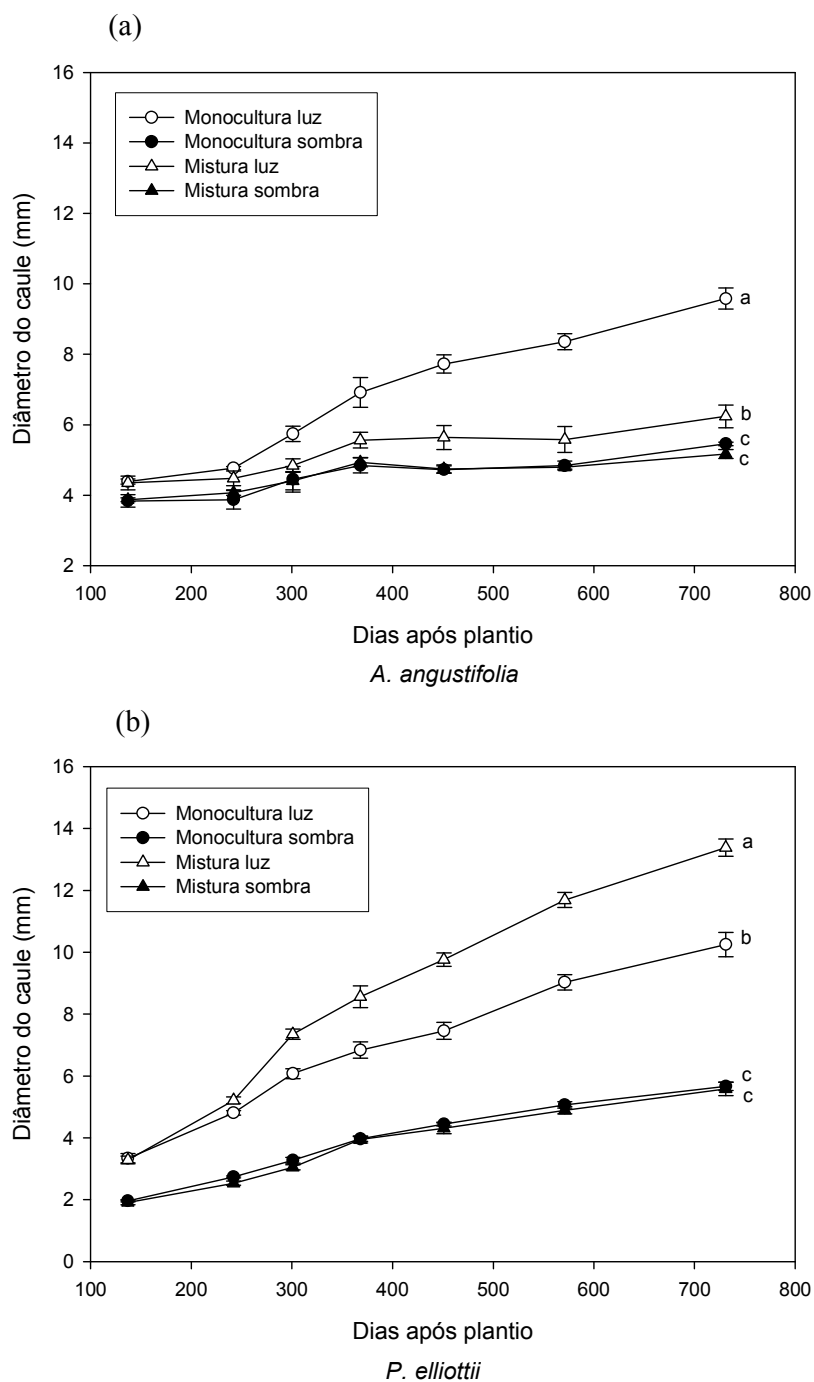


Figura 5 – Diâmetro da base do caule de plantas de (a) *A. angustifolia* e (b) *P. eliottii* plantadas em monocultura e mistura e sob dois níveis de luz, ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).

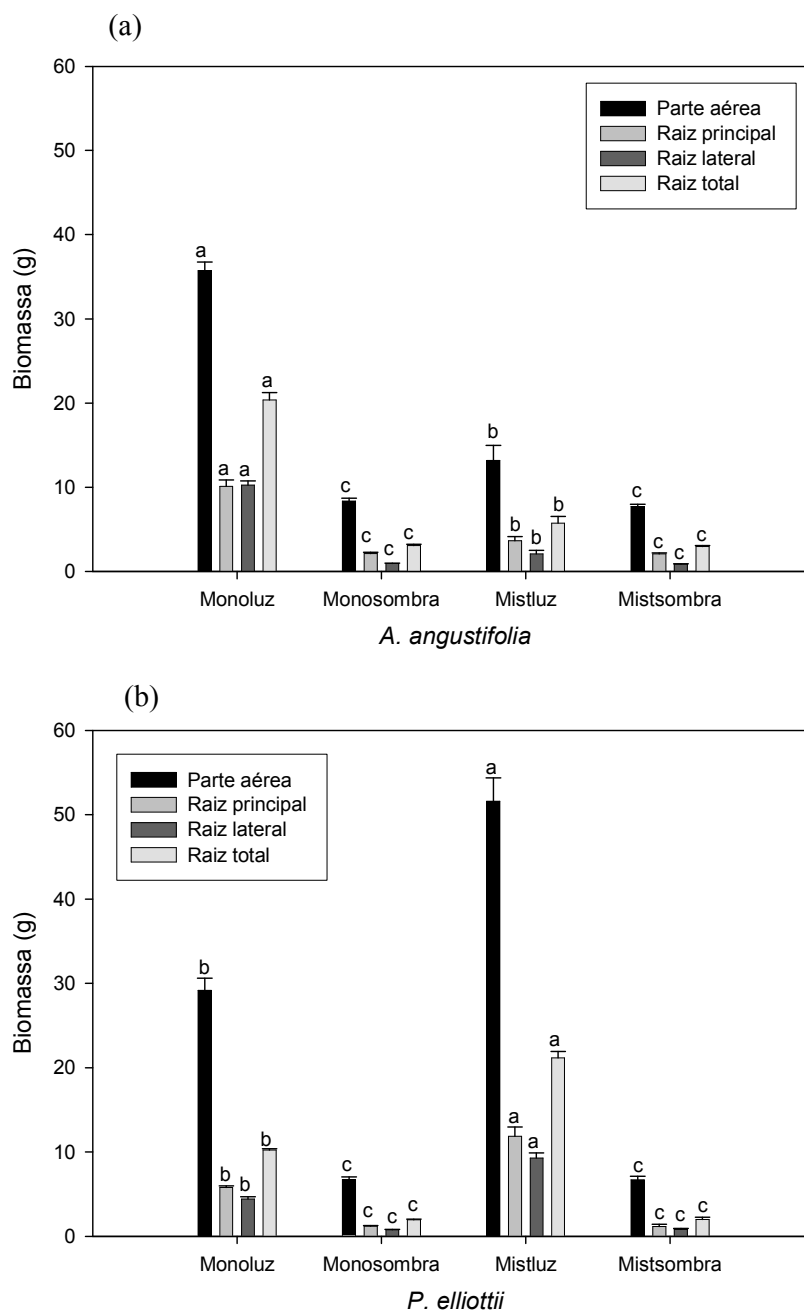


Figura 6 – Biomassa da parte aérea, da raiz principal, das raízes laterais e biomassa total de raiz das plantas de (a) *A. angustifolia* e (b) *P. elliottii* plantadas em monocultura (mono) e mistura (mist), sob dois níveis de luz (sombra e luz) ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).

Tabela 1 – Algumas relações entre variáveis medidas em plantas *A. angustifolia* e *P. Elliottii* submetidas à monocultura e mistura, e dois níveis de luz. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$).

Variável	Monocultura luz	Monocultura sombra	Mistura luz	Mistura sombra
<i>A. angustifolia</i>				
Massa foliar por área (g m ⁻²)	122,10 \pm 2,4 a	88,04 \pm 1,17 d	114,17 \pm 1,45 b	96,58 \pm 1,05 c
Razão raiz : parte aérea (g g ⁻¹)	0,57 \pm 0,02 a	0,37 \pm 0,01 c	0,43 \pm 0,01 b	0,38 \pm 0,02 c
Razão clorofila a : clorofila b	1,27 \pm 0,04 ns	1,39 \pm 0,11	1,30 \pm 0,17	1,61 \pm 0,15
Taxa de crescimento (cm dias ⁻¹)	0,05 \pm 3 x 10 ⁻³ a	0,04 \pm 7 x 10 ⁻³ b	0,05 \pm 4 x 10 ⁻³ a	0,04 \pm 3 x 10 ⁻³ b
<i>P. Elliottii</i>				
Massa foliar por área (g m ⁻²)	89,43 \pm 11,59 a	45,04 \pm 3,70 b	77,01 \pm 3,92 a	48,01 \pm 1,34 b
Razão raiz : parte aérea (g g ⁻¹)	0,35 \pm 0,01 b	0,29 \pm 0,01 b	0,73 \pm 0,02 a	0,30 \pm 0,04 b
Razão clorofila a : clorofila b	3,93 \pm 0,15 a	2,76 \pm 0,05 b	3,83 \pm 0,30 a	2,55 \pm 0,21 b
Taxa de crescimento (cm dias ⁻¹)	0,02 \pm 2 x 10 ⁻³ b	0,01 \pm 5 x 10 ⁻³ c	0,03 \pm 5 x 10 ⁻³ a	0,009 \pm 4 x 10 ⁻⁴ c

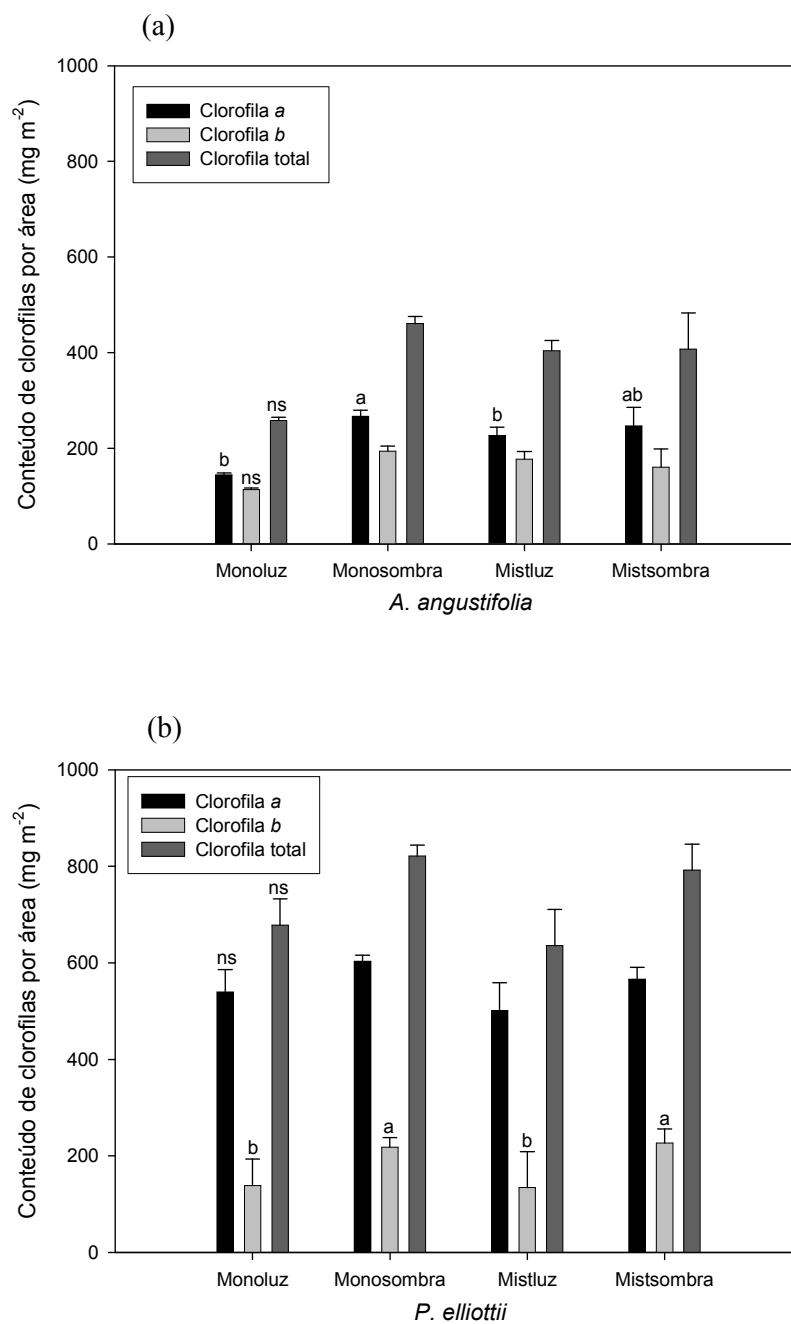


Figura 7 - Conteúdo de clorofilas por unidade de área nas folhas das plantas de (a) *A. angustifolia* e (b) *P. eliottii* plantadas em monocultura (mono) e mistura (mist) e sob dois níveis de luz (sombra e luz), ao longo do experimento de séries de reposição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

A análise do substrato de cultivo ao final do experimento nos permitiu avaliar não apenas as alterações geradas pelo cultivo das plantas (pré- vs pós-tratamentos), mas também as diferenças encontradas entre os diferentes tratamentos (Tabs. 2 e 3). De uma forma geral, o substrato, tanto no pré-tratamento como no pós-tratamento, é considerado distrófico (baixa saturação de bases), ácido, álico (alta saturação de Al) e com altos teores de matéria orgânica. Embora a análise estatística só tenha sido aplicada para os valores medidos após o plantio, as diferenças pré- vs pós-tratamentos são também, às vezes, apontadas. As seguintes variáveis do solo foram afetadas de forma significativa pelo sistema de cultivo das plantas: pH, saturação de bases e Al da CTC e teores de K, Ca, Mg, Zn, B e Mn.

Os fatores luz e vizinho atuaram de forma diferenciada sobre estas variáveis. O pH do substrato foi reduzido pelo sombreamento e não foi afetado pela identidade do vizinho. As saturações de bases e de Al foram afetadas pelos dois fatores. Além disto, a primeira tendeu a diminuir e a segunda a aumentar após o cultivo das plantas. O sombreamento promoveu um aumento na saturação de bases e uma diminuição na de Al, mas apenas nas monoculturas. A presença de *P. elliotii* gerou efeito semelhante, mas de forma mais marcante sob condições de sombreamento (Tab. 2). A disponibilidade de K foi visivelmente reduzida pelo cultivo das plantas; no entanto, o cultivo na sombra gerou disponibilidades maiores do que o cultivo na luz, mas de forma mais acentuada nas monoculturas. A presença do *P. elliotii* tendeu a favorecer a disponibilidade de K, mas apenas na luz. Padrões semelhantes foram encontrados para as disponibilidades de Ca e Mg, exceto que, para este último, a disponibilidade tendeu a aumentar com cultivo das plantas (Tab. 2). O efeito da sombra na disponibilidade de Zn dependeu fortemente do tipo de cultivo: efeito promotor na monocultura de *A. angustifolia* e na mistura e efeito redutor na monocultura de *P. elliotii*. A presença de *P. elliotii* favoreceu a

Tabela 2 - Macronutrientes do substrato de cultivo antes do plantio (pré-tratamento) e após o desmonte do experimento (pós-tratamento). Médias (\pm erro padrão) seguidas letras iguais não diferem significativamente entre si. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

Parâmetros	Pré-tratamento	Pós-tratamento					
		Monocultura		Mistura		Monocultura	
		<i>A. angustifolia</i> luz	<i>A. angustifolia</i> sombra	Luz	Sombra	<i>P. elliottii</i> luz	<i>P. elliottii</i> sombra
pH (H ₂ O)	4,00	4,23 \pm 0,09 a	3,73 \pm 0,03 b	4,06 \pm 0,06 a	3,73 \pm 0,03 b	4,16 \pm 0,06 a	3,70 \pm 0,1 b
Al + H (cmol dm ⁻³)	24,40	29,40 \pm 5,00 ns	30,83 \pm 2,02	28,96 \pm 3,73	28,60 \pm 2,10	30,20 \pm 4,2	29,60 \pm 1,1
CTC (cmol dm ⁻³)	26,80	30,5 \pm 5,00 ns	32,73 \pm 2,22	30,36 \pm 3,79	29,93 \pm 2,11	31,80 \pm 4,35	31,83 \pm 1,16
% sat. Bases	9,00	3,33 \pm 0,88 c	5,33 \pm 0,33 ab	4,66 \pm 0,66 c	4,33 \pm 0,33 bc	5,00 \pm 0,57 c	7,00 \pm 0,00 a
% sat. Al	69,90	85,73 \pm 1,16 a	75,73 \pm 3,88 bc	80,86 \pm 0,42 ab	82,00 \pm 0,66 b	78,33 \pm 1,59 b	71,76 \pm 0,62 c
M.O. (%)	7,30	6,86 \pm 0,44 ns	7,43 \pm 0,68	7,26 \pm 0,10	6,80 \pm 0,35	7,76 \pm 0,08	7,56 \pm 0,57
N (%)	0,27	0,19 \pm 0,01 ns	0,21 \pm 0,021	0,21 \pm 0,003	0,20 \pm 0,01	0,22 \pm 0,003	0,22 \pm 0,15
P (mg dm ⁻³)	34,00	22,66 \pm 3,84 ns	29,33 \pm 3,84	32,33 \pm 3,71	33,66 \pm 2,84	30,66 \pm 2,90	32,00 \pm 3,51
K (mg/dm ³)	107,00	29,66 \pm 1,76 d	62,333 \pm 4,80 a	34,33 \pm 1,45 d	44,33 \pm 1,33 b	43,66 \pm 1,20 c	65,66 \pm 1,33 a
Al _{troc} (cmol dm ⁻³)	5,50	6,26 \pm 0,29 ns	6,00 \pm 0,55	5,86 \pm 0,18	6,00 \pm 0,21	5,86 \pm 0,12	5,63 \pm 0,03
Ca _{troc} (cmol dm ⁻³)	1,40	0,80 \pm 0,1 b	1,16 \pm 0,13 a	0,93 \pm 0,03 b	0,83 \pm 0,03 b	1,06 \pm 0,08 b	1,36 \pm 0,03 a
Mg _{troc} (cmol dm ⁻³)	0,19	0,13 \pm 0,03 c	0,46 \pm 0,08 a	0,30 \pm 0,00 ab	0,33 \pm 0,03 a	0,36 \pm 0,03 ab	0,56 \pm 0,03 a

Tabela 3 - Análise física e de micronutrientes do substrato de cultivo antes do plantio (pré-tratamento) e após o desmonte do experimento (pós-tratamento). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

Parâmetros	Pré-tratamento	Pós-tratamento					
		Monocultura		Mistura		Monocultura	
		<i>A. angustifolia</i> luz	<i>A. angustifolia</i> sombra	Luz	Sombra	<i>P. Elliottii</i> luz	<i>P. Elliottii</i> sombra
Argila (%)	22,00	16,33 \pm 1,66	17,33 \pm 2,18	15,00 \pm 0,57	17,00 \pm 1,52	17,00 \pm 2,30	19,66 \pm 2,66
Areia grossa (%)	35,00	-	-	-	-	-	-
Areia fina (%)	34,00	-	-	-	-	-	-
Silte (%)	9,00	-	-	-	-	-	-
S (mg dm ⁻³)	-	24,33 \pm 5,69 ns	24,00 \pm 6,55	32,33 \pm 3,38	25,66 \pm 2,33	22,33 \pm 0,33	15,43 \pm 0,28
Zn (mg dm ⁻³)	-	3,36 \pm 0,03 c	3,70 \pm 0,11 b	3,23 \pm 0,06 c	3,46 \pm 0,03 b	5,13 \pm 0,08 a	3,70 \pm 0,06 b
Cu (mg dm ⁻³)	-	1,86 \pm 0,03 ns	1,80 \pm 0,15	1,76 \pm 0,03	1,76 \pm 0,03	1,70 \pm 0,05	1,76 \pm 0,03
B (mg dm ⁻³)	-	0,43 \pm 0,03 b	0,50 \pm 0,05 b	0,46 \pm 0,03 ab	0,50 \pm 0,05 b	0,60 \pm 0,00 a	0,56 \pm 0,03 ab
Mn (mg dm ⁻³)	-	21,66 \pm 0,03 c	53,00 \pm 8,00 a	36,66 \pm 2,18 b	38,66 \pm 0,66 b	43,00 \pm 0,57 b	65,00 \pm 2,08 a

disponibilidade de Zn, mas apenas sob alta irradiância e quando em monocultura. No caso do Mn o sombreamento mais uma vez gerou maior disponibilidade, mas apenas nas monoculturas. A presença de *P. elliottii* aumentou a disponibilidade deste micronutriente, particularmente quando em monocultura. O B teve influência apenas do vizinho, ocorrendo em maior quantidade na monocultura de *P. elliottii* do que na de *A. angustifolia* (Tab. 3).

