COMPORTAMENTO DE POPULAÇÕES DE DUAS ESPÉCIES
DO GÊNERO *Stylosanthes*, SOB REGIME DE COMPETIÇÃO
INTERESPECÍFICA: *S. guianensis* (Aubl.) Sw. E *S. scabra* Vog.

CLÁUDIO TAKAO KARIA

Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. Paulo Soderó Martins

Dissertação apresentada à Escola
Superior de Agricultura "Luiz de
Queiroz", da Universidade de São Paulo,
para obtenção do título de Mestre em
Agronomia, Área de Concentração:
Genética e Melhoramento de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil

Agosto - 1995

CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS "LUIZ DE QUEIROZ"/USP

Karia, Cláudio Takao

Comportamento de populações de duas espécies do gênero *Stylosanthes*, sob regime de competição interespecífica: *S. guianensis* (Aubl.) Sw. e *S. scabra* Vog. Piracicaba, 1995.

106p. ilus.

Diss.(Mestre) - ESALQ

Bibliografia.

1. Estilosante - Comportamento 2. Estilosante - Espécie - Competição
3. Estilosante - Melhoramento I. Escola Superior de Agricultura Luiz de
Queiroz, Piracicaba

CDD 633.29

COMPORTAMENTO DE POPULAÇÕES DE DUAS ESPÉCIES
DO GÊNERO *Stylosanthes*, SOB REGIME DE COMPETIÇÃO
INTERESPECÍFICA: *S. guianensis* (Aubl.) Sw. E *S. scabra* Vog.

CLÁUDIO TAKAO KARIA

Aprovada em: 04/10/95

Comissão julgadora:

Prof. Dr. Paulo Sodero Martins

Prof. Dr. George John Sheperd

Dr. Ronaldo Pereira de Andrade

ESALQ/USP

UNICAMP

EMBRAPA/CPAC

Prof. Dr. PAULO SODERO MARTINS
Orientador

Aos meus pais

Issamo e Fumiko

MEU RECONHECIMENTO

A minha esposa Soraia

MEU OFERECIMENTO

Aos meus filhos

Bruno e Juliana

MINHA DEDICAÇÃO

AGRADECIMENTOS

Ao professor Dr. Paulo Sodero Martins, pela efetiva orientação, amizade, estímulo e ensinamentos dispensados durante o transcorrer do curso e na realização deste trabalho.

À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, pela oportunidade do aperfeiçoamento; e a toda chefia, anterior e atual, do Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados (EMBRAPA/CPAC), pelo estímulo, apoio e compreensão.

À Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz" da Universidade de São Paulo, através do Departamento de Genética.

Ao Instituto de Zootecnia (IZ), pela gentileza de fornecer as sementes das populações de *S. guianensis*.

Ao funcionário Ronaldo José Rabello, pela grande colaboração prestada na condução do ensaio e pela sua sincera amizade.

Ao Dr. Ronaldo Pereira de Andrade, pesquisador da EMBRAPA/CPAC, pelas críticas e sugestões para a elaboração desta dissertação.

Aos Drs. Luís Hernán Rodrigues Castro e Antonio Carlos Gomes, estatísticos da EMBRAPA/CPAC, pela imprescindível colaboração nas análises estatísticas.

Às bibliotecárias da EMBRAPA/CPAC, em especial às colegas Maria Tereza M. T. Walter e Maria Alice Bianchi, pela presteza no atendimento e pelo esforço dispensado na obtenção do material bibliográfico consultado.

À professora Soraia Cristina Real Karia, pela revisão gramatical do presente trabalho.

Aos colegas do curso de Pós-Graduação do Departamento de Genética, pelo companherismo, em especial aos amigos Austeclínio Lopes de Farias Neto, Daniel Scherer de Moura e Francisco Pinheiro Lima Neto, que também colaboraram nas atividades de campo.

Aos funcionários do Departamento de Genética que colaboraram para a realização deste trabalho.