Quanto aos nutrientes acumulados nas partes aéreas das plantas (Tab. 4), embora aparentemente pequenas, reduções no acúmulo de C foram observadas nas duas espécies devido ao sombreamento. Este efeito foi mais pronunciado em *A. angustifolia* quando em mistura e em *P. elliottii* quando em monocultura. Os teores de N foram afetados de forma bastante contrastante entre as duas espécies, embora o sombreamento tenha promovido um acúmulo de N nas duas. Em *A. angustifolia* este efeito foi menos pronunciado na mistura do que na monocultura, ocorrendo o contrário em *P. elliottii*. Na *A. angustifolia* expressou-se fortemente o efeito do vizinho (maiores concentrações na companhia de *P. elliottii*), enquanto que para *P. elliottii* tal efeito não foi verificado. Devido aos efeitos mais marcantes da sombra sobre o N do que sobre o C, esta condição resultou em menor razão C:N nos tecidos de ambas as espécies, mas em *A. angustifolia*, mais uma vez, esta redução foi menor quando em mistura.

A concentração de P foi afetada pelo vizinho em *A. angustifolia* (redução quando cultivada com *P. elliottii*, mas apenas sob alta irradiância) e pela luz em *P. elliottii* (aumento na sombra). Embora estatisticamente significativas, estas diferenças, do ponto de vista fisiológico, são bastante pequenas, denotando uma estabilidade tecidual deste elemento frente às várias condições de cultivo. Com relação ao K, verificou-se, em ambas as espécies, um maior acúmulo quando cultivadas na sombra. Em *A. angustifolia*, os teores de K foram também aumentados pela

Tabela 4 - Teores de nutrientes na parte aérea de plantas de *A.angustifolia* e de *P. elliotii* submetidas a tratamentos de monocultura ou mistura e sob condições de luz e de sombra. Médias (\pm erro padrão) seguidas letras iguais não diferem significativamente entre si. ns - não significativo ($P \leq 0,05$).

Nutriente	<i>A. angustifolia</i>				<i>P. elliotii</i>			
	Monocultura luz	Monocultura sombra	Mistura luz	Mistura sombra	Monocultura luz	Monocultura sombra	Mistura luz	Mistura sombra
C (%)	44,66 \pm 0,66 ab	44,00 \pm 0,00 b	45,00 \pm 1,00 a	42,66 \pm 0,33 b	48,33 \pm 0,66 a	44,66 \pm 0,33 b	45,66 \pm 0,66 b	45,00 \pm 1,00 b
N (%)	0,80 \pm 0,01 b	1,77 \pm 0,04 a	2,03 \pm 0,23 a	2,19 \pm 0,08 a	1,32 \pm 0,03 b	2,01 \pm 0,08 a	1,29 \pm 0,003 b	2,05 \pm 0,18 a
C : N	55,43 \pm 1,7 a	24,8 \pm 0,65 b	22,9 \pm 3,52 b	19,54 \pm 0,74 b	36,51 \pm 1,47 a	22,24 \pm 1,12 b	35,22 \pm 0,6 a	22,31 \pm 2,48 b
P (%)	0,11 \pm 0,01 a	0,09 \pm 0,00 ab	0,07 \pm 0,01 b	0,09 \pm 0,00 ab	0,10 \pm 0,003 c	0,11 \pm 0,003 b	0,10 \pm 0,00 c	0,12 \pm 0,003 a
K (%)	0,46 \pm 0,03 b	1,43 \pm 0,06 a	1,21 \pm 0,24 a	1,56 \pm 0,08 a	0,35 \pm 0,03 b	1,07 \pm 0,08 a	0,34 \pm 0,02 b	1,03 \pm 0,03 a
Ca (%)	0,47 \pm 0,02ns	0,53 \pm 0,01	0,52 \pm 0,03	0,59 \pm 0,05	0,23 \pm 0,003 c	0,39 \pm 0,02 b	0,26 \pm 0,01 c	0,47 \pm 0,01 a
Mg (%)	0,25 \pm 0,006 ns	0,28 \pm 0,003	0,26 \pm 0,02	0,29 \pm 0,02	0,10 \pm 0,005 c	0,14 \pm 0,006 a	0,12 \pm 0,003 b	0,16 \pm 0,01 a
S (%)	0,16 \pm 0,01 b	0,24 \pm 0,005 a	0,28 \pm 0,02 a	0,15 \pm 0,005 b	0,17 \pm 0,01 b	0,3 \pm 0,003 a	0,11 \pm 0,01 d	0,16 \pm 0,01 c
Cu (mgkg ⁻¹)	2,33 \pm 0,33 b	2,66 \pm 0,33 ab	2,00 \pm 0,00 b	3,00 \pm 0,00 a	3,66 \pm 0,33 b	4,33 \pm 0,33 ab	2,66 \pm 0,33 c	5,00 \pm 0,00 a
Zn (mgkg ⁻¹)	31,33 \pm 0,66 ns	24,66 \pm 0,88	37,33 \pm 9,49	32,33 \pm 1,76	52,33 \pm 13,98 ns	40,66 \pm 1,66	41,33 \pm 1,76	52,00 \pm 2,51
Fe (mgkg ⁻¹)	112 \pm 2,02 ns	106 \pm 3,51	124 \pm 21,79	141 \pm 14,01	103 \pm 14,57 ns	140 \pm 13,31	104 \pm 14,36	121 \pm 1,85
Mn (mgkg ⁻¹)	1400 \pm 57 ns	1766 \pm 66	1800 \pm 208	2033 \pm 176	861 \pm 20,12 b	1095 \pm 119 a	981 \pm 18,66 a	1200 \pm 57,73 a

presença do *P. elliotii*. Os teores de Ca e Mg na parte aérea só diferiram entre os tratamentos em *P. elliotii*, onde o sombreamento e a companhia de *A. angustifolia* resultaram em maiores concentrações destes elementos. Padrão semelhante foi encontrado para o S, exceto que, neste caso, a presença de *A. angustifolia* levou a menores acúmulos nos tecidos aéreos de *P. elliotii*. O sombreamento resultou em maior acúmulo de Cu e Mn em ambas as espécies. Os teores de Fe tenderam a aumentar na sombra, mas apenas em *P. elliotii*.

Discussão

De um modo geral e de acordo com o esperado, tanto as plantas de *P. elliotii* quanto as de *A. angustifolia* apresentaram maior tamanho e maior biomassa quando no tratamento de maior luminosidade. No entanto, este efeito promotor da luz foi mais acentuado sempre que as plantas vizinhas eram de *A. angustifolia* (monoculturas para esta espécie e misturas para *P. elliotii*). O forte efeito negativo da presença de *P. elliotii* sobre ela mesma e sobre *A. angustifolia* está provavelmente associado ao ritmo de crescimento daquela espécie. Por ser uma espécie exótica de crescimento rápido (La Bastide & Van Goor, 1970; Cuevas *et al.*, 1991), esgota mais rapidamente os recursos do solo quando comparada a espécies de crescimento mais lento, como a própria *A. angustifolia*. Assim como o *P. elliotii* foi a “pior companhia”, a *A. angustifolia* foi a “melhor companhia” tanto para o *P. elliotii* quanto para ela mesma. Os valores de biomassa acumulada ao final do experimento evidenciam o maior crescimento desta espécie. No início do experimento, quando esta espécie não havia ainda acumulado muita massa aérea, as plantas de *A. angustifolia* que cresciam em mistura e no sol ainda cresciam mais do que as plantas na sombra. A aproximação do comprimento total da parte aérea de plantas de *A. angustifolia* na mistura sob luz (em companhia de *P. elliotii*) aos valores das plantas que cresceram sob sombra, com o decorrer do experimento, demonstra a forte competição aérea causada pela grande quantidade de folhas que o *P. elliotii* acumulou.

As diferenças entre monoculturas e misturas, tão acentuadas no sol, não se manifestaram na sombra. A menor disponibilidade de luz reduz a fixação de C e como consequência, reduz o crescimento das plantas, diminuindo a competição por recursos do solo. Estes resultados corroboram a proposta de que em ambientes mais produtivos (neste caso promovido pela maior disponibilidade luminosa) a competição é mais intensa (Grime, 1979; Huston, 1979; Keddy, 1990).

A menor alocação de massa para o crescimento radicular exibida pelas duas espécies quando cultivadas na sombra é fato comumente observado (*e. g.*, Luken *et al.*, 1995; Nicotra *et al.*, 1997; Cancian & Cordeiro 1998; Tani *et al.*, 2001) e denota a priorização do crescimento das estruturas responsáveis pela captura de luz quando este recurso se torna limitante. No entanto, em outros estudos conduzidos em sombrite, mas onde apenas uma planta por vaso de *A. angustifolia* estava presente, o sombreamento não gerou alteração nesta razão (Duarte & Dillenburg, 2000; Franco, 2003). Quando se comparam os diferentes valores da razão de massa raiz : parte aérea, observa-se que o maior valor foi atingido por *P. eliotti* quando no sol e em mistura com *A. angustifolia*. Em todas as demais situações, o valor desta razão foi maior em *A. angustifolia* do que em *P. eliottii*. Embora espécies de crescimento rápido tipicamente tenham razões menores do que espécies de crescimento lento, aquelas exibem maior flexibilidade neste parâmetro do que estas (Chapin, 1980). Assim, quando a disponibilidade de luz se fez máxima para *P. eliotti* (mistura na luz), ela reduziu drasticamente seu investimento em estruturas de captação de luz.

As duas espécies, quando cultivadas na luz, exibiram uma menor razão de massa entre raízes e parte aérea quando a espécie vizinha era *P. eliotti*. Uma maior escassez de recursos no solo tipicamente conduz a um aumento desta razão (Chapin, 1980). Assim, em um primeiro momento, poder-se-ia esperar que esta razão fosse maior quando o vizinho fosse *P. eliottii*,

considerando-se o crescimento mais rápido desta espécie. No entanto, as plantas cultivadas nos baldes estavam sujeitas tanto à competição radicular quanto aérea, sendo que esta tendeu a se intensificar com o aumento na duração do experimento. Assim, mesmo as plantas cultivadas fora do sombrite estiveram sujeitas a sombreamento progressivamente maior, particularmente quando havia plantas de *P. eliottii* nos recipientes. Desta forma, estas menores razões certamente resultaram da intensa competição aérea imposta pela presença desta espécie.

O sombreamento reduziu o crescimento das duas espécies, esta redução foi proporcionalmente maior para *P. eliotti* do que para *A. angustifolia*, indicando uma maior tolerância à sombra desta do que daquela. A grande quantidade de reservas da semente (Ferreira & Handro, 1979; Ferreira, 1981), a capacidade de aclimação fotossintética das folhas à sombra (Inoue *et al.*, 1979) e o crescimento relativamente lento (Reitz & Klein, 1966) são algumas das características que provavelmente conferem à *A. angustifolia* maior resistência ao sombreamento quando comparada a *P. eliottii*. A habilidade competitiva de uma plântula e seu estabelecimento podem ser influenciados pelo tamanho da semente (Harper & Clatworthy, 1961; Grime, 1979; Saverimuttu & Westoby, 1996). Enquanto a massa média das sementes de *A. angustifolia* é de 7 g, a qual possui grande quantidade de reservas (Ferreira & Handro, 1979; Ferreira, 1981), a massa das sementes de *P. eliottii* não chega a 0,5 g. Esta vantagem da reserva da semente de *A. angustifolia* confere a ela um crescimento inicial relativamente rápido, resultando em crescimento similar entre plantas cultivadas sob diferentes irradiâncias. *P. eliotti*, por sua vez, exibe maior lentidão nos primeiros momentos do crescimento, expressando, desde o início do desenvolvimento, as reduções causadas pelas baixas irradiâncias. Esgotadas as reservas da semente, a capacidade de tolerar a sombra dependerá da aclimação do aparato fotossintético e da redução da demanda de fotossintatos, sendo esta última alcançada pela redução das taxas de crescimento e das despesas de manutenção e reposição.

Embora o sombreamento não tenha afetado os teores de clorofilas totais em ambas as espécies, ele gerou maior acúmulo de clorofila *a* em *A. angustifolia* (apenas em monocultura) e maior acúmulo de clorofila *b* em *P. elliotii*. Considerando-se a importante função da clorofila *b* em otimizar o funcionamento no fotossistema II sob baixas irradiâncias (Anderson, 1982; Nakazono *et al.*, 2001), a resposta observada nesta última espécie enquadra-se dentro do esperado, tendo resultado em menor razão clorofila *a* : clorofila *b* na sombra do que na luz. Esta razão não foi alterada em *A. angustifolia* em resposta ao sombreamento, à semelhança do que já foi verificado por Duarte & Dillenburg (2000). À semelhança da razão raiz : parte aérea, *P. elliotii* demonstrou maior plasticidade que *A. angustifolia* com relação a este parâmetro. Por outro lado, independente do tratamento, *A. angustifolia* apresentou menor razão clorofila *a* : clorofila *b* do que *P. elliotii*, característica de plantas adaptadas a baixas irradiâncias (Lichtenthaler, 1987; Larcher, 1995). Interessante notar também que *P. elliotii* produz muito mais clorofilas do que *A. angustifolia*. Como a capacidade fotossintética pode influenciar a habilidade competitiva da planta por afetar o seu crescimento (Poorter & Werger, 1999), este maior acúmulo de clorofilas soma-se às características que explicam o crescimento mais rápido desta conífera exótica.

O cultivo e consumo pelas plantas resultaram em menor disponibilidade de alguns macronutrientes no solo, como N, P, K e Ca. O mesmo não se verificou para o Mg, que teve suas concentrações no solo aumentadas após o cultivo. O pH, por sua vez, foi nitidamente reduzido na condição pós-tratamento nos vasos sombreados, o que pode ter sido causado por processos de fermentação, uma vez que estes vasos, por permanecerem sempre embaixo do sombrite, estavam sujeitos a umidades altas constantes. Exceto pelo K no tratamento de monocultura de *A. angustifolia* e luz e do Ca e Mg, cujos teores no solo são considerados baixos, os demais nutrientes mantiveram-se presentes em níveis considerados adequados para culturas em geral. O

micronutriente Mn, por sua vez, esteve presente em concentrações de 4 a 10 vezes maiores do que as adequadas (Tomé, 1997).

Os nutrientes Ca, Mg, S e Cu apresentaram-se em níveis adequados nas plantas cultivadas das duas espécies (Malavolta, 1997). O teor de N, por sua vez, mostrou-se baixo nas plantas de *A. angustifolia* que cresceram em monocultura na luz. Como estas plantas foram as maiores dentre os tratamentos (maior acúmulo de C), provavelmente houve uma diluição do N absorvido nas mesmas. À semelhança do N, as plantas cultivadas na sombra acumularam mais K do que as plantas cultivadas no sol. As plantas de *A. angustifolia* que cresceram na sombra, tanto em monocultura quanto em mistura, apresentaram o mesmo comprimento da parte aérea e a mesma biomassa, mas aquelas que cresceram em companhia de *P. elliottii* apresentaram os maiores teores de N e K na parte aérea. Além da grande deposição de folhas nos baldes onde cresciam os indivíduos de *P.elliottii*, esta espécie produz uma grande quantidade de raízes finas de rápida ciclagem. Essa rápida ciclagem pode, a curto praso, aumentar a fertilidade do solo, embora as análises feitas no substrato não revelem aumentos para N e K devido á presença de *P. elliottii*. O aumento da fertilidade do solo pela presença de uma outra espécie de *Pinus* (*P. caribaea*) já foi demonstrada am area de cerrado (Lilienfeinet *et al.*, 2001). Todas as plantas apresentaram níveis de P um pouco abaixo do adequado [0,14 - 0,18 % para *A. angustifolia* e 0,14 - 0,16 % para *P. elliotti*, (Malavolta *et al.*, 1997)]. Estes dados podem ser atribuídos a uma atuação ainda não satisfatória das micorrizas. Aspectos nutricionais que chamam muito a atenção são os teores substancialmente mais altos de Ca e Mg em *A. angustifolia* do que em *P. elliotti*, os altos teores de Zn e Fe nas plantas de *A. angustifolia* em todos os tratamentos e os altíssimos teores de Mn nas duas espécies. O nível adequado de Mn (Malavolta *et al.*, 1997) para *A. angustifolia* é de 4 mg kg⁻¹, tendo-se encontrado até 2.033 mg kg⁻¹; porém, diferentemente das plantas cultivadas em rizotron (capítulo 4), estas de vaso não apresentaram sinais de toxidez por Mn.

O experimento de séries de substituição foi importante na análise do efeito da presença ou ausência dos indivíduos, do sombreamento e da interação destes dois fatores no crescimento da *A. angustifolia* e do *P. elliotii*. Embora cercado de muitas críticas, devido à maneira pela qual é interpretado, este delineamento é útil para avaliar o efeito de uma espécie sobre a outra e também o efeito de alguma variável abiótica sobre a interação entre as espécies (Taylor & Aarssen, 1989; Firbank & Watkinson 1990; Cousens & O' Neill, 1993). Alguns índices são utilizados para análise do delineamento de séries de substituição (Connolly *et al.*, 2001a, b; Weigelt & Jolliffe, 2003). Para este trabalho, foi escolhido o RTY, introduzido por De Wit and Van der Bergh (1965). Este índice expressa a produtividade das espécies na mistura em relação à produtividade das mesmas na monocultura. Como só foi testada uma densidade de monocultura neste experimento; o denominador utilizado não é necessariamente o mais indicado para o cálculo deste índice. Para melhor quantificação do efeito da competição inter-específica em relação à intra-específica por este índice, deve-se estabelecer a densidade de monocultura que propicie a melhor produtividade das espécies (Huxley & Maingu, 1978). O índice RYT para o tratamento de luz foi de 2,18 e para o tratamento de sombra foi de 1,92, ambos em torno de 2,00. A interpretação deste índice deve ser feita com cuidado, pois estes valores dependem da densidade e da proporção das espécies na mistura (Snaydon, 1991); porém, segundo Cousens & O' Neill (1993), poucos são os casos onde características das espécies, como a dominância, são afetadas por mudanças de densidade. Valores de RYT > 1 indicam um não compartilhamento de recursos ou uma diferenciação de nichos (*e. g.* Berendse, 1983; Taylor & Aarssen, 1989, Snaydon, 1991; Sobkowicz & Tendziagolska, 2005). Além da diferenciação de nicho, essa redução da competição pode ser interpretada como interação positiva (Rebele, 2000). *Araucaria angustifolia* e *P. elliotii*, possuem características radiculares bastante diferentes (um sistema mais finamente ramificado na segunda do que na primeira), que devem refletir em importantes diferenças na absorção dos recursos do solo e, portanto em diferenciação no uso dos recursos do

solo. Nossa interpretação do índice é de que a *A. angustifolia*, por utilizar lentamente os recursos do solo, permite ao *P. elliotii* crescer melhor nos vasos com mistura do que nos vasos de monocultura. Isto não significa que as espécies estejam, necessariamente interagindo positivamente, mas sim que a competição intra-específica é forte para o *P. elliotii*. Estudos a longo prazo, com diferentes densidades das duas espécies e análise do uso de diferentes recursos por ambas fazem-se necessários para que se possa abordar a existência ou não de diferenciação de nicho entre elas.

Conclusões

Exceto pelos períodos mais iniciais de crescimento, a conífera exótica *P. elliotii* demonstrou crescimento mais vigoroso que a conífera nativa *A. angustifolia*, quando ambas foram cultivadas no sol, especialmente com relação ao crescimento da parte aérea. Por outro lado, a sombra afetou de forma mais negativa o crescimento da primeira do que o da segunda, atestando a maior tolerância à sombra da *A. angustifolia*. A presença de *P. elliotii* foi mais prejudicial do que a presença da *A. angustifolia*, tanto para o crescimento dela mesma quanto para o crescimento desta última. Assim, enquanto a espécie exótica parece exibir maior competitividade, a nativa exibe maior tolerância ao sombreamento.

Embora a espécie que explora rapidamente os recursos possa se tornar dominante, sendo, portanto, boa competidora, manter-se no ecossistema suportando a forte competição dos vizinhos parece ser a estratégia adotada pela *A. angustifolia*. Embora sob condições de alta luminosidade indivíduos jovens de *A. angustifolia* possam ser rapidamente sobrepujados por indivíduos igualmente jovens de *P. elliotii*, sob condições de sombreamento a competitividade da conífera exótica é reduzida. Nestas condições, a conífera nativa é capaz de melhor se manter, no aguardo de uma “abertura de luz” para reassumir um maior crescimento. Assim, a consorciação destas

duas espécies pode-se tornar uma opção viável, uma vez que o rápido crescimento de uma encontra uma contrapartida na tolerância ao sombreamento imposto da outra.

Referências bibliográficas

- Altieri MA (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74:19-31
- Anderson JM (1982) The role of chlorophyll-protein complexes in the function and structure of chloroplast thylakoids. *Molecular and Cellular Biochemistry* 46:161-172
- Áquila MEA, Ferreira AG (1984) Germinação de sementes escarificadas de *Araucaria angustifolia* em solo. *Ciência e Cultura* 36:1583-1589
- Aubreville A (1949) A floresta de pinho do Brasil. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal* 2:21-36
- Auler NMF (2000) Caracterização da estrutura genética de populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bert) O. KTZE no estado de Santa Catarina. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 92p
- Berendse F (1983) Interspecific competition and niche differentiation between *Plantago lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* in a natural hayfield. *Journal of Ecology* 71:379-390
- Burdett AN (1979) A nondestructive method for measuring the volume of intact plant parts. *Canadian Journal of Forest Research* 9:120-122
- Cancian MAE, Cordeiro L (1998) Efeito do sombreamento no crescimento inicial de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. *Acta Botanica Brasilica* 12:367-373
- Chapin FSIII (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:233-260
- Connolly J, Goma HC, Rahim K (2001a) The information content of indicators in intercropping research. *Agriculture Ecosystems & Environment* 87:191-207
- Connolly J, Wayne P, Bazzaz FA (2001b) Interspecific competition in plants: how well do current methods answer fundamental questions. *The American Naturalist* 157:107-131
- Cousens R, O' Neill M (1993) Density dependence of replacement series experiments. *Oikos* 66:347-352

- Cuevas E, Brown S, Lugo AE (1991) Aboveground and belowground organic-matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. *Plant and Soil* 135:257-268
- De Wit CT, Van den Bergh JP (1965) Competition between herbage plants. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 13:212-221
- Duarte LS, Dillenburg LR (2000) Ecophysiological responses of seedlings of *Araucaria angustifolia* to different levels of irradiance. *Australian Journal of Botany* 48:531-537
- Duarte LS, Dillenburg LR, Rosa LMG (2002) Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany*, 50:741-751
- Farmer RE, Morris DM, Wevar KB, Garlick (1988) Competition effects in juvenile jack pine and aspen as influenced by density and species ratio. *Journal of Applied Ecology* 25:1023-1032
- Ferreira AG & Handro W (1979) Aspects of seed germination in *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Revista Brasileira de Botânica* 2:7-13
- Ferreira AG (1981) Aspectos estruturales de las semillas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Iheringia Série Botânica* 26:3-7
- Fetene M (2003) Intra- and inter-specific competition between seedlings of *Acacia etbaica* and a perennial grass (*Hyparrhenia hirta*). *Journal of Arid Environments* 55:441-451
- Firbank L G, Watkinson A R (1990) On the effects of competition: from monocultures to mixtures. In: Grace JB and Tilman D (eds), *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, Ca, pp.165-192
- Fontana CS, Bencke GA, Reis RE (2003) Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul. Edipucrs, Porto Alegre, Brasil.
- Franco AMS (2003) *Plasticidade fenotípica em Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze em resposta à disponibilidade de luz e água*. Dissertação de mestrado, UFRGS, Porto Alegre, 99p.
- Freckleton RP, Watkinson AR (2000) Designs for greenhouse studies of interactions between plants: an analytical perspective. *Journal of Ecology* 88:386-391

- Gao YZ, Wang SP, Han XG, Patton BD, Nyren PE (2005) Competition between *Artemisia frigida* and *Cleistogenes squarrosa* under different clipping intensities in replacement series mixtures at different nitrogen levels. *Grass and Forage Science* 60:119-127
- Ghersa CM, Fuente E de la, Suarez S, Leon RJC (2002) Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture Ecosystems & Environment* 88: 271-278
- Gibson D, Connolly J, Hartnett DC, Weidenhamer JD (1999) Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *Journal of Ecology* 87:1-16
- Goldberg DE (1990) Components of resource competition in plant communities. In: *Perspectives on plant competition*. Grace JB & Tilman D., Academic Press, Inc, San Diego, p: 27-49
- Grime JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, New York, 222p.
- Harper JL, Clatworthy JN (1961) The comparative biology of closely related species. *Journal of Experimental Botany* 14:172-190
- Husley PA, Maingu Z (1978) Use of a systemic spacing design as an aid to the study of intercropping: some general considerations. *Experimental Agriculture* 14:49-56
- Huston MA (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81-101
- Inoue MT, Galvão F, Torres DV (1979) Estudo ecofisiológicos sobre *Araucaria angustifolia* (Bert.) O.Ktze: fotossíntese em dependência à luz no estágio juvenil. *Revista Floresta* 10:5-9
- Jolliffe PA (1997) Are mixed populations of plant species more productive than pure stands? *Oikos* 80:595-602
- Jolliffe PA (2000) The replacement series. *Journal of Ecology* 88:371-385
- Keddy PA (1990) Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. In: *Perspectives on plant competition*. Grace JB & Tilman D., Academic Press, Inc, San Diego, pp. 266-288
- Knudson LL, Tibbils TW, Edwards GE (1977) Measurements of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiology* 60:606-608
- La Bastide JGA & Van Goor CP (1970) Growth-site relationships in plantations of *Pinus elliottii* and *Araucaria angustifolia* in Brasil. *Plant and Soil* 32:349-366

- Larcher W (1995) *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 506p.
- Legendre P & Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier Science BV, Amsterdam, 853p.
- Lichtenthaler HK (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148:350-382
- Luken JO, Tholemeier TC, Kuddes LM, Kunkel BA (1995) Performance, plasticity, and acclimation of the nonindigenous shrub *Lonicera maackii* (Caprifoliaceae) in contrasting light environments. *Canadian Journal of Botany* 73:1953-1961
- Malavolta E, Vittori GC, Oliveira S (1997) A.; *Avaliação do estado nutricional das plantas, princípios e aplicações*. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fósforo, 2ed., 319p.
- Nakazono EM, Costa MC, Futatsugi K, Paulilo MTS (2001) Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. *Revista Brasileira de Botânica* 24:173-179
- Nicotra AB, Chazdon RL, Schlichting CD (1997) Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical *Piper* (Piperaceae) species. *American Journal of Botany* 84:1542-1552
- Pastore U, Rangel ALR, Teixeira MB (1986) Levantamento de recursos naturais. *Vegetação*, IBGE, Rio de Janeiro, 33:541-619
- Poorter L, Werger MJA (1999) Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rainforest tree species. *American Journal of Botany* 86:1464-1473
- Rebele F (2000) Competition and coexistence of rhizomatous perennial plants along a nutrient gradient. *Plant Ecology* 147:77-94
- Reitz R, Klein RM (1966) *Flora ilustrada catarinense: Araucariáceas*. SUDESUL, Itajaí
- Saverimuttu T., Westoby M (1996) Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* 84:681-689
- Shea K & Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasion. *Trends in Ecology and Evolution* 17:170-176

- Snaydon RW (1991) Replacement or additive designs for competition studies? *Journal of Applied Ecology* 28:930-946
- Sobkowicz P, Tendziagolska E (2005) Competition and productivity in mixture of oats and wheat. *Journal of Agronomy & Crop Science* 191:377-385
- Sullivan JH, Teramura AH (1989) The effects of ultraviolet-B radiation on loblolly pine. I. Growth, photosynthesis and pigment production in greenhouse-grown seedlings. *Physiologia Plantarum* 77:202-207
- Tani T, Kudoh H, Kachi N (2001). Responses of photosynthesis and biomass allocation of an understorey herb, *Pteridophyllum racemosum*; to gradual increases in irradiance. *Annals of Botany* 88:393-402
- Taylor DR and Aarssen LW (1989) The density dependence of replacement-series competition experiments. *Journal of Ecology* 77:975-988
- Tedesco MJ, Gianello C, Bissani CA, Bohnen H, Volkweiss SJ (1995) *Análise de solo, plantas e outros materiais*. Porto Alegre, Departamento de Solos, Faculdade de Agronomia, UFRGS, 174p
- Tilman D (1987) The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist* 129:769-744
- Tilman D (1988) *Plant strategies and dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, New Jersey, 360p.
- Tilman D (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3-15
- Tomé Jr.JB (1997) *Manual para interpretação de análise de solo*. Agropecuária, Guaíba, 247p.
- Weigelt A, Jolliffe P (2003) Indices of plant competition. *Journal of Ecology* 91:707-720
- Weihe PE, Neely RK (1997) The effects of shading on competition between purple loosestrife and broad-leaved cattail. *Aquatic botany* 59:127-138

Winternans JFG, DeMots A (1965) Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochim. Biophys. Acta* 109:448-453

CAPÍTULO 3

Competição de coníferas em rizobox: o crescimento radicular é afetado pelo vizinho?

Roberta Boscaini Zandavalli¹, Lúcia Rebello Dillenburg^{1,2},

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves 95000, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil; ²Corresponding author*;

* Fax: +55 051 3316 7670, E-mail: lucia.dillenburg@ufrgs.br

Palavras chave - competição, rizotron, *Araucaria angustifolia*, *Pinus elliottii*

Resumo

A competição, efeito negativo de um indivíduo sobre o outro, diminui o crescimento e a sobrevivência das plantas e, como consequência, altera a composição de comunidades vegetais. Para avaliar o efeito da competição intra- e inter-específica no desenvolvimento radicular e crescimento das plantas de *A. angustifolia*, foi realizado um experimento em rizotron (câmaras de vidro para estudar raiz). Três tratamentos foram impostos: sem competição (planta sozinha), competição intra-específica (quatro plantas de *A. angustifolia*) e competição inter-específica (duas plantas de *A. angustifolia* e duas de *Pinus elliottii*). *Pinus elliottii* foi escolhido como planta competidora por ser uma conífera exótica, extensivamente plantada na região de ocorrência natural da *A. angustifolia*, para extração de madeira. Imagens das raízes foram obtidas durante o experimento, e, com elas, calculados alguns parâmetros de raiz (área, comprimento e diâmetro), tendo o mesmo sido feito no final do experimento. As respostas de curto prazo do sistema radicular (redução da área de raízes laterais) se mantiveram a longo prazo: ao final do experimento, as plantas sem competição apresentaram maior área de raiz lateral (162,3 cm²) do que as sob competição intra-específica (97,8 cm²) e inter-específica (66,1 cm²). A maior alocação de biomassa para o sistema radicular, esperada para plantas que crescem sob forte competição radicular, não foi observada: as plantas de *A. angustifolia* que cresceram sozinhas investiram mais massa em raiz em relação ao investimento na parte aérea (0,82 g g⁻¹) do que as que competiram com indivíduos da mesma espécie (0,67 g g⁻¹) e da espécie exótica *P. elliottii* (0,56 g g⁻¹). A competição inter-específica mostrou ter efeitos mais negativos sobre *A. angustifolia* do que a competição intra-específica. As plantas de *A. angustifolia* na presença de *P. elliottii* reduziram o crescimento como um todo, sugere-se que esta resposta foi mais uma antecipação à futura redução de recursos do que à depleção de recursos provocada pela conífera exótica.

Abstract

Competition, the negative effect of an individual plant over another, in conjunct with other factors, decreases plant growth and survivorship. Consequently, it may affect the composition of vegetation communities. An experiment using rizotron boxes was conducted to evaluate the effects of intra- and interspecific competition on root development and plant growth of *Araucaria angustifolia*. Three treatments were imposed: no competition (one *A. angustifolia* plant alone), intraspecific competition (four *A. angustifolia* plants), and interspecific competition (two *A. angustifolia* and two *Pinus elliottii* plants). *Pinus elliottii* was chosen as the competitor plant, because it is an exotic conifer intensively used for timber-harvest in the regions of naturally occurrence of *A. angustifolia*. Root images were taken throughout the experiment and used to compute some root parameters (area, length and diameter) The short term responses of the root system (reduction of area of lateral roots) were maintained at the long term: by the end of the experiment, the no-competition plants had greater area of lateral roots (162.3 cm²) than the ones under intraspecific (97.8 cm²) and interspecific (66.1 cm²) competition. The higher root biomass allocation, expected for plants growing under strong root competition, was not observed: *A. angustifolia* plants growing alone invested more in root biomass in relation to the shoot investment (0.82 g g⁻¹) than did the ones competing with plants of the same (0.67 g g⁻¹) and with the exotic (0.56 g g⁻¹) species. Interspecific competition had more negative effects on *A. angustifolia* plants than intraspecific competition. Plants showed and overall plant growth reduction in the presence of *P. elliottii*, and it is suggested that such response was more an anticipation to a future resource depletion caused by the exotic conifer than a response to a resource depletion itself.

Introdução

Na busca de respostas para a coexistência entre as espécies, tornou-se necessário caracterizar as espécies quanto à sua habilidade de competir, a fim de prever os resultados da competição. A competição é a interação negativa de um organismo sobre o outro (Connell, 1990). A habilidade de uma espécie para competir pode ser definida pela capacidade de reduzir o consumo de um recurso a um nível tão baixo (*e. g.* aumentando a eficiência de conversão de estoques internos para crescimento) e ainda suportar a baixa disponibilidade do mesmo (Tilman, 1988; Noland *et al.*, 2001). Ela também pode ser caracterizada por atributos da espécie que envolvam rápida ocupação do espaço onde os recursos estão disponíveis (Grime, 1979; Campbell *et al.*, 1991; Casper & Jackson, 1997). A diferença entre as duas teorias dá-se pelo fato de que uma prevê sucesso competitivo através de mecanismos de uso de recursos e a outra leva em consideração a história de vida das espécies. Outra teoria integrando as duas anteriores diz que habilidade competitiva envolve três componentes: atributos que afetam a habilidade de controlar recursos, atributos que afetam a habilidade de tolerar a redução de recursos proporcionada pelos vizinhos e atributos que afetam a habilidade de maximizar a fecundidade quando há redução de recursos (Aarssen, 1989). Simplificando, variações na habilidade competitiva entre indivíduos serão uma consequência das variações genéticas, das variações ambientais e das interações entre elas (Aarssen, 1992).

A competição por luz, por ser mais evidente, parece ter maior influência no crescimento das plantas; porém, em alguns ambientes, a competição radicular pode ser até mais intensa do que a competição aérea (Wilson, 1988; Casper & Jackson, 1997). No capítulo 1, foi demonstrada a importância da competição radicular entre gramíneas campestres e plantas jovens de *A. angustifolia*. A menor evidência da competição radicular é devido à dificuldade de determinar a distribuição das raízes e seu impacto sobre a disponibilidade de recursos do solo (Tilman, 1989).

Por isso, é de grande importância o conhecimento do comportamento, morfologia e fisiologia das espécies, o qual nos permite prever suas respostas em diferentes ambientes e suas interações com diferentes espécies (Tilman, 1987). No caso da competição radicular, a avaliação do crescimento e morfologia das raízes se torna importante para a caracterização da velocidade de exploração dos recursos do solo e da plasticidade das espécies (Chapin *et al.*, 1987). Os recursos do solo podem ser explorados por indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes, e, quanto maior o grau de similaridade entre os indivíduos, maior o efeito da competição (Berendse, 1983; Johansson & Keddy, 1991).