3.2. Análise de variância	49
3.2.1. Análise das populações	49
3.2.1.1. Em monocultura	49
3.2.1.2. Em associação	51
3.2.2. Análise das proporções e das combinações	54
4. RESULTADOS	57
4.1. Análise convencional	57
4.1.1. Complementariedade de recursos	57
4.1.2. Habilidade competitiva	62
4.2. Análise de variância	64
4.2.1. Análise das populações	64
4.2.1.1. Em monocultura	64
4.2.1.2. Em associação	68
4.2.2. Análise das proporções e das combinações	70
5. DISCUSSÃO	75
6. CONCLUSÕES	87
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	90

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Modelos de resposta esperados para as produções relativas de duas espécies, em um experimento de competição, utilizando-se o método de substituição 34
- Figura 2 - Distribuição espacial das plantas nos vasos. A) Tratamentos em monocultura, *S. guianensis* à esquerda e *S. scabra* à direita. B) Tratamento em consórcio, com 4 plantas de *S. guianensis* e 12 plantas de *S. scabra* (4:12). Nos demais tratamentos, a distribuição foi a mesma, porém, alterando a proporção de cada uma das espécies 44
- Figura 3 - Produção relativa de matéria seca nas combinações entre populações de *S. scabra* (SS) e *S. guianensis* (SG). Os asteriscos indicam os valores que diferiram estatisticamente das retas teóricas esperadas, através do teste de Student (teste "t"), no nível de 5% de probabilidade 58
- Figura 4 - Altura relativa nas diversas combinações entre as populações de *S. scabra* (SS) e *S. guianensis* (SG), avaliada no final do ensaio. Os asteriscos indicam os valores que diferiram estatisticamente das retas teóricas esperadas, através do teste de Student (teste "t"), no nível de 5% de probabilidade 60

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xi
RESUMO	xv
SUMMARY	xviii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	5
2.1. O gênero <i>Stylosanthes</i>	5
2.1.1. A espécie <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	9
2.1.2. A espécie <i>Stylosanthes scabra</i> Vog.	15
2.2. Competição	17
2.2.1. Modelos experimentais para o estudo de populações em mistura	27
2.2.1.1. Método da substituição	31
2.2.2. Índices utilizados em estudos de competição	35
3. MATERIAL E MÉTODOS	39
3.1. Análise convencional	46
3.1.1. Determinação da complementariedade de recursos	46
3.1.2. Determinação da habilidade competitiva	48

Figura 5 - Número relativo de ramos de populações *S. guianensis* (SG), nas combinações com populações de *S. scabra* (SS), no final do ensaio. Os asteriscos indicam os valores que diferiram estatisticamente da reta teórica esperada, através do teste de Student (teste "t"), no nível de 5% de probabilidade 61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Diferenças entre as nomenclaturas propostas por MANNETJE (1977), para variedades botânicas de <i>S. guianensis</i> (Aubl.) Sw., e por FERREIRA & COSTA (1979)	11
Tabela 2- Origem e identificação das populações de <i>S. guianensis</i> e <i>S. scabra</i> utilizadas no presente trabalho	40
Tabela 3 - Identificação das populações de <i>S. guianensis</i> (SG) e <i>S. scabra</i> (SS), utilizadas em cada combinação	41
Tabela 4 - Análise química do solo utilizado nos vasos, em todos os tratamentos e combinações	42
Tabela 5 - Quadro da análise de variâncias e as esperanças do quadrado médio, para a avaliação das populações de cada espécie, em monocultura	50
Tabela 6 - Quadro de análise de variâncias e esperanças do quadrado médio, para a avaliação das populações em consórcio, no tratamento com igual proporção de plantas das duas espécies, sendo os efeitos fixos, exceto para erro experimental	52