Em sistemas radiculares com raiz axial pivotante compostos por raiz principal mais grossa e profunda e raízes laterais mais finas e superficiais, as raízes finas são responsáveis pela maior parte da absorção de nutrientes, e a raiz principal é responsável pela sustentação, armazenamento e absorção de água nas camadas profundas do solo (Nambiar, 1983). Sob competição, a planta alocará biomassa preferencialmente para o órgão que estiver envolvido na aquisição do recurso mais limitante (Chapin *et al.*, 1987), havendo então um *trade-off* entre as habilidades competitivas por recursos do solo e pela luz (Tilman, 1988). Por exemplo, quando plantas da mesma espécie ou de espécies diferentes estiverem competindo fortemente por recursos do solo, estas investirão mais biomassa para as raízes finas, podendo este maior investimento reduzir sua habilidade de competir por luz, potencialmente reduzindo o crescimento da parte aérea.

Uma maior plasticidade no crescimento radicular irá conferir uma maior habilidade competitiva para a espécie em ambientes com heterogeneidade na disponibilidade de nutrientes (Tilman, 1988). Para a caracterização do sistema radicular, vários métodos foram desenvolvidos. Para análise da sua estrutura e distribuição, destacam-se a escavação do sistema radicular, o uso de trincheiras, a remoção de cilindros de solo e o uso de isótopos. Métodos para estudos de

crescimento e dinâmica radicular incluem os rizotrons e mini-rizotrons, o tingimento radicular e a ressonância magnética (Harper *et al.*, 1991). Rizotrons e mini-rizotrons são técnicas não-destrutivas, que permitem ao pesquisador observar o crescimento das raízes e a rizosfera da planta. Mini-rizotrons utilizam tubos transparentes introduzidos no solo e, através de câmera de vídeo, o crescimento das raízes é monitorado. Os rizotrons podem ser desde túneis no subsolo, com janelas de observação de raízes, até câmaras de crescimento de raízes (Taylor *et al.*, 1990; Mackie-Dawson & Atkinson, 1991; Heeraman & Juma, 1993).

A *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae) é uma gimnosperma nativa do Brasil. As florestas com a espécie, chamadas de Florestas Ombrófilas Mistas (Pastore *et al.*, 1986), ocupavam no Brasil, no início do Século XX, cerca de 200.000 km². Em 1947, por exemplo, a exportação total de madeiras brasileiras foi de 629.000 toneladas; destas, 476.400 toneladas eram de pinheiro (Aubreville, 1949). Esta diminuição drástica deve-se à excelente qualidade da madeira. Hoje, extensas formações de floresta são quase inexistentes, o que prejudica o fluxo gênico entre as populações da espécie, podendo levá-la a desenvolver doenças genéticas, que aceleram o processo de extinção (Auler, 2000). A espécie hoje faz parte da lista de espécies ameaçadas de extinção (IUCN, 2005), e da reversão deste quadro dependem várias outras espécies, tanto vegetais quanto animais a ela associadas.

Na região de ocorrência da *A. angustifolia*, outro perigo ameaça as suas florestas, espécies arbóreas exóticas de crescimento rápido são plantadas para a extração de madeira, entre elas *Pinus eliottii* Elgen e *P. taeda* L.. Estas espécies podem se tornar invasoras, sendo que algumas características da espécie e do ecossistema podem determinar o potencial de invasão. Baseados em três características principais (período juvenil, massa de sementes e intervalo entre colheita de sementes grandes), 12 espécies de *Pinus* foram classificadas como invasoras e 12 espécies não invasoras. *Pinus eliotti*, e *P. taeda*, extensivamente plantadas no Rio Grande do

Sul, encontram-se na lista de espécies invasoras (Rejmánek & Richardson, 1996). Para prevermos os efeitos das espécies exóticas nos ecossistemas, precisamos avaliar os seus impactos, em pequena escala, sobre as espécies vegetais, animais e microbiota com as quais interagem. O presente estudo se propõe a caracterizar o desenvolvimento inicial do sistema radicular da *A. angustifolia* e comparar os efeitos da competição inter-específica com uma gimnosperma exótica de crescimento rápido e com potencial invasor (*P. elliotii*) com os da competição intra-específica sobre o crescimento radicular da espécie.

O presente trabalho tem por objetivo caracterizar o desenvolvimento inicial do sistema radicular da *A. angustifolia* e comparar os efeitos da competição inter-específica com *P. elliotii* com os efeitos da competição intra-específica sobre o crescimento radicular da espécie.

As hipóteses do trabalho são de que (1) a *A. angustifolia* diminui o crescimento radicular na presença de competição, (2) de que a competição intra-específica tem um efeito maior do que a competição inter-específica sobre este crescimento, (3) de que a *A. angustifolia* investirá mais no sistema radicular quando sob competição e (4) de que a espécie investirá mais no sistema radicular na presença de um competidor da mesma espécie do que na presença de um competidor de espécie diferente.

Material e Métodos

Câmara de crescimento e condições de cultivo

Para o crescimento das plântulas, foram utilizadas câmaras de vidro (rizotrons) com dimensões de 40 x 30 x 1,7 cm (Fig. 1). As placas de vidro foram unidas com adesivo de silicone, formando um espaço interno de dimensões 32 cm x 28 cm x 0,9 cm (806,4 cm³). As câmaras foram cobertas por folhas de poliestireno expandido, tendo os lados internos pintados com tinta guache preto, para minimizar a entrada de luz nas câmaras. As folhas de poliestireno

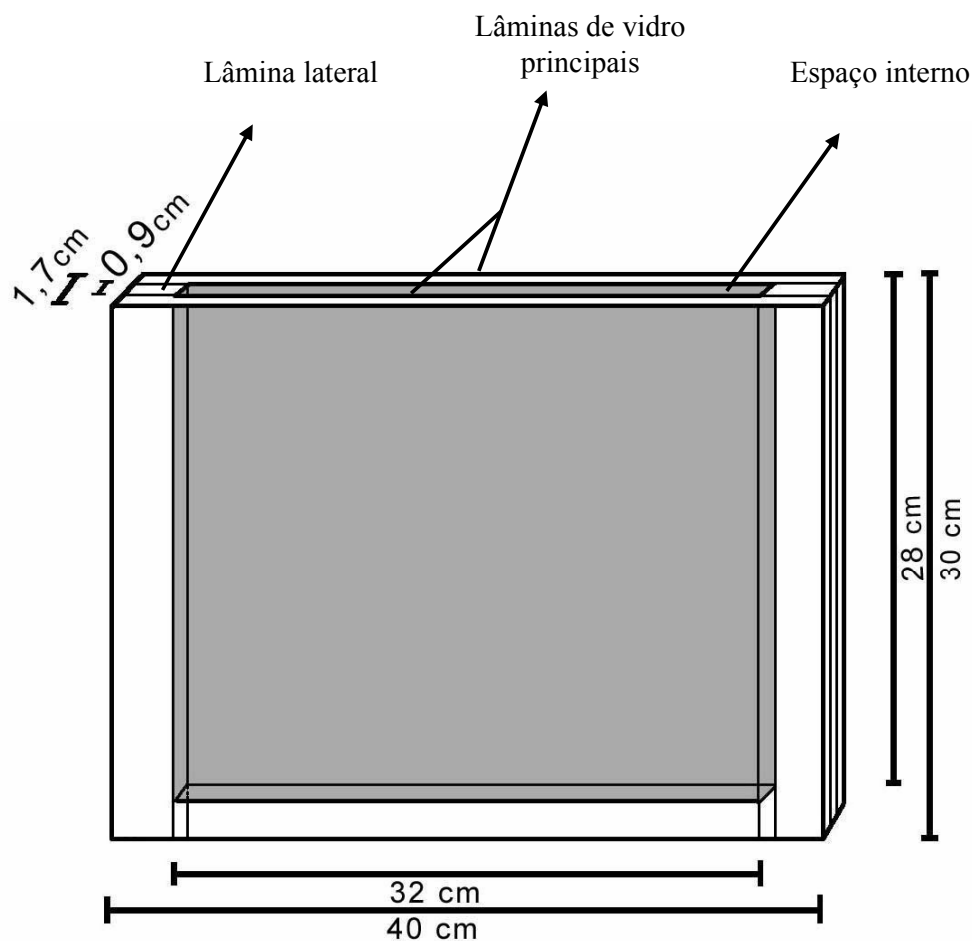


Figura 1 - Câmara de vidro (rizotron) utilizada para crescimento de plântulas de *A. angustifolia* e *P. Elliottii*. Confeccionadas com lâminas de vidro de 0,4 cm de espessura, duas lâminas principais unidas na lateral por lâminas de vidro de 4 cm de largura e na parte inferior uma lâmina de 2 cm de largura, sendo utilizado silicone para unir as lâminas. Espaço interno de volume igual a 806,4 cm³ (dimensões 32 x 28 x 0,9 cm). Preenchida com substrato composto de uma mistura de terra de mata com *A. angustifolia*, terra de plantio de *P. Elliottii* e areia (1:1:2, v:v:v)

foram unidas com fita adesiva e só retiradas para a aquisição das imagens. Durante o experimento, as câmaras permaneceram em bancada na casa de vegetação do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. As câmaras ficaram em ângulo de aproximadamente 40° em relação à bancada para promover o crescimento das raízes junto ao vidro. Para fixar o ângulo das câmaras, estas foram apoiadas em suportes de madeira.

Os pinhões (sementes de *A. angustifolia*) foram adquiridos no dia 13 de julho de 2004 na cidade de São Francisco de Paula, RS, região de ocorrência da espécie, e estocados em geladeira por 4 semanas a uma temperatura de aproximadamente 4° C. As sementes de *P. elliotii* foram coletados na cidade de Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, no dia 28 de março de 2003 e mantidos em geladeira (4 C°) por 17 meses. As sementes de *P. elliotii* e *A. angustifolia* foram desinfestados com solução de hipoclorito de sódio 2,5 % por 30 min. Após a desinfestação, as sementes foram lavados com água destilada. Os pinhões, então, foram escarificados, retirando-se o terço superior do tegumento externo (Áquila & Ferreira, 1984), de onde emerge a radícula. Tanto as sementes de *P. elliotii* como os de *A. angustifolia* foram colocados para germinar em vermiculita média esterilizada. As plântulas foram colocadas para crescer nas câmaras tendo como substrato uma mistura de terra de mata com *A. angustifolia*, terra de plantio de *P. elliotii* e areia (1:1:2, v:v:v). A tabela 2 (2ª coluna) apresenta as características físicas e químicas de uma amostra deste substrato, o qual revelou-se distrófico (baixa saturação de bases), álico (alta saturação de alumínio), ácido e com quantidades médias de matéria orgânica. As terras de mata e de plantio coletadas na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil, foram previamente colocadas para secar por 45 dias em casa de vegetação, e, então, moídas em um triturador forrageiro (TRF-300, Metalúrgica Trapp Ltda.). Nas câmaras, foi feita uma limpeza prévia com ácido sulfúrico (1 M), devido à presença de resíduos de matéria orgânica. Após a

limpeza, as mesmas foram desinfetadas com solução de hipoclorito de sódio 2,5 % por 30 min. Após a limpeza e a desinfestação, o substrato foi colocado nas câmaras com o auxílio de proveta graduada. Para que não houvesse dano nas câmaras devido à expansão da terra depois de hidratada, foram colocados, concomitantemente, o substrato e a água. Em cada câmara, foram colocados, em média, 800 ml de substrato e 400 ml de água. As plântulas de *A. angustifolia* foram submetidas a três tratamentos de competição: sem competição (planta isolada no rizotron), com competição intra-específica (quatro plantas de *A. angustifolia*) e com competição inter-específica (duas plantas de *A. angustifolia* e duas plantas de *P. elliottii*, com posições intercaladas das duas espécies). Cada tratamento foi repetido sete vezes. As plantas cresceram por 14 meses em condições não controladas de temperatura, luminosidade e umidade relativa do ar (Fig. 2).

A longo prazo (14 meses), foram medidos a altura e comprimento total da parte aérea, a área do sistema radicular, a biomassa das diferentes partes da planta e os teores de nutrientes no substrato e na parte aérea das plantas. Exceto para as medidas de altura e comprimento da parte aérea, que foram tomadas periodicamente, as demais foram efetuadas apenas ao final do período de cultivo. A curto prazo (40 dias iniciais), foram feitos registros periódicos de imagens do sistema radicular, a partir das quais foram medidos o diâmetro das raízes de primeira ordem e o comprimento e a área das diferentes partes do sistema radicular. Cinco meses após o plantio foi medido consumo de água nos diferentes tratamentos. As avaliações realizadas tanto a curto quanto a longo prazo serão mais detalhadamente descritas a seguir.

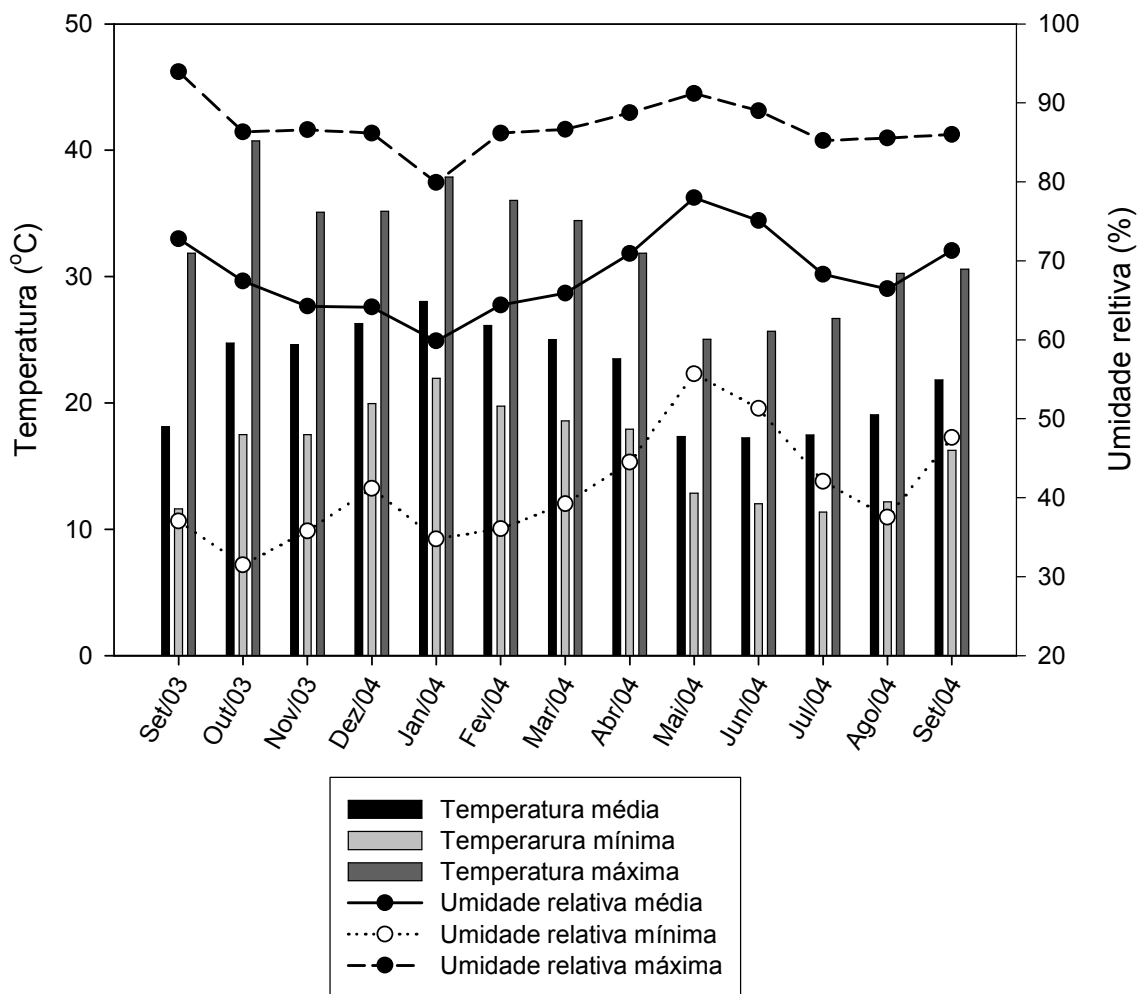


Figura 2 - Médias mensais de temperatura (a) e umidade relativa do ar (b) na casa de vegetação durante o primeiro ano do experimento.

Medidas de alongamento da parte aérea

Foram monitorados os crescimentos em altura e dos ramos laterais (utilizando-se trena), semanalmente. A soma do comprimento em altura e do comprimento dos ramos laterais constitui o comprimento total da parte aérea.

Aquisição e análise de imagens do sistema radicular para avaliações de área, comprimento e diâmetro radicular

As imagens foram adquiridas utilizando-se uma câmara digital com resolução de 5.1 megapixels (Sony, P100), a cada três ou quatro dias. Foram utilizados suportes para os rizotrons, e tripés para as lâmpadas de iluminação e para a máquina fotográfica. As duas lâmpadas fluorescentes (Genie 11W cooldaylight, Philips) foram acopladas a um tripé para iluminar os rizotrons e posicionadas a uma distância de 70 cm dos rizotrons. A máquina fotográfica, distanciada a 1 m dos rizotrons, também foi acoplada a um tripé para que fosse mantida na mesma altura dos rizotrons e para aumentar a qualidade das imagens. Os rizotrons continham uma escala em forma de “L”, graduada em centímetros, colocada no canto inferior esquerdo. Cada imagem foi calibrada, utilizando-se a escala para obter uma relação entre as dimensões de pixels e os centímetros. Depois de adquiridas as imagens, estas foram transferidas para um computador, onde o programa SigmaScan Pro 5.0 (SPSS Inc., IL, USA) foi utilizado para fazer as medidas de área, comprimento e diâmetro radicular. Outros parâmetros como taxa de crescimento das raízes e número e dia de aparecimento das raízes laterais também foram obtidos através das imagens. A utilização de areia no substrato impossibilitou a utilização automática da ferramenta a qual separa os pixels de fundo com os pixels do objeto de interesse (threshold), devido à semelhança da cor e intensidade da areia com a raiz. Assim a separação dos pixels foi feita manualmente. Para a obtenção da área das raízes, estas foram delimitadas manualmente e em seguida foi aplicada a ferramenta de “threshold” do programa, a qual separa os pixels do

objeto dos pixels de fundo. Para comprimento e diâmetro das raízes, foi selecionada a opção de medida de distância entre dois pontos, e, então, foram traçadas retas, as quais contemplavam o comprimento ou o diâmetro das raízes. A taxa de crescimento das raízes foi obtida dividindo-se a diferença no comprimento das raízes pelo período de tempo transcorrido entre duas medidas. As imagens foram divididas em profundidades de 0 - 5 cm, 5 - 10 cm e 10 - 15 cm para avaliar a variação na área das raízes nestas. Quando mencionadas profundidades de 5cm, 10 cm e 15 cm, lê-se: 0 - 5 cm, 5 - 10 cm e 10 - 15.

Regime hídrico e consumo de água:

As plantas foram aguadas com 200 ml uma vez por semana no inverno e duas vezes por semana no verão. Cinco meses após o início do experimento, os substratos de todos os rizotrons foram aguados com 200 ml de água e, logo após, foi feita a pesagem dos mesmos. Após quatro dias, os rizotrons foram pesados novamente, e foi calculada a perda (consumo) de água dos rizotrons por tratamento.

Medidas de biomassa

A retirada das plantas dos rizitrons foi feita com auxílio de mangeira com um regulador de pressão da água. A água era injetada com pressão para dentro dos rizotrons e com isso a terra e as raízes eram retiradas da câmara. Depois de retiradas as plantas, estas eram colocadas em envelopes de papel para secagem. As biomassas foram obtidas através da pesagem das diferentes partes das plantas após secagem em estufa a 60°C por 10 dias. Foram feitas razões de massa entre raiz e parte aérea e razões de massa por área de raiz total, raiz principal e raízes laterais.

Análises químicas do substrato

A análise do substrato antes do plantio (pré-tratamento) foi feita a partir de uma única alíquota do substrato homogeneizado. A caracterização química do substrato foi reavaliada por

ocasião do desmonte (pós-tratamento), para cada um dos tratamentos de competição. Para tanto, foram preparadas três amostras compostas (duas amostras compostas pelo substrato de dois rizotrons e uma pelo substrato dos outros três) para cada tratamento. As análises das amostras foram feitas no Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS. A análise do substrato foi realizada segundo descrição mencionada na tabela 2.

Conteúdo de nutrientes no material vegetal

As análises do conteúdo de nutrientes na parte aérea foram feitas em três amostras compostas de cada tratamento. Para o tratamento sem competição, foram compostas duas amostras com duas plantas cada e uma amostra com três plantas. Para o tratamento de competição inter-específica, foram preparadas duas amostras de quatro plantas cada e uma de seis; para o tratamento de competição intra-específica, foi feito o mesmo procedimento do tratamento de competição inter-específica, porém foram sorteadas duas plantas das quatro contidas nos rizotrons. As plantas foram secas em estufa a 75°C e moídas para a análise dos nutrientes. As amostras foram analisadas no Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. A análise do material vegetal foi realizada segundo descrição mencionada na tabela 3.

Análise estatística

Na análise estatística foi considerado o rizotron como unidade experimental, sendo utilizada a média das quatro plantas para o tratamento de competição intra-específica e a média das duas plantas de cada espécie para o tratamento de competição inter-específica. Para a comparação dos parâmetros entre os tratamentos, foi realizada a análise de variância (ANOVA) e Tukey como teste de separação de médias

Resultados

Medidas de curto prazo

Cinco dias após a colocação dos pinhões para germinação, houve a emissão da radícula. No dia da montagem do experimento (três dias após a germinação), as radículas tinham um comprimento médio de 1,7 cm. Doze dias após a colocação das plantas nas câmaras, estas começaram a investir em raízes laterais de primeira ordem na profundidade de 0 - 5 cm. O número de raízes de 1ª ordem na ocasião do seu aparecimento foi muito variável, entre uma e oito raízes por planta. Vinte dias após o plantio, o comprimento da raiz principal contribuía com 83% do comprimento de raiz total e dezoito dias após, este valor diminuiu para 46%. Vinte e quatro dias após o plantio, as plantas começam a investir também em parte aérea (Fig. 3). Por fim, trinta em cinco dias após o plantio elas passam a investir em raízes de segunda ordem. Quarenta dias após o plantio as plantas possuíam um comprimento médio de raiz principal de 26 cm, alcançando o fundo do rizotron. Durante o experimento, as raízes passaram a escurecer, dificultando o contraste na imagem digital, delimitando, então, o fim da aquisição de imagens.

As taxas médias (\pm o erro padrão) de alongamento relativo (mm dia^{-1}) da raiz principal foram de $0,36 \pm 0,02$, $0,32 \pm 0,01$ e $0,37 \pm 0,02$, e as das raízes laterais foram de $0,47 \pm 0,03$, $0,40 \pm 0,05$ e $0,39 \pm 0,09$, para os tratamentos sem competição, competição intra-específica e competição inter-específica, respectivamente. Estas taxas de alongamento não diferiram significativamente entre os tratamentos.

Após 38 dias do plantio, na profundidade de 0 - 5 cm, as plantas do tratamento sem competição apresentaram a maior e as do tratamento de competição inter-específica a menor área de raízes laterais, diferindo significativamente entre si. As plantas do tratamento de competição intra-específica alcançaram área radicular intermediária, não diferindo dos outros tratamentos

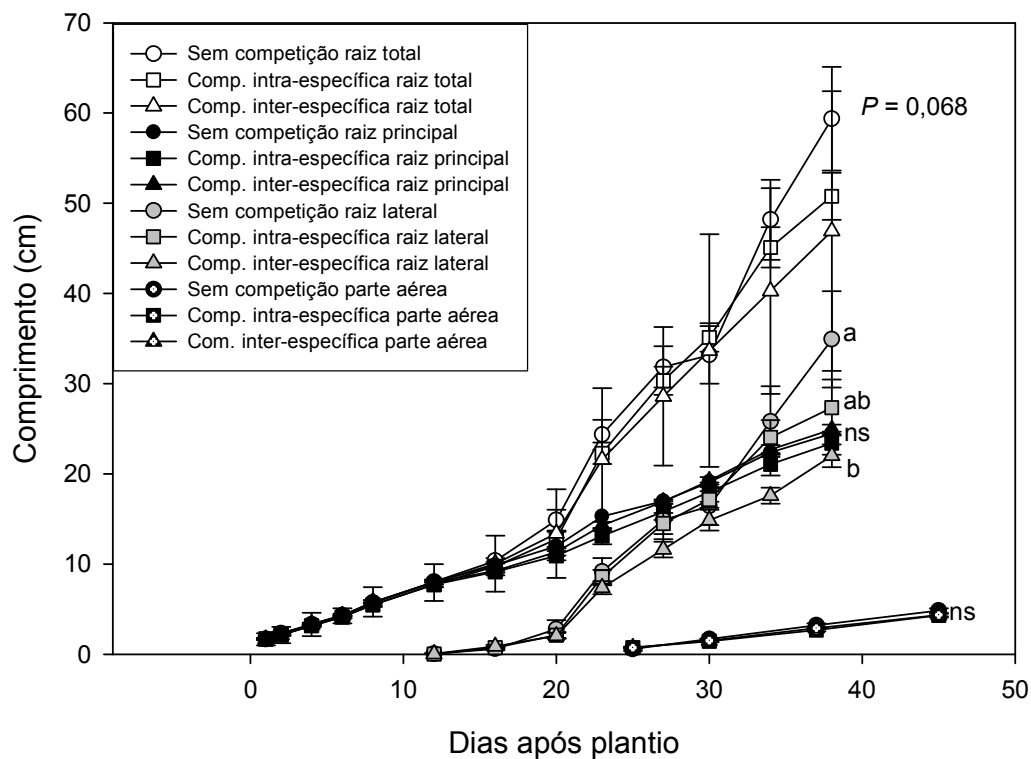


Figura 3 - Variações temporais no comprimento de diferentes porções radiculares e da parte aérea de *A. angustifolia*, quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. As barras verticais indicam o erro padrão da média. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

(Fig. 4 a). Dentro do mesmo período, não houve diferença na área de raízes laterais entre os tratamentos nas outras profundidades (5 - 10 cm e 10 - 15 cm); porém, houve uma forte tendência de separação dos grupos na profundidade de 10 - 15 cm ($P = 0,058$) (Fig. 4 a), tendo as plantas sem competição atingido as maiores médias. Como o coeficiente de correlação (r) entre área e comprimento do sistema radicular foi alto (0,87), o mesmo padrão encontrado para a área de raízes laterais foi encontrado para o comprimento das mesmas (Fig. 4 b). Igualmente, o padrão encontrado para a área de raiz principal (Fig. 5 a) foi também encontrado para o seu comprimento (Fig. 5 b). Neste caso, não foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos, após quarenta dias de experimentação.

Devido ao fato das plantas dos diferentes tratamentos partilharem da mesma relação entre comprimento e área de raízes laterais (0,87) deduz-se que o diâmetro foi semelhante entre os tratamentos, o que se verifica 40 dias após o plantio, sendo os diâmetros médios (\pm o erro padrão) das raízes laterais de primeira ordem iguais a $1,17 \pm 0,06$, $1,13 \pm 0,04$ e $1,11 \pm 0,04$, para os tratamentos sem competição, competição intra-específica e competição inter-específica, respectivamente. Não foram encontradas diferenças significativas entre os diâmetros das plantas dos diferentes tratamentos.

A perda média (\pm o erro padrão) de água em quatro dias foi maior para os tratamentos de competição intra- ($172,85 \text{ ml} \pm 14,79$) e inter-específica ($196,25 \text{ ml} \pm 6,32$) e menor para o tratamento sem competição ($92,85 \text{ ml} \pm 5,75$).

Medidas a longo prazo

A competição alterou a alometria da parte aérea. A figura 6a mostra que o comprimento total da parte aérea (altura da parte aérea somada ao comprimento total dos ramos) foi maior nas

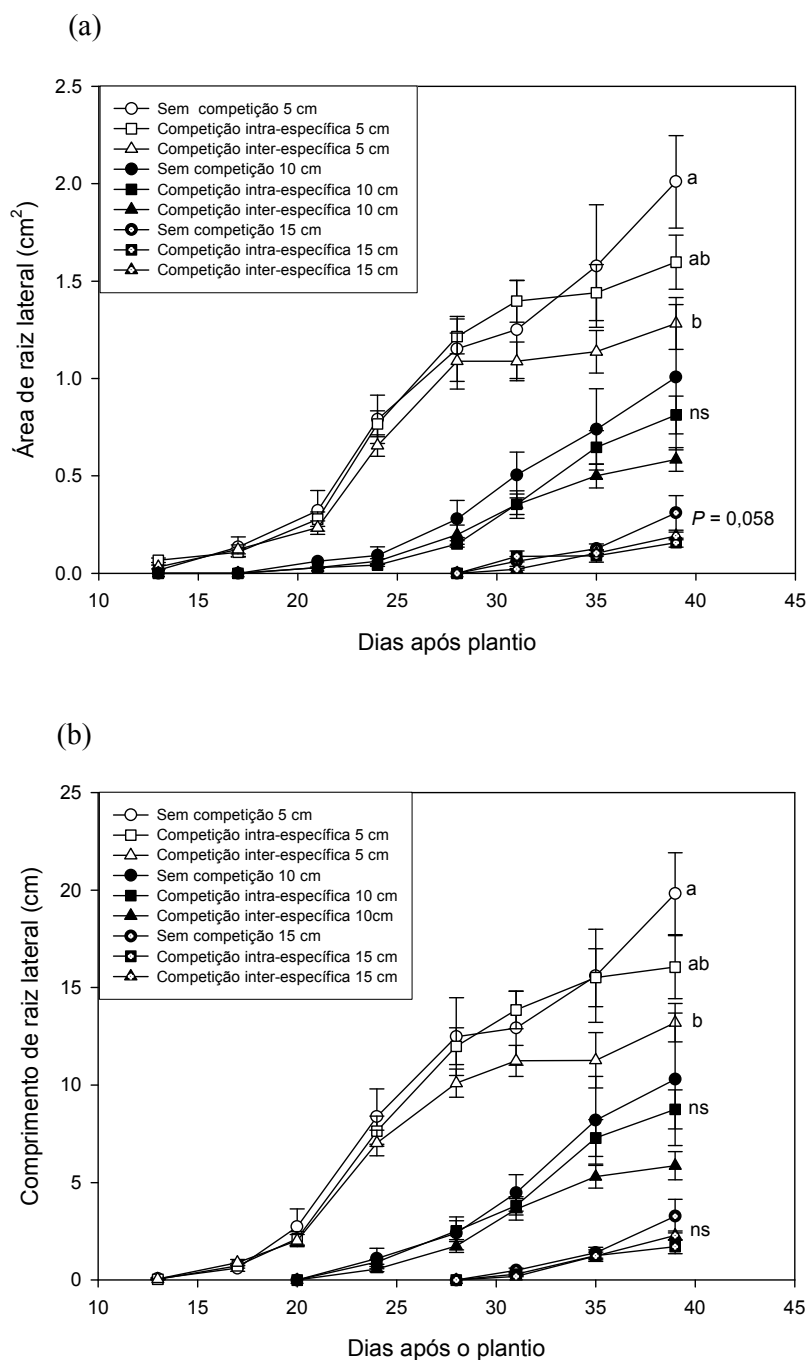


Figura 4 - Variações temporais na (a) área e (b) comprimento de raízes laterais de *A. angustifolia* presentes em diferentes camadas verticais do solo, quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. As barras verticais indicam o erro padrão da média. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas. 5cm, 10 cm e 15 cm, lê-se: 0 - 5 cm, 5 - 10 cm e 10 - 15.

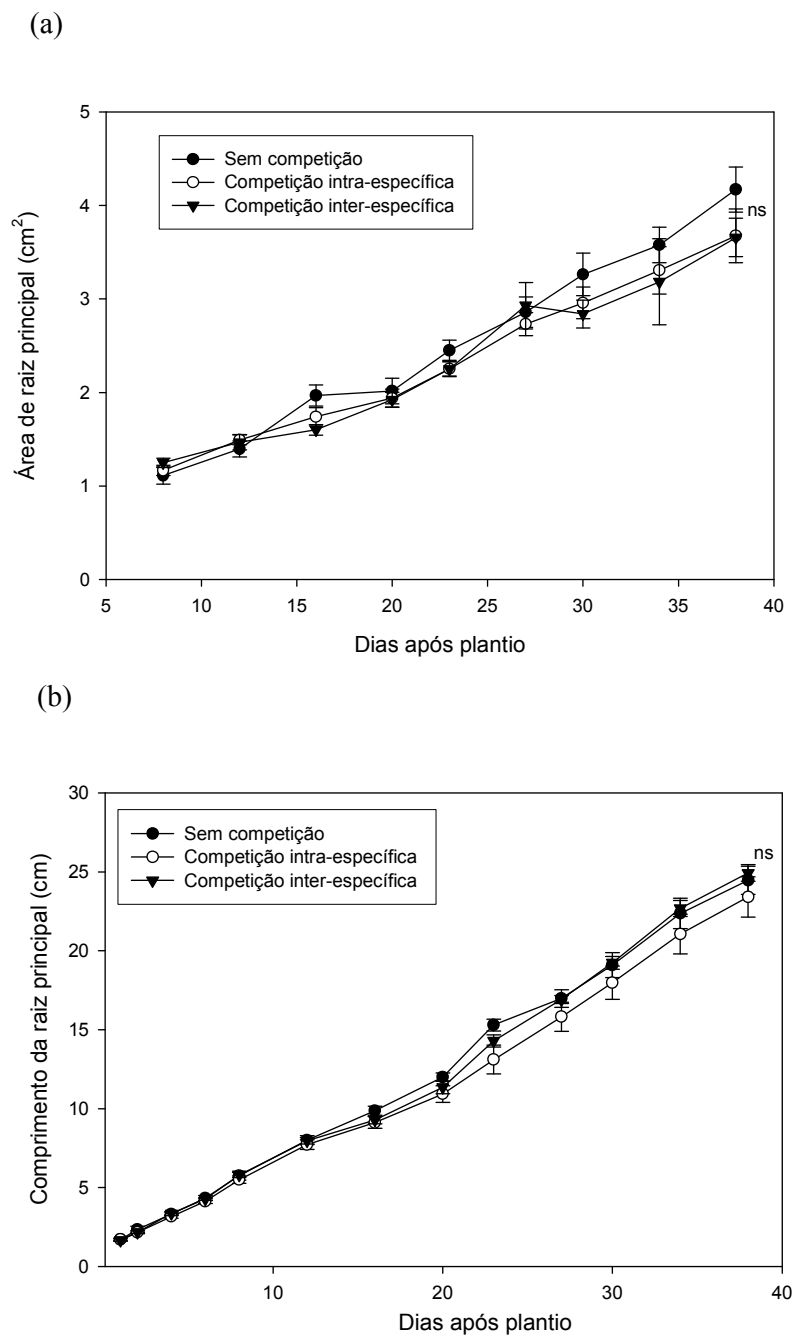


Figura 5 - Variações temporais na (a) área e (b) comprimento da raiz principal de *A. angustifolia*, quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

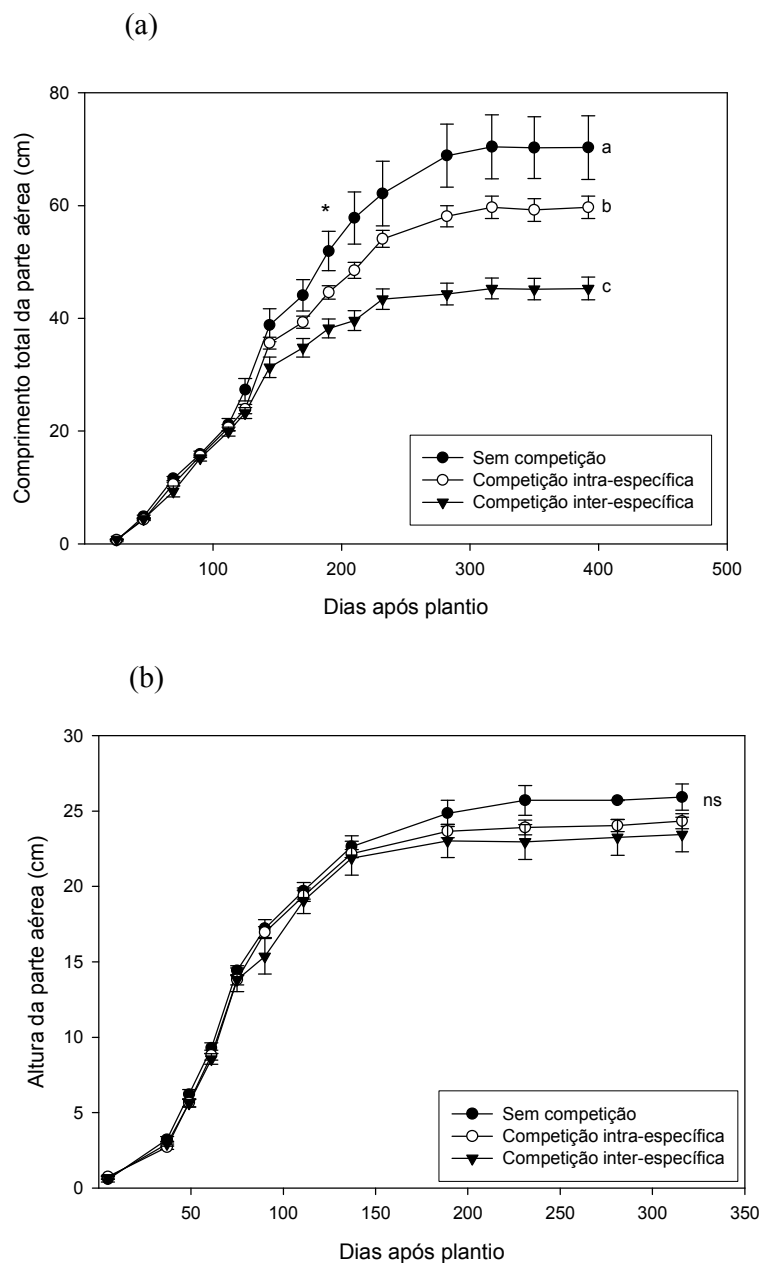


Figura 6 - Variações temporais no (a) comprimento total e (b) altura da parte aérea de *A. angustifolia*, quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. As barras verticais indicam o erro padrão da média. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes desde o ponto indicado pelo * ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

plantas sem competição, intermediário nas plantas em monocultura e menor nas plantas em mistura com *P. elliotii*, a partir de 190 dias após o plantio. Quando analisada somente a altura da parte aérea (Fig. 6b), não foram verificadas diferenças entre os tratamentos.