Tabela 7 - Quadro da análise de variâncias para a comparação entre as populações de <i>S. guianensis</i> (SG) e de <i>S. scabra</i> (SS), em consórcio, no tratamento com igual proporção de plantas das duas espécies	53
Tabela 8 - Quadro de análise de variâncias e esperanças do quadrado médio, para a avaliação entre as combinações e entre as proporções, sendo os efeitos fixos, exceto para erro experimental	56
Tabela 9 - Valores médios obtidos para o logarítmo do coeficiente de abundância relativa ("RCC") de <i>S. scabra</i> (SS) sobre <i>S. guianensis</i> (SG), no tratamento em consórcio, com igual proporção de plantas das duas espécies, em todas as combinações; e os respectivos desvios, e níveis de significância do teste de Student ($\text{Prob} > T $), sendo $H_0: \mu=0$)	63
Tabela 10 - Análise de variância comparando as populações de <i>S. guianensis</i> , em monocultura, para todas as variáveis consideradas (MS=matéria seca em gramas; ALT=altura de plantas em centímetros; NDF=número de dias para o início do florescimento, NPF=número de plantas que floresceram, NR=número de ramificações; CR=comprimento de ramificações em centímetros; NP=número de plantas)	65

Tabela 11 - Análise de variância comparando as populações de <i>S. scabra</i> , em monocultura, para todas as variáveis consideradas (MS=matéria seca em gramas; ALT=altura de plantas em centímetros; NDF=número de dias para o início do florescimento, NPF=número de plantas que floresceram, NP=número de plantas em diferentes fases do desenvolvimento)	66
Tabela 12 - Comparação entre as médias de altura de plantas (cm) das populações de <i>S. guianensis</i> e <i>S. scabra</i> , em monocultura	67
Tabela 13 - Análise de variância comparando as populações de <i>S. guianensis</i> (SG) e <i>S. scabra</i> (SS), em consórcio, no tratamento com igual proporção entre as espécies (MS=matéria seca em gramas; ALT=altura de plantas em centímetros; NDF=número de dias para o início do florescimento, NPF=número de plantas que floresceram)	69
Tabela 14 - Análise de variância para os contrastes ortogonais entre as populações de <i>S. guianensis</i> , para a variável altura de plantas nas fases de crescimento vegetativo e florescimento (ALT2 e ALT3, respectivamente), no tratamento com igual proporção entre as espécies	70

- Tabela 15 - Análise da variância conjunta para combinação entre populações e para proporções entre as espécies (MS=matéria seca em gramas; ALT=altura de plantas em centímetros; NDF=número de dias para o início do florescimento, NPF=número de plantas que floresceram, NP=número de plantas) 72
- Tabela 16 - Comparação entre as médias das combinações entre as populações de *S. guianensis* (SG) e *S. scabra* (SS), para as variáveis MS (matéria seca em gramas), ALT (altura de plantas em centímetros), NDF (número de dias para o início do florescimento) e NPF (número de plantas que floresceram) 73
- Tabela 17 - Comparação entre as médias das proporções de plantas entre as espécies *S. guianensis* e *S. scabra*, para as variáveis MS (matéria seca em gramas), ALT (altura de plantas em centímetros), NDF (número de dias para o início do florescimento) e NPF (número de plantas que floresceram) 74

COMPORTAMENTO DE POPULAÇÕES DE DUAS ESPÉCIES DO
GÊNERO *Stylosanthes*, SOB REGIME DE COMPETIÇÃO
INTERESPECÍFICA: *S. guianensis* (Aubl.) Sw. E *S. scabra* Vog.

Autor: CLÁUDIO TAKAO KARIA

Orientador: PROF. DR. PAULO SODERO MARTINS

RESUMO

Com o objetivo de estudar a competição entre as espécies *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. e *Stylosanthes scabra* Vog., para explicar a tendência de exclusão entre elas em condições naturais, foram coletadas três populações de cada espécie, onde combinadas duas a duas, foram montados nove experimentos, utilizando-se o método da substituição. Os tratamentos constituíram-se de cinco proporções entre as espécies (16:0, 12:4, 8:8, 4:12 e 0:16). O delineamento experimental para cada combinação foi de blocos ao acaso com quatro repetições.