No final do experimento, a área de raiz principal (Fig. 7) foi significativamente maior nos tratamentos sem competição e de competição intra-específica do que no tratamento de competição inter-específica. A área de raízes laterais e a área total de raiz (Fig. 7) foram maiores no tratamento sem competição, intermediárias no tratamento de monocultura e menores no tratamento de mistura.

As biomassas da parte aérea e da raiz principal (Fig. 8) foram maiores nos tratamentos sem competição e competição intra-específica do que no tratamento de competição inter-específica. A biomassa total de raiz total e a das raízes laterais foram maiores no tratamento sem competição, intermediárias no tratamento de monocultura e menores no tratamento de competição inter-específica.

O cálculo da razão de massa entre raiz e parte aérea revelou que as plantas sem competição e as plantas em monocultura investiram mais massa no sistema radicular do que fizeram as plantas com competição inter-específica (Tab. 1). A massa foliar por área e a massa de raiz por área não diferiram entre os tratamentos (Tab. 1).

Conteúdo de nutrientes no solo e na planta

Embora o procedimento amostral não nos permita avaliar a significância estatística das diferenças entre as condições pré- e pós-tratamento, os valores apontam, de uma forma consistente, para um enriquecimento nos teores de M.O. e para uma redução nas disponibilidades de K e Mg, em decorrência dos cultivos. O pH foi menor no tratamento sem competição do que

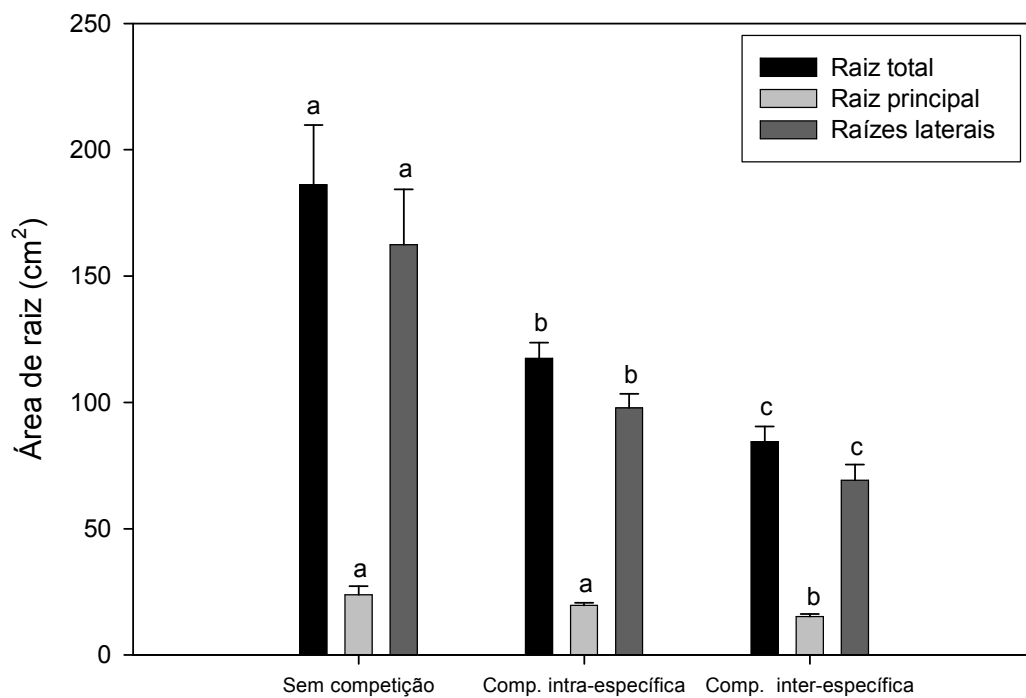


Figura 7 - Áreas de raiz total, raiz principal e raiz lateral de primeira ordem de plantas de *A. angustifolia* quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição, ao final do experimento. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

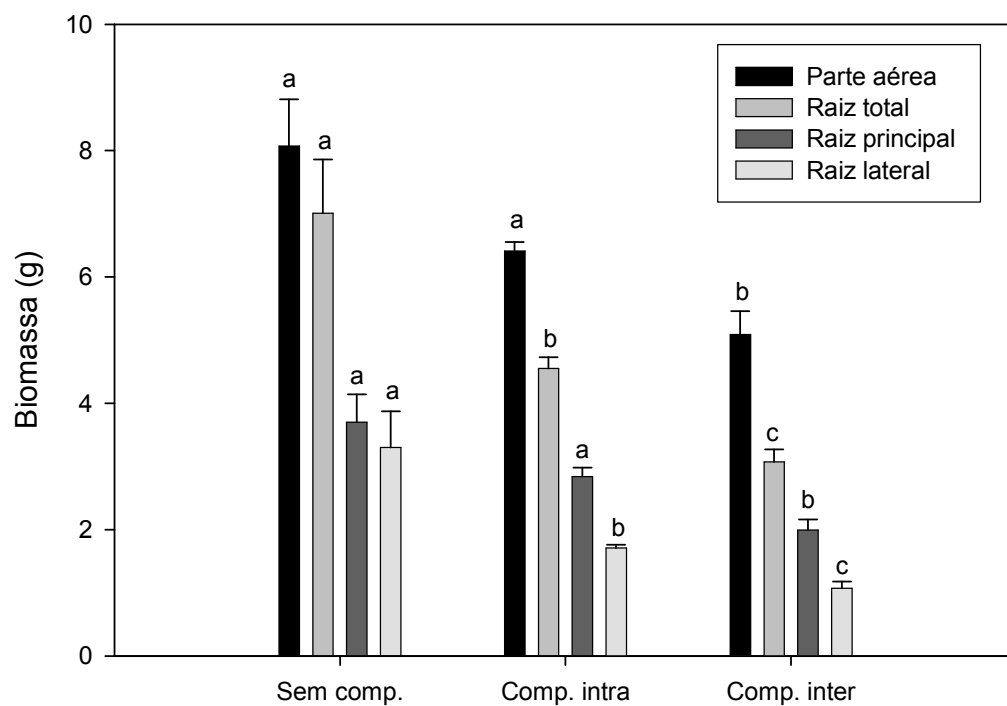


Figura 8 - Biomassa de parte aérea, raiz total, raiz principal e raízes laterais de primeira ordem, no final do experimento, de plantas de *A. angustifolia* quando cultivada em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

Tabela 1 - Parâmetros adicionais de crescimento de plantas de *A. angustifolia* cultivadas em rizotrons sob diferentes tratamentos de competição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

	Sem competição	Competição intra-específica	Competição inter-específica
Razão raiz : parte aérea (g g ⁻¹)	0,82 \pm 0,06 a	0,67 \pm 0,02 a	0,56 \pm 0,03 b
Razão raiz lateral : raiz principal (g g ⁻¹)	0,89 \pm 0,11 a	0,61 \pm 0,03 b	0,56 \pm 0,07 b
Massa por área			
foliar (g m ⁻²)	143,20 \pm 4,55 ns	134,68 \pm 4,46	133,44 \pm 3,37
raiz total (g cm ⁻²)	420,85 \pm 91,60 ns	391,10 \pm 16,62	378,70 \pm 25,36
raiz principal (g cm ⁻²)	1693,13 \pm 240,33 ns	1460,03 \pm 68,36	1324,70 \pm 83,31
raiz lateral (g cm ⁻²)	236,84 \pm 70,79 ns	177,31 \pm 10,73	152,50 \pm 4,42

nos demais. A acidez potencial (Al + H), a CTC e saturação por bases desta não diferiram entre os tratamentos, enquanto que a saturação de Al da CTC foi maior no tratamento de competição intra-específica do que nos outros dois. Quanto aos nutrientes, o conteúdo de P nos tratamentos sem competição e competição intra específica foram significativamente maiores que o conteúdo de P do tratamento de competição inter-específica. A quantidade de M.O. foi maior nos dois tratamentos de competição do que no sem competição. Os teores de K, Al e Mg não diferiram entre os tratamentos, mas a disponibilidade de Ca foi menor no substrato do tratamento de competição intra-específica do que nos demais (Tab. 2).

Os teores de N, K e Mn da parte aérea foram maiores nas plantas do tratamento sem competição do que nas demais. As plantas do tratamento sem competição tiveram maiores teores de Mg e S, do que as sob competição intra-específica. Os demais nutrientes analisados (P, Ca, Cu, Zn e Fe) não tiveram teores diferentes entre as plantas dos tratamentos (Tab. 3).

Tabela 2 - Análise física e química do substrato de cultivo utilizado antes do plantio (pré-tratamento) e após o desmonte do experimento (pós-tratamento). Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes foram significativamente diferentes ($P \leq 0,05$); ns - diferenças não significativas.

	Pré-tratamento	Pós-tratamento		
		Sem competição	Competição intra-específica	Competição inter-específica
Argila (%)	19,00	-	-	-
Areia fina (%)	38,00	-	-	-
Areia grossa (%)	30,00	-	-	-
Silte (%)	13,00	-	-	-
pH (H ₂ O)	4,40	4,20 \pm 0,03 b	4,60 \pm 0,00 a	4,70 \pm 0,00 a
Al + H (cmol/dm ³)	21,80	21,00 \pm 0,80 ns	19,50 \pm 1,30	19,40 \pm 0,00
CTC (cmol/dm ³)	23,90	22,90 \pm 0,75 ns	20,90 \pm 1,21	21,30 \pm 0,06
% sat. Bases	9,00	8,33 \pm 0,66 ns	7,00 \pm 0,57	8,66 \pm 0,33
% sat. Al	66,80	70,10 \pm 1,20 b	75,06 \pm 1,05 a	68,73 \pm 0,88 b
M.O. (%)	3,70	3,87 \pm 0,19 b	4,80 \pm 0,11 a	4,70 \pm 1,17 a
N (%)	0,11	0,11 \pm 0,01 b	0,14 \pm 0,00 a	0,14 \pm 0,01 a
P (mg/dm ³)	5,00	5,47 \pm 0,29 a	5,07 \pm 0,17 a	3,00 \pm 0,15 b
K (mg/dm ³)	55,00	22,00 \pm 1,53 ns	31,67 \pm 3,18	26,67 \pm 1,45
Al _{troc} (cmol/dm ³)	4,30	4,50 \pm 0,10 ns	4,40 \pm 0,21	4,10 \pm 0,06
Ca _{troc} (cmol/dm ³)	1,50	1,60 \pm 0,06 a	1,17 \pm 0,07 b	1,50 \pm 0,57 a
Mg _{troc} (cmol/dm ³)	0,50	0,27 \pm 0,33 ns	0,20 \pm 0,00	0,30 \pm 0,00

Para a análise da argila, silte e areia, as partículas foram separadas por hidróxido de sódio e agitação e determinadas por densímetro. O pH foi determinado em água (1:1), P e K pelo método Mehlich I e a M.O. por digestão úmida. Os elementos Ca, Mg, Al e Mn trocáveis foram extraídos com KCl 0,1 mol L⁻¹; S-SO₄ com CaHPO₄ 500 mg.L⁻¹ e B com água quente. O Zn e o Cu foram extraídos por HCl 0,1M e determinados por espectrofotômetro de absorção. O N foi estimado a partir da matéria orgânica, pela equação: (M.O./34,4).

Tabela 3 - Teor de nutrientes por grama de matéria seca na parte aérea de plantas de *A.angustifolia* submetidas a tratamentos de competição. Médias (\pm erro padrão) seguidas de letras diferentes diferem significativamente pelo teste de separação de médias Tukey ($P \leq 0,05$).

Nutrientes	Tratamentos		
	Sem competição	Competição intra-específica	Competição inter-específica
N (%)	0,93 \pm 0,12 a	0,58 \pm 0,01 b	0,61 \pm 0,02 b
P (%)	0,06 \pm 0,00 ns	0,06 \pm 0,00	0,06 \pm 0,00
K (%)	0,41 \pm 0,05 a	0,31 \pm 0,00 b	0,31 \pm 0,01 b
Ca (%)	0,74 \pm 0,03 ns	0,59 \pm 0,04	0,65 \pm 0,04
Mg (%)	0,23 \pm 0,01 a	0,16 \pm 0,01 b	0,20 \pm 0,01 ab
S (%)	0,09 \pm 0,00 a	0,06 \pm 0,00 b	0,07 \pm 0,00 ab
Cu (mgkg ⁻¹)	1,67 \pm 0,33 ns	1,67 \pm 0,33	2,67 \pm 0,67
Zn (mgkg ⁻¹)	24,67 \pm 0,33 ns	26,00 \pm 2,08	23,67 \pm 0,33
Fe (mgkg ⁻¹)	123,67 \pm 12,41 ns	166,67 \pm 15,03	174,67 \pm 17,38
Mn (mgkg ⁻¹)	1666 \pm 88,19 a	785,33 \pm 72,33 b	991,00 \pm 65,68 b

Teores de N, P, K, Ca e Mg foram determinados após digestão por H₂O₂ e H₂SO₄. O N foi recuperado após destilação em processo semelhante ao de Kjeldahl. O teor de P foi determinado por espectrofotometria após adição de molibdato de amônio e ácido aminonaftolsulfônico. K foi determinado por fotometria de chama após diluição do extrato. Teores de Ca e Mg foram determinados por espectrofotometria de absorção após diluição do extrato e adição de La ou Sr em solução ácida. Teores de Zn, Cu, Mn, Fe e S foram determinados após digestão com HNO₃ – HClO₄. Após repouso e decantação dos extratos, os elementos metálicos são determinados no sobrenadante por fotometria (absorção ou emissão). S é determinado por turbidimetria. Todos os procedimentos são descritos detalhadamente em Tedesco *et al.* (1995).

Discussão

A *Araucaria angustifolia* reduziu o seu crescimento na presença de plantas vizinhas e a intensidade desses efeitos negativos dependeram da espécie com a qual interagiu, indicando a ocorrência de competição. Respostas tanto de curto quanto de longo prazo do sistema radicular demonstraram uma redução na área, no comprimento e, conseqüentemente, na massa das raízes laterais. Redução na densidade de raízes também ocorreu em *Pinus radiata*, quando cultivada com *Eucalyptus obliqua* (Bi *et al.*, 1992). As avaliações de curto prazo revelaram que estas reduções ocorrem, pelo menos inicialmente, na profundidade de 0 a 5 cm, evidenciando uma resposta à presença do vizinho nas camadas mais superficiais do substrato, camadas estas onde a densidade radicular é mais relevante (Andrews & Newman, 1970). Nesta camada do substrato, verifica-se um maior efeito da competição inter-específica do que da intra-específica, podendo ser uma resposta a competição por recursos ou interferência química. Em um experimento com *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) e *Anthoxanthum odoratum* (Poaceae), foi observada uma redução dos nutrientes nas camadas mais superficiais do solo devido à presença da gramínea, o que forçou as plantas de *P. lanceolata* a absorverem nutrientes nas camadas mais profundas do solo (Berendse, 1982). Essa “fuga” da competição na camada mais superficial observada em *P. lanceolata* não foi verificada para a *A. angustifolia*.

Ao contrário das raízes laterais, o crescimento inicial (38 dias após plantio) da raiz principal não foi afetado pela competição. As funções da raiz principal são ancoragem, transporte e estocagem de compostos, sendo que a aquisição de recursos das camadas superficiais do solo é proporcionada pelas raízes finas e fungos micorrízicos (Pregitzer, 2002). Também a curto prazo as taxas de alongamento da raiz principal e raízes laterais não foi diferente entre os tratamentos, ou seja, não houve uma resposta de aumento na velocidade de exploração dos recursos devido à competição radicular. Segundo alguns autores (Grime, 1979;

Campbell *et al.*, 1991; Casper & Jackson, 1997), a velocidade de expansão da superfície radicular é uma das características que confere vantagem competitiva.

Ao longo do experimento houve também efeito da competição sobre o comprimento total da parte aérea, sendo que o mesmo não foi verificado para a altura da parte aérea. As plantas de *A. angustifolia* mantiveram-se com a mesma altura, porém os ramos, que detêm a maior área fotossintética da parte aérea, cresceram mais nas plantas isoladas e menos nas plantas submetidas à competição inter-específica. De um modo geral, os indivíduos que crescem junto com outros indivíduos são menores do que quando sozinhos (*e. g.* Wilson, 1988; Keddy & Shipley, 1989; Aerts *et al.*, 1991; Cahill, 2002). Um maior investimento inicial na extensão das estruturas caulinares já foi observado na espécie em resposta ao sombreamento (Franco, 2003; Clebsch, 2004; ver capítulo 2). A manutenção de altos valores de MFA quando sob competição é também forte indicador de sombreamento era apenas incipiente. Assim, supõe-se que houve uma forte influência da competição radicular e da redução da densidade radicular dela decorrente, nesta redução na extensão dos ramos laterais. Reduções no crescimento da parte aérea devido à competição radicular já estão amplamente descritas na literatura (*e. g.* Kolb & Steiner, 1990; Reichenberger & Pyke, 1990; Riegel *et al.*, 1992; Wilson & Tilman, 1992). Por outro lado, o componente da extensão caulinar que não foi reduzido pela competição, foi o componente altura, o que poderia indicar que esta resposta diferencial dos ramos laterais e do ramo principal possa ter sido causada pelas interações das partes aéreas e sombreamento incipiente delas resultante. Novas considerações a respeito deste assunto serão feitas mais adiante na discussão.

A longo prazo, reduções na biomassa da parte aérea e da raiz principal e da área de raiz principal só ocorreram nas plantas sob competição inter-específica. Já a biomassa e a área das raízes laterais foram mais afetadas pela competição inter-específica do que pela intra-específica. Isso demonstra que, além da competição inter-específica com *P. elliotii* ter maior efeito sobre as

plantas de *A. angustifolia*, a competição mostrou ter mais efeito sobre algumas partes da planta, como ramos e raízes laterais, do que sobre outras. Segundo Johansson & Keddy (1991), a competição intra-específica tem maior efeito do que a competição inter-específica. Essa maior intensidade na competição ocorre porque indivíduos da mesma espécie exploram os mesmos recursos (Berendse, 1983; Johansson & Keddy, 1991). A competição tanto intra-específica quanto inter-específica tiveram efeito negativo sob o crescimento inicial da *A. angustifolia*, sendo que a segunda impôs um efeito mais pronunciado do que a primeira. A maior ou menor intensidade de uma ou outra forma de competição dependerá das espécies utilizadas. Muitos estudos com diferentes metodologias e diferentes espécies foram feitos para prever os efeitos da competição em diferentes ambientes (Berendse, 1982; Farmer *et al.*, 1988; Reichenberger & Pyke, 1990; Rebele, 2000). Por isso, dependendo das espécies competidoras e do ambiente, diferentes resultados podem ser obtidos.

A *A. angustifolia* tem crescimento mais lento do que o *P. elliotii* após esgotadas as reservas do pinhão; portanto, ela deve utilizar mais lentamente os recursos do solo. Ao final do experimento, foi medida não apenas a área total do sistema radicular das plantas de *A. angustifolia*, mas também a de *P. elliotii*, quando ambas interagem no mesmo rizotron. Verificou-se que o sistema radicular de *P. elliotii* possuía uma área média total de 1.113,35 cm² (densidade de 1,38 cm²cm⁻³) enquanto o da *A. angustifolia* possuía uma área média total de 843,81 (densidade de 1,05 cm²cm⁻³). Esta maior densidade está relacionada ao fato de *P. elliotii* ter raízes muito mais finas do que as das plantas de *A. angustifolia*, tanto que não foi possível a análise das suas raízes através das imagens tiradas durante o experimento, mas só ao final deste, por ocasião do desmonte. Esse menor diâmetro das raízes finas, aliado à maior densidade radicular, confere ao *P. elliotii* uma vantagem competitiva, pois, espécies que investem em raízes finas serão mais aptas a absorverem os nutrientes disponíveis (Andrews & Newman, 1970; Silverbush & Barber, 1983).

Espécies que exploram rapidamente os recursos podem se tornar dominantes, sendo, portanto, boas competidoras (Grime, 1979; Campbell *et al.*, 1991; Casper & Jackson, 1997); porém, segundo Tilman (1988) e Goldberg (1990), ser boa competidora também pode significar manter-se no ecossistema, suportando a forte competição dos vizinhos. Goldberg (1990) sugere que características relacionadas a grandes efeitos na disponibilidade de recursos seriam predominantes em espécies características de estágios iniciais de sucessão, enquanto características relacionadas à tolerância a baixos níveis de recursos seriam predominantes em espécies de estágios sucessionais mais tardios. Observações a campo e evidências experimentais indicam que, em condições naturais, plântulas de *A. angustifolia* podem permanecer, por pelo menos alguns anos, na submata de florestas, sob forte competição por luz, estabelecendo um banco de plântulas (Duarte *et al.* 2002). O crescimento lento e o longo ciclo de vida permitem à *A. angustifolia* permanecer no sistema “aguardando” melhores condições de crescimento, demonstrando que, pelo menos neste período inicial, se apresenta como uma boa competidora, por tolerar condições de baixa disponibilidade de recursos. Em florestas maduras, plantas que possuem características que tolerem esta baixa disponibilidade de recursos, como a baixa disponibilidade de luz, conferem a elas vantagem competitiva sobre espécies de estratégia exploradora (Goldberg, 1990).

Uma maior alocação para as raízes, resposta esperada em um sistema de alta competição radicular e / ou com limitação nutricional (Chapin, 1987, 1990; Tilman, 1988; Powelson & Lieffers, 1992; Witkowski, McKee, 1995), não foi claramente observada no presente estudo: as plantas que cresceram isoladamente alocaram proporcionalmente mais massa para o crescimento radicular do que aquelas sob competição e, dentre estas, a competição inter-específica, mais limitante ao crescimento da *A. angustifolia*, resultou na menor razão raiz : parte aérea. A menor concentração de alguns nutrientes (incluindo o N) nos tecidos da parte aérea das plantas sob regime de competição é forte indicativo de que *P. elliotti* competiu efetivamente por recursos do

solo. Embora a competição radicular estivesse presente, a maior densidade de plantas nos rizotrons com competição aparentemente não gerou reduções na disponibilidade de nutrientes no solo, com exceção do P, cuja disponibilidade foi bem menor nos rizotrons com *P. elliotii*. Outros parâmetros de fertilidade, como teor de matéria orgânica (e N estimado a partir desta) e disponibilidade de K atingiram valores maiores nos substratos onde houve competição do que naqueles onde havia apenas uma planta isolada. Plantas de *A. angustifolia* que foram cultivadas em areia com solução nutritiva (Garbin, 2005), ou seja, sem restrição nutricional, apresentaram razão raiz parte aérea três vezes menor que as plantas que cresceram isoladas neste estudo, o que demonstra resposta compensatória da espécie à baixa disponibilidade nutricional. Uma possível interpretação da maior razão atingida pelas plantas isoladas poderia estar associada a uma menor fertilidade do seu substrato; no entanto, estas diferenças não são tão acentuadas, especialmente devido ao fato de que o P esteve mais disponível a estas plantas. Segundo Casper *et al.* (1998), ainda não estão muito claras as respostas da razão raiz parte aérea das plantas quando a redução de recursos do solo se dá devido a um competidor. Parte desta falta de clareza provavelmente se deve a respostas inconsistentes, uma vez que, em diversos ambientes, a competição radicular por recursos do solo vem naturalmente acompanhada, em maior ou menor grau, pela competição por luz. A hipótese de que as plantas de *A. angustifolia* alocam mais massa para o sistema radicular, ou seja, atingem uma maior razão raiz: parte aérea, quando em competição com indivíduos da mesma espécie foi negada, em parte por que a competição intra-específica foi menor do que a inter-específica. Esperar-se-ia, então, que a maior razão raiz : parte aérea tivesse sido a das plantas de *A. angustifolia* que cresceram com *P. elliotii*. Deve-se considerar, no entanto, que o vigoroso crescimento de *P. elliotii* também se refletiu em grande produção foliar e, certamente, maior interferência com a parte aérea de *A. angustifolia* do que aquela exercida pelos indivíduos da mesma espécie que ela. Considerando-se que a resposta ao sombreamento inclui uma

diminuição na razão raiz : parte aérea, a resposta observada pode ser reflexo da interferência aérea, mesmo que esta não tenha resultado em sombreamento perceptível pelo olho humano.

O efeito da competição radicular atuou na planta como um todo. Esse efeito no crescimento da planta pode ser uma resposta antecipada ao sombreamento e a depleção de nutrientes que ocorrerá em seguida. A rápida resposta (a curto prazo) da *A. angustifolia*, na área e comprimento de raízes laterais provavelmente seja devido à presença do vizinho e não devido à redução de nutriente nas camadas superficiais do substrato.

Plantas de *Datura ferox* e *Sinapis alba* responderam, em três dias, com aumento da taxa de alongamento do caule, mesmo antes de serem sombreadas pelo vizinho. A rápida resposta das plantas à presença do vizinho é crucial para o sucesso na competição por luz (Ballaré *et al.*, 1990), pois indivíduos de crescimento rápido podem ser rapidamente excluídos se os seus mecanismos de tolerância à sombra começarem a operar somente após o sombreamento (Ballaré *et al.*, 1988). A percepção do vizinho se dá através de uma queda na razão vermelho - vermelho extremo recebida no caule, queda esta provocada pela absorção de luz vermelha por folhas das plantas vizinhas (Ballaré *et al.*, 1987, 1988, 1990). A diminuição desta razão tipicamente induz alongamento dos entrenós e diminuição na razão de massa entre folhas e caule (Ballaré *et al.*, 1987) e parece se expressar tipicamente em plantas intolerantes ao sombreamento (Morgan & Smith, 1978, 1979). Apesar da tolerância ao sombreamento da *A. angustifolia*, uma priorização do alongamento caulinar e dos entrenós já foi verificada para a espécie em situações de sombreamento (Franco, 2003; Clebsch, 2004; capítulo 2), e esta resposta parece ocorrer apenas nos estágios bem iniciais de crescimento, quando ainda ocorre vínculo da plântula com o pinhão. Este comportamento poderia resultar em escape da competição por luz em situações de sombreamento provocado por vegetação de baixo porte (Laharrague, 1967; Franco, 2003). Considerando-se as amplas reservas oferecidas pelo pinhão, é possível que, durante o estágio de

plântula, quando a espécie expressa um rápido crescimento, a mesma se comporte de forma análoga a espécies tipicamente produtivas e intolerantes ao sombreamento, com relação à percepção da sombra imposta pelas plantas vizinhas.

Enquanto a percepção do vizinho através da parte aérea já está bem fundamentada, estudos recentes estão abordando a percepção do vizinho através das raízes. Estes trabalhos mostram que as plantas que crescem na presença do sistema radicular de uma planta vizinha tem menor produção de biomassa, maior razão raiz : parte aérea e maior produção de raízes (Gersani *et al.*, 2001; Maina, *et al.*, 2002; Falik *et al.*, 2003). Havendo interação e percepção nos dois níveis, faz com que as respostas expressas através da alocação de massa entre raiz e parte aérea tornem-se menos previsíveis e altamente dependentes da intensidade das interações, da eficácia dos mecanismos de percepção, do comportamento ecológico da espécie, dentre outros possíveis fatores.

Embora algumas considerações sobre as respostas nutricionais das plantas e do solo já tenham sido feitas anteriormente, cabe discutir de forma mais específica os efeitos da competição sobre a disponibilidade de recursos no solo e sobre o estado nutricional das plantas. As plantas do tratamento sem competição tiveram maiores teores de N (Tab. 3) do que aquelas sob competição intra- e inter-específica. O teor médio de N encontrado para as plantas do tratamento sem competição (0,93%) está bastante próximo ao encontrado para plantas crescendo sem competição no campo (0,87%, capítulo 1) e para aquelas crescendo em monocultura e na luz, em experimento de vaso (0,80 %, capítulo 2). Simões (1973) avaliou plantas de 17 meses de idade cultivadas em solução nutritiva e encontrou teores de 0,82 % de N nas folhas. Outros estudos ou condições de cultivo, no entanto, relatam teores bem mais elevados: 1,77 a 2,19% para plantas cultivadas em monocultura ou em mistura na sombra (capítulo 2), 1,33 a 1,40% para plantas cultivadas no sub-bosque de mata nativa (capítulo 1). Em outro estudo com plantas de 19

meses de idade e sem sombreamento, foram encontrados teores de 1,4 e 1,5 % de N nas plantas sem micorrizas e com micorrizas, respectivamente (Zandavalli *et al.*, 2004). Em condições naturais, foi encontrado teor de N foliar de 1,2 % em plantas de 2-3 m de altura crescendo em um Parque Nacional no estado do Rio de Janeiro (Franco *et al.*, 2005). No presente estudo, mesmo crescendo menos, as plantas sob competição foram fortemente limitadas pelo N, atingindo valores ao redor de apenas 0,60 %. Esta limitação está provavelmente associada à precoce redução na densidade radicular observada nestas plantas. Assim, a maior massa de raízes laterais e o maior volume de solo explorado pelas plantas que estavam sozinhas permitiram maior absorção de N. Além de afetar os teores de N, a competição também resultou em menores teores de K, Mg e S. Outros nutrientes podem ter tido suas absorções reduzidas pela competição, mas a compensação gerada pelo menor crescimento da espécie pode ter resultado na manutenção de teores adequados dos mesmos. A influência das respostas de crescimento sobre os teores de nutrientes nos tecidos das plantas faz com que estudos de competição apresentem resultados contrastantes quando são comparados os teores de nutrientes na parte aérea ou folhas de plantas sob forte competição com aquelas de plantas não submetidas ou levemente submetidas à competição (e.g., Berendse *et al.*, 1992; Carter *et al.* 1983; Riegel, 1992; Johnson *et al.* 1998; Tessier *et al.*, 2001).

O único nutriente que sofreu uma depleção na sua quantidade no substrato em resposta à competição foi o P, o qual foi encontrado em quantidades mais baixas quando foram cultivadas duas plantas de *A. angustifolia* e duas plantas de *P. elliottii*. Essa maior depleção de P provavelmente deveu-se à forte captação deste elemento pelas plantas de *P. elliottii* (acúmulo médio nos tecidos de 0,14 % - dados não mostrados). Os teores bem mais baixos de P encontrados em *A. angustifolia* (0,06%) são iguais ao medido em plantas envasadas onde foi suprimida a micorrização, semelhantes aos medidos no experimento de competição com *P. elliottii* (capítulo 2), mas bem inferiores aos medidos em plantas envasadas e micorrizadas (0,16

%) (Zandavalli *et al.* 2004) e aos medidos nos experimentos de competição a campo (0,10 a 0,32 %; capítulo 1). É necessário investigar se houve efetiva micorrização nas plantas cultivadas nos baldes (capítulo 2) e nos rizotrons (capítulo 3)

A presença de uma maior quantidade de plantas no rizotron aumentou o teor de matéria orgânica e, por consequência, o teor estimado de N. Houve também uma tendência de maior disponibilidade de teor de K e Mg. Em área de savana brasileira, foi demonstrado o aumento na fertilidade do solo proporcionado pelo *P. caribaea*. No solo onde crescia esta espécie, foi encontrado um aumento no teor de C, N, P e S (Lilienfeinet *et al.*, 2001). Segundo os autores, este aumento foi ocasionado pela lixiviação da serapilheira; como, no presente estudo, não houve deposição de folhas mortas nos rizotrons, atribuímos este pequeno enriquecimento à ciclagem de raízes. É possível, no entanto, que estas alterações sejam transitórias, uma vez que, a campo, verificou-se uma fertilidade acentuadamente menor no solo da floresta de *Pinus* do que no solo da mata nativa (capítulo 1).

Ao final do experimento, as plantas demonstravam clorose e necrose nas pontas das folhas velhas. Esse sintoma foi mais acentuado nas plantas com competição. Essa progressão da clorose, seguida de necrose nas pontas das folhas mais velhas é sintoma de deficiência de K (Maschner, 1995; Malavolta *et al.* 1997). Os teores deste elemento encontrados na parte aérea são 1/3 do considerado adequado para *A. angustifolia* (Malavolta *et al.* 1997) e seu nível no substrato é considerado muito baixo (Tomé, 1997), o que pode ter ocasionado uma deficiência, principalmente nas plantas sob competição. Um dado surpreendente foram as concentrações altíssimas de Mn nas plantas, principalmente nas que estavam crescendo sozinhas. Os teores encontrados em outros estudos para *A. angustifolia* foram de: 171 mg kg⁻¹ (Zandavalli *et al.* 2004) e 59 mg kg⁻¹ (Simões, 1973). Entre diversas culturas, somente a bananeira alcança teores de Mn de 2000 mg kg⁻¹ (Malavolta *et al.* 1997). Níveis tóxicos de Mn são associados a clorose e

necrose das folhas e diminuição no crescimento (Clark, 1963; Martin *et al.*, 1963; Ezeta & Santos, 1981). Aspectos sobre a deficiência de K e a toxidez por Mn ainda precisam ser investigados para a *A. angustifolia*.

Conclusões

A utilização do rizotron foi de extrema importância para a caracterização do crescimento inicial das raízes de *A. angustifolia* quando sozinha e quando acompanhada dela mesma e de uma espécie exótica de crescimento rápido. De particular relevância foi a constatação da sensibilidade do crescimento radicular da espécie à presença de raízes vizinhas, em especial quando estas pertenciam a *P. Elliottii*. A dificuldade de interpretação do padrão de alocação entre raiz e parte aérea em resposta à competição revela os efeitos interativos das competições radicular e aérea, que comumente co-ocorrem em condições naturais. O comportamento de *A. angustifolia* de diminuir de forma mais intensa a produção da biomassa como um todo diante de um vizinho de crescimento rápido, indica uma estratégia conservadora da espécie.