As populações de *S. scabra* foram coletadas nos municípios de Charqueada e São Pedro, e as populações de *S. guianensis* no município de Americana. O ensaio foi instalado em casa de vegetação no Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba-SP (22° 42' 30" S e 47° 38' 00" W). Foram avaliados: número de plantas e altura de plantas em quatro fases (estabelecimento, crescimento vegetativo, florescimento e no final do

ensaio), matéria seca, número de plantas que floresceram, número de dias para o florescimento, número de ramificações primárias e comprimento da primeira ramificação. Todas as avaliações foram feitas no nível de plantas individuais, sendo que as duas últimas apenas para *S. guianensis*.

Dois tipos de análises foram utilizados, o primeiro denominado convencional, através da comparação gráfica entre os resultados das performances relativas obtidas com as performances esperadas (complementação total de recursos e igual habilidade competitiva), bem como determinando-se a complementariedade de recursos e a habilidade competitiva. O outro tipo, foi uma análise de variância, onde se comparou as populações em monocultura, os tratamentos e as combinações entre as populações.

Os resultados permitiram concluir que:

- 1) A variabilidade interpopulacional para ambas espécies, em monocultura, foi observada somente para altura de plantas. No caso de *S. guianensis*, essa variabilidade ocorreu nas fases de estabelecimento e crescimento vegetativo, e para *S. scabra*, foi observada nas fases de crescimento vegetativo, florescimento e no final do ensaio.
- 2) Apesar da pouca variabilidade entre as populações, houve diferença significativa entre as combinações, para todas as variáveis, exceto para número de plantas, demonstrando que a performance das populações em monocultura pode não ser um bom parâmetro para previsão do comportamento das mesmas quando em associação.
- 3) Houve diferença significativa entre as proporções das duas espécies, para todos os caracteres avaliados, exceto para número de plantas. A

produção de matéria seca, número de dias para o florescimento, altura de plantas nas fases de estabelecimento, florescimento e no final do ensaio, foram maiores, quanto maior era o número de plantas de *S. guianensis* presentes.

- 4) *S. guianensis* se mostrou sempre mais vigoroso que *S. scabra*, apresentando maiores valores de produção relativa e maior habilidade competitiva, em todas as combinações entre as populações.
- 5) As espécies demandam pelos mesmos recursos ambientais, e provavelmente, não podem coexistir indeterminadamente num mesmo habitat, sem que haja um "refúgio" para o pior competidor, no caso, *S. scabra*.
- 6) Os resultados corroboram as conclusões de outros trabalhos, indicando que *S. guianensis* se comporta como um estrategista K e *S. scabra* como um estrategista r.

PERFORMANCE OF POPULATIONS OF TWO *Stylosanthes* SPECIES
UNDER INTERSPECIFIC COMPETITION REGIME: *Stylosanthes*
guianensis (Aubl.) Sw AND *Stylosanthes scabra* VOG.

Author: CLÁUDIO TAKAO KARIA

Adviser: PROF. DR. PAULO SODERO MARTINS

SUMMARY

The interspecific competition among three native populations of *S. guianensis*, collected at Americana-SP, and three of *Stylosanthes scabra*, collected at Charqueada-SP and São Pedro-SP was studied in replacement series experiments to provide insights about the excludent behavior of populations of these two species in natural conditions. The study was conducted in a greenhouse in the Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ/USP) at Piracicaba-SP (22° 42' 30" S and 47° 38' 00" W). The nine replacement series experiments resulting from the possible combinations between the populations had proportions of 16:0, 12:4, 8:8, 4:12 and 0:16 plants per plot, arranged in a completely randomized block design with four replications.

For both species, measurements on each plant were: plant number, height at the establishment, vegetative, and flowering phases, and at the end of the trials, dry matter yield, number of flowering plants, and number

of days until flowering. The number of primary branches and the length of the first branch were measured on the *S. guianensis* plants.

Conventional replacement series analysis was performed and the relative performance obtained was graphically compared with the expected performance considering equal use of resources and similar competitive ability. Resource complementarity and competitive ability were also studied. Anova was used to compare the populations in monoculture, the population combinations, and the proportions between the two species.

It was concluded that:

- 1) Inter populational variability in the pure stands of both species was observed only for plant height. For *S. guianensis* this variability occurred at the establishment and vegetative phases and for *S. scabra* it was observed at the vegetative and flowering phases and at the end of the trial.
- 2) In spite of the low interpopulational variability among populations, there were differences among combinations for all except for number of plants, indicating that the individual performance in pure stands is not a reliable parameter to predict the behavior in the mixed stands.
- 3) There were differences among the proportions for all characters evaluated, except for plant numbers. Number of days until flowering, dry matter yield, height at the establishment, flowering phase and the end of trial, increased with the participation of *S. guianensis* plants in the proportions.

- 4) *S. guianensis* was always more vigorous than *S. scabra*, showing higher values of relative yields and greater competitive ability, in all combinations among populations.
- 5) The species demand for the same environmental resources, and probably, could not share the same habitat indefinitely, without a existence of a “refuge” for the weaker competitor, *S. scabra*.
- 6) The results are in accordance with the conclusions of previous experiments, showing that *S. guianensis* behave as a K-strategist and *S. scabra* as a r-strategist.

1. INTRODUÇÃO

Plantas e animais colonizadores são excelentes materiais para ensaios que se referem à biologia de populações. Essa divisão da biologia estuda os mecanismos de adaptação e evolução de populações, analisando características genéticas, ecológicas, ecogeográficas e demográficas, no tempo e espaço, de sistemas de multiespécies (MARTINS, 1985).

Plantas do gênero *Stylosanthes* são encontradas em condições naturais por quase todas as regiões brasileiras, principalmente em áreas perturbadas.

Muitas espécies desse gênero são consideradas colonizadoras, tendo como habitats, regiões de baixa precipitação, com solos de baixa fertilidade natural, pobres em cálcio e fósforo e com elevado teor de alumínio (PALADINES, 1974).

Por essas características o gênero é também considerado como sendo um dos mais importantes, dentro da família *Leguminosae*, para a formação de pastos em regiões tropicais, principalmente as espécies *S. capitata*, *S. fruticosa*, *S. guianensis*, *S. hamata*, *S. humilis*, *S. leiocarpa*, *S. macrocephala*, *S. scabra*, *S. sympodialis* e *S. viscosa* (EDYE et al., 1984).

A competição entre organismos ocorre quando dois ou mais indivíduos buscam um mesmo recurso, e esse recurso é limitado. Sob competição, os organismos ou os componentes de um sistema de multiespécies reduzem suas performances, uns aos outros, sendo que os menos aptos podem ser eliminados. Desta forma, a competição é um dos fatores que regulam o crescimento de uma população, bem como os componentes de uma mistura de espécies.

Segundo PIELOU (1962), a competição entre plantas pode ser percebida quando a distância entre uma planta e seu vizinho mais próximo se correlaciona positivamente com a soma de suas alturas ou a soma de suas massas. Essa mesma autora afirma que existe um limite mínimo de distância entre a planta e seu vizinho mais próximo, ou seja, uma planta "bem sucedida" pode ter em sua volta um "território" em que um novo colonizador não pode se estabelecer.

PATERNIANI (1984), estudando a distribuição espacial e o tipo de associação entre três espécies do gênero (*S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa*) que ocorrem como plantas colonizadoras em pastagens e em áreas com diferentes graus de alteração, em dez diferentes locais, nos municípios

de Piracicaba, São Pedro, Americana e Charqueada, todos no Estado de São Paulo, concluiu que:

- a) as populações naturais das três espécies apresentaram distribuição espacial do tipo colonial, e que esse modelo de distribuição deve ser resultado da interação de uma série de fatores ecológicos, bem como mecanismos biológicos, inerentes à própria espécie (dispersão das sementes, sistema reprodutivo, etc