Referências bibliográficas

- Aarssen LW (1989) Competitive ability and species coexistence: a 'plant's-eye view. *Oikos* 56:386-401.
- Aubreville A (1949) A floresta de pinho do Brasil. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal* 2:21-36
- Aarssen LW (1992) Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*. 3:165-174
- Aerts R, Boot RGA, van der Aart PJM (1991) The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87:551-559
- Andrews RE, Newman EI (1970) Root density and competition for nutrients. *Oecologia Plantarum* 5:319-334
- Áquila MEA, Ferreira AG (1984) Germinação de sementes escarificadas de *Araucaria angustifolia* em solo. *Ciência e Cultura*, 36(9): 1583-1589
- Aubreville A (1949) A floresta de pinho do Brasil. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal* 2(2):21-36
- Auler NMF (2000) Caracterização da estrutura genética de populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bert) O. KTZE no estado de Santa Catarina. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 92p.
- Ballaré CL, Sánchez RA, Scopel AL, Casal JJ, Ghera CM (1987) Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell and Environment* 10:551-557
- Ballaré CL, Sánchez RA, Scopel AL, Ghera CM (1988) Morphological responses of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbours. Their relationships with canopy microclimate. *Oecologia* 76:288-293
- Ballaré CL, Scopel AL, Sánchez RA (1990) Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science* 247:329-332

- Berendse F (1982) Competition between plant populations with different rooting depths. III. Field experiments. *Oecologia* 53:50-55
- Berendse F (1983) Inter-specific competition and niche differentiation between *Plantago lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* in a natural hayfield. *Journal of Ecology* 71:379-390
- Berendse F, Elberse WTH, Geerts RHME (1992) Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems. *Ecology* 73:46-53
- Bi H, Turvey ND, Heinrich P (1992) Rooting density and tree size of *Pinus radiata* (D. Don) in response to competition from *Eucalyptus oblique* (L' Herit). *Forest Ecology and Management* 49:31-42
- Cahill JFJ (2002) Interactions between root and shoot competition vary among species. *Oikos* 99:101-112
- Campbell BD, Grime JP, Mackey JML, Jalili A (1991) The quest for a mechanistic understanding of resource competition in plant communities: the role of experiments. *Functional Ecology* 5:241-253
- Carter GA, Miller JH, Davis DE, Patterson RM (1984) Effects of vegetative competition on the moisture and nutrient status of loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research* 14:1-9
- Casper BB, Cahill Jr. JF, Hyatt LA (1998) Above-ground competition does not alter biomass allocated to roots in *Albutilon theophrasti*. *New Phytologist* 140:231-238
- Casper BB, Jackson RB (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545-570
- Chapin III FS (1990) Effects of nutrient deficiency on plant growth: evidence for a centralized stress-response system. *British Society for Plant Growth Regulation, Monograph* 21: 135-148
- Chapin III FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987) Plant Responses to Multiple Environmental Factors. *BioScience* 37(1):49-56
- Clark FB (1963) Endotrophic mycorrhizae influence yellow poplar seedling growth. *Science* 140:1220-1221

- Clebsch CC (2004) Efeitos interativos das disponibilidades de luz e nutrientes no desenvolvimento inicial de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. Monografia de Bacharelado, UFRGS, Porto Alegre.
- Connell JH (1990) Apparent versus “real” competition in plants. In: Perspectives on Plant Competition. (eds. JB Grace & D Tilman). Academic Press, San Diego. p:9-26
- Duarte LS, Dillenburg LR, Rosa LMG (2002) Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). Australian Journal of Botany 50:741-751
- Ezeta FN, Santos OM (1981) Importância da endomicorriza na nutrição mineral do cacauero. Revista Brasileira de Ciência do Solo 5:22-27
- Falik O, Reides P, Gersani M, Novoplansky A (2003) Self/non-self discrimination in roots. Journal of Ecology 91:525-531
- Farmer RE, Morris DM, Weaver B, Garlick K (1988) Competition effects in juvenile jack pine and aspen as influenced by density and species ratios. Journal of Applied Ecology 25:1023-1032
- Franco AMS (2003) *Plasticidade fenotípica em Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze em resposta à disponibilidade de luz e água*. Dissertação de mestrado, UFRGS, Porto Alegre, 99p.
- Franco AC, Duarte HM, Geßler A, de Matos EA, Nahm M, Rennenberg H, Ribeiro KT, Scarano FR, Lüttge U (2005) In situ measurements of carbon and nitrogen distribution and composition, photochemical efficiency and stable isotope ratios in *Araucaria angustifolia*. Trees 19:422-430
- Garbin ML (2005) Caracterização das relações entre *Araucaria angustifolia* e nitrogênio inorgânico. Dissertação de Mestrado em Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.
- Gersani M, Brown JS, O'Brien EE, Maina GM, Abramsky Z (2001) Tragedy of the commons as a result of root competition. Journal of Ecology 89:660-669
- Goldberg DE (1990) Components of resource competition in plant communities. In: Perspectives on Plant Competition. (eds. JB Grace & D Tilman). Academic Press, San Diego. p:27-49

- Grime JP (1979) Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, New York, 222p.
- Harper JL, Jones M, Sackville Hamilton NS (1991) The evolution of roots and the problems of analyzing their behaviour. In: Plant Root Growth: an ecological perspective. Blackwell Scientific Publications ,Inc., London. p: 3-22
- Heeraman DA, Juma NG (1993) A comparison of minirhizotron, core and monolith methods for quantifying barley (*Hordeum vulgare* L.) and fababean (*Vicia faba* L.) root distribution. Plant and Soil 148:29-41
- IUCN (2004) IUCN Red List of Threatened Species. <www.redlist.org>. Downloaded on 04 September 2005
- Johansson ME, Keddy PA (1991) Intensity and asymmetry of competition between plants pairs of different degrees of similarity: an experimental study on two guilds of wetland plants. Oikos 60:27-34
- Johnson JE, Lindow SG, Rogers R (1998) Ligth, soil, and seedlings characteristics associated with varying levels of competition in a red pine plantation. New Forests 15:23-36
- Keddy PA, Shipley B (1989) Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. Oikos 54:234-241
- Kolb TE, Steiner KC (1990) Growth and biomass partitioning of northern red oak and yellow-poplar seedlings: effects of shading and grass root competition. Forest Science 36:34-44
- Laharrague P (1967) Natural regeneration in plantations of *Araucaria angustifolia*. Revista florestal da Argentina 11:71-78
- Lilienfein J, Wilcke W, Thomas R, Vilela L, Lima S do C, Zech W (2001) Effects of pinnus caribea forests on the C, N, P, and S status of brazilian savanna oxisols. Forest, Ecology and Management 147:171-182
- Mackie-Dawson LA, Atkinson D (1991) Methodology for the study of roots in field experiments and the interpretation of results. In: Plant Root Growth: an ecological perspective. Blackwell Scientific Publications ,Inc., London. p: 25-73
- Maina GG, Brown JS, Gersani M (2002) Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource marching or tragety of the commons. Plant Ecology 160:235-247

- Malavolta E, Vitti GC, Oliveira SA (1997) Avaliação do estado nutricional das plantas, princípios e aplicações. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 2ed., 319p.
- Marschner H (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London, 889p.
- Martin JP, Baines RC, Page AL (1963) Observations on the occasional temporary growth inhibition of citrus seedlings following heat or fumigation treatment of soil. *Soil Science* 25:175-185
- McKee KL (1995) Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of neotropical mangrove seedlings: response to light and nutrient availability. *American Journal of Botany* 82(3): 299-307
- Morgan DC, Smith H (1978) Simulated sunflecks have large, rapid effect on plant stem extension. *Nature* 273:534-536
- Morgan DC, Smith H (1979) A systematic relationship between phytochrome-control development and species habitat for plants grown in simulated natural radiation. *Planta* 145:253-258
- Nambiar EKS (1983) Root development and configuration in intensively managed radiate pine plantation. *Plant and Soil* 71:37-47
- Noland TL, Mohammed GH, Wagner RG (2001) Morphological characteristics associated with tolerance to competition from herbaceous vegetation for seedlings of jack pine, black spruce, and white pine. *New Forest* 21:199-215
- Pastore U, Rangel ALR, Teixeira MB (1986) Levantamento de recursos naturais. *Vegetação*, IBGE, Rio de Janeiro, 33:541-619
- Peñuelas J, Llusà J (1998) Influence of intra- and inter-specific interference on terpene emission by *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* seedlings. *Biologia Plantarum* 41:139-143
- Powelson RA, Lieffers V J (1992) Effects of light and nutrients on biomass allocation in *Calamagrostis canadensis*. *Ecography* 15:31-36
- Pregitzer KS (2002) Fine roots of trees - a new perspective. *New Phytologist* 154:267-273

- Pugnaire FI, Haase P, Puigdefábregas J, Cueto M Clark SC, Incoll LD (1996) Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76:455-464
- Reichenberger G, Pyke D (1990) Impact of early root competition on fitness components of four semiarid species. *Oecologia* 85:159-166
- Rejmánek M, Richardson DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77(6):1655-1661
- Riegel GM, Miller RF, Krueger WC (1992) Competition for resources between understory vegetation and overstory *Pinus ponderosa* in northeastern Oregon. *Ecological applications* 2:71-85
- Silverbush M, Barber SA (1983) Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic-mathematical model. *Plant and Soil* 74:93-100
- Simões JW (1973) Efeitos da omissão de nutrientes na alimentação mineral do pinheiro do paraná *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze cultivada em vaso. In: Congresso Florestal Brasileiro, 2, Curitiba, FIEP. Anais p.112-121.
- Taylor HM, Upchurch DR, McMichael BL (1990) Applications and limitations of rhizotrons for root studies. *Plant and Soil* 129:29-35
- Tessier JT, McNaughton SJ, Raynal DJ (2001) Influence of nutrient availability and tree wildling density on nutrient uptake by *Oxalis acetosella* and *Acer sacchaum*. *Environmental and Experimental Botany* 45:11-20
- Tilman D (1987) On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology* 1:304-315
- Tilman D (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University press, Princeton, New Jersey
- Timlan D (1989) Competition, nutrient reduction and the competitive neighbourhood of a bunchgrass. *Functional Ecology* 3:215-219
- Tomé JR. (1997) *Manual para interpretação de análise de solo*. Agropecuária, Guaíba, 247p.
- Trewavas A (2003) Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany* 92:1-20

- Wilson JB (1988) Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* 25:279-296
- Wilson JB (1988) The effect of initial advantage on the course of plant competition. *Oikos* 51:19-24.
- Wilson SD, Tilman D (1993) Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74:599-611
- Witkowski ETF (1989) Effects of nutrients on the distribution of dry mass, nitrogen and phosphorus in seedlings of *Protea repens* (L.) L. (Proteaceae). *New Phytologist* 112:481-487
- Zandavalli RB, Dillenburg LR, Souza PVde (2004) Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with the mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. *Applied Soil Ecology* 25:245-255

Discussão geral

Existem numerosas razões para esperar que as interações competitivas sejam complexas (Tilman 1990). Limitações em um recurso impostas por indivíduos de uma espécie provavelmente interagem com limitações em outro recurso impostas por outra espécie. Além do mais, diferentes espécies exibem diferentes graus de sensibilidade a limitações por recursos, e essas características podem interagir influenciando a maneira pela qual duas espécies competem (Shainsky & Radosevich, 1992). Por isso existem tantas diferenças de respostas e tantas divergências de idéias quando se trata de competição entre plantas. Por exemplo, D. Tilman e J. P. Grime concordam que o nível de nutrientes, a disponibilidade de luz, distúrbios e competição são fatores importantes que influenciam a estrutura de comunidades vegetais, mas discordam a respeito da maneira pela qual os fatores interagem na estruturação destas comunidades (Tilman, 1987). É proposto que em ambientes produtivos a competição seria mais importante do que em ambientes pouco produtivos (Grime, 1973a, b, 1979; Keddy, 1989; Cambell & Grime, 1992) ou, alternativamente, que a competição seria igualmente importante nestes dois ambientes extremos, sendo que em ambientes produtivos a competição se daria acima da superfície do solo e em ambientes pouco produtivos a competição se daria por recursos do solo (Newman, 1973; Tilman, 1989). Nossos resultados (cap. 1 e 2) somam-se a outros que demonstram que em ambientes mais produtivos existe um aumento na competição. A maior intensidade da competição em ambiente mais produtivo foi verificada tanto em experimento a campo quanto em condições controladas, sendo a maior produtividade determinada principalmente pelo maior disponibilidade de luz.

Com exceção do experimento na mata nativa, em todos os outros, a interação com outras plantas impôs efeitos negativos sobre as plantas de *A. angustifolia*, tendo a competição inter-específica efeito mais acentuado do que a competição intra-específica (Berendse, 1983). Não fica

descartada a possibilidade de interferência química, ou alelopatia, agindo no crescimento das plantas, principalmente nas plantas de *A.angustifolia* que cresceram junto com *P. elliottii* (Peñuelas & Llusà, 1998). Estes efeitos negativos foram notados, principalmente, no menor comprimento total da parte aérea e na menor biomassa das plantas sob competição. A massa foliar por área foi outro parâmetro que apresentou um padrão de variação consistente quando comparados os diferentes experimentos e tratamentos impostos: foi sempre maior nas situações de maior disponibilidade de luz (sem competição no campo, monocultura na luz e experimentos em rizotrons).

As plantas alocam biomassa preferencialmente para o órgão onde houver a maior limitação de recursos (Chapin *et al.*, 1987, Tilman,1988). Quando sob competição, espera-se o mesmo comportamento: as plantas aumentarão o investimento de massa em parte aérea se estiverem competindo mais intensamente por luz ou em raízes se estiverem competindo mais intensamente por recursos do solo. Quando comparamos as razões raiz:parte aérea entre as plantas de todos os experimentos (0,33 - competição, 0,46 - comp. radicular, 0,24 - sem comp. no experimento do sítio Campo; 0,15 - competição, 0,18 - sem comp. no experimento do sítio Mata; 0,34 - competição, 0,23 - sem comp. no experimento do Sítio Pinus; 0,57 - monocultura luz, 0,43 - mistura luz, 0,37 - monocultura sombra, 0,38 - mistura sombra no experimento de balde; 0,82 - sem comp., 0,67 - comp. intra-específica, 0,56 - comp. inter-específica no experimento de rizotron), nota-se que as plantas dos experimentos de casa de vegetação investiram mais em raiz do que as plantas dos experimentos de campo. O substrato utilizado para os experimentos de casa de vegetação foi terra proveniente dos mesmos locais onde foram realizados os experimentos de campo, acrescida de areia. Analisando os nutrientes do solo de todos estes experimentos, percebe-se que os experimentos de casa de vegetação possuem um substrato mais pobre em nutrientes do que o solo dos experimentos de campo; por isso, as plantas dos experimentos de campo investiram menos em raiz. Além disso, os experimentos de

casa de vegetação estavam expostos a altas irradiâncias (exceto por plantas sob sombrite ou em forte interação com *P. elliotii* nos baldes); portanto, as plantas investiram menos em parte aérea. As plantas que estavam na sombra do experimento de balde apresentaram razão raiz:parte aérea semelhante a das plantas sob competição no sítio Pinus e Campo, as quais também estavam expostas à baixas irradiâncias. O único tratamento dos experimentos de campo que apresentou razão raiz:parte aérea semelhante às plantas de experimentos de casa de vegetação foram as plantas do tratamento de competição radicular no sítio Campo, pois estas estavam em situação (competição por nutrientes do solo e sob altas irradiâncias) semelhante à das plantas de casa de vegetação sob altas irradiâncias. De uma forma geral, observou-se ampla variação nesta razão, demonstrando acentuada flexibilidade da espécie com respeito à alocação de massa entre suas diferentes partes.

Um nutriente que chamou a atenção nos experimentos foi o Mn: foi encontrado em teores extremamente altos nas plantas que cresceram em casa de vegetação, em contraste com as plantas que cresceram a campo. Uma possível explicação para tal diferença é a maior micorrização no ambiente natural do que nos recipientes de cultivo. Nas plantas micorrizadas, os fungos absorvem menos ou armazenam os minerais que estão em excesso (Smith & Read, 1997). Além disto, na rizosfera das plantas micorrizadas, há um menor potencial de redução do Mn^{+4} , devido aos microorganismos presentes; portanto, as plantas micorrizadas absorverão menos Mn (Kothari *et al.* 1991). Consistente com estas constatações, houve menor absorção de Mn por plântulas de *A. angustifolia* colonizadas por *Glomus clarum* em experimento conduzido em vasos, onde o substrato, provavelmente em função da autoclavagem, disponibilizou muito Mn (Zandavalli *et al.*, 2004). No presente trabalho, o substrato não foi autoclavado, mas as plantas apresentaram altos teores de Mn em seus tecidos. Quando observados os teores de Mn no solo dos sítios dos experimentos de campo, verifica-se o altíssimo teor de elemento no solo. Os teores de Mn no campo foram mais altos do que os encontrados no substrato contido nos baldes e nos

rizotrons, e mesmo assim as plantas de campo absorveram menos do que as plantas de casa de vegetação.

Diferentemente do *P.elliottii*, a *A. angustifolia* demonstrou ter um comportamento conservador, típico de espécies de crescimento lento. O *P.elliottii* teve efeitos negativos sobre a *A. angustifolia*, efeito também observado no experimento do sítio Pinus. Porém, neste sítio, a *A. angustifolia* encontrou condições boas para seu estabelecimento inicial e crescimento. Um consórcio entre as duas espécies pode ser uma alternativa para aumentar a diversidade de plantações, com a finalidade de extração de madeira, e também para o produtor, que pode utilizar a madeira da *A. angustifolia* a longo prazo. A ordem de plantio de ambas, no entanto, pode ser crítico para o sucesso deste consórcio: o plantio de *Pinus elliottii* em submata de *A. angustifolia*, esbarraria no problema da baixa tolerância daquela ao sombreamento. O plantio concomitante de ambas ou o plantio de *A. angustifolia* em submata de *P. elliotti* poderiam ser duas opções viáveis, pois, em ambos os casos, a espécie sombreada seria a *A. angustifolia*, que mostra tolerar tal condição. No entanto, a abertura de clareiras através da derrubada seletiva de árvores de *P. elliottii* se faria necessária para garantir o crescimento da conífera nativa. Além de estudos que avaliem a melhor densidade e época de plantio para otimização do crescimento destas duas espécies, tanto isoladamente como em consorciação, experimentos a campo deveriam ser conduzidos para testar se o aumento da disponibilidade de luz por abertura de clareiras aumenta a competição por recursos do solo em áreas de floresta e se plantas de *A. angustifolia* que compõem o suposto banco de plântulas respondem de forma positiva a estas aberturas de luz.

Referências bibliográficas

- Aubreville A (1949) A floresta de pinho do Brasil. Anuário Brasileiro de Economia Florestal 2(2):21-36
- Auler NMF (2000) Caracterização da estrutura genética de populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bert) O. KTZE no estado de Santa Catarina. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 92p.
- Backes A (1988). Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. no Brasil. Pesquisas (Botânica) 39: 5-39
- Berendse F (1983) Interspecific competition and niche differentiation between *Plantago lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* in a natural hayfield. Journal of Ecology 71:379-390
- Campbell BD, Grime JP (1992) An experimental test of plant strategy theory. Ecology 73:15-29
- Chapin FS III, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987) Plant responses to multiple environmental factors. Bioscience 37:49-57
- Grime JP (1973a) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature 242:344-347
- Grime JP (1973b) Competition and diversity in herbaceous vegetation - a reply. Nature 244:310-311
- Grime JP (1979) Plant strategies & vegetation processes. John Wley & Sons, 222p.
- IUCN (2004) IUCN Red List of Threatened Species. <www.redlist.org>. Downloaded on 04 September 2005
- Keddy PA, Shipley B (1989) Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. Oikos 54:234-241
- Klein RM (1960). O aspecto dinâmico do pinheiro - brasileiro. Sellowia 12:17-44
- Kothari SK, Marshner H, Römheld V (1991) Contribution of the VA mycorrhizal hyphae in acquisition of phosphorus and zinc by maize grown in a calcareous soil. Plant and Soil 131:177-185
- Newman EL (1973) Competition and diversity in herbaceous vegetation. Nature 244:310-311

- Oliveira B (1948) As Regiões de ocorrência normal da *Araucaria*. Anuário Brasileiro de Economia Florestal, 1:185-199
- Pastore U, Rangel ALR, Teixeira MB (1986) Levantamento de recursos naturais. Vegetação, IBGE, Rio de Janeiro, 33:541-619
- Shainsky LJ, Radosevich SR (1992) Mechanisms of competition between douglas-fir and red alder seedlings. Ecology 73:30-45
- Smith SE, Read DJ (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London, 605p.
- Tilman D (1987) On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. Functional Ecology 1:304-315
- Tilman D (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.
- Tilman D (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. Oikos 58:3-15
- Tilman D (1989) Competition, nutrient reduction and the competitive neighbourhood of a bunchgrass. Functional Ecology 3:215-219
- Zandavalli RB, Dillenburg LR, Souza PVde (2004) Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with the mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. Applied Soil Ecology 25:245-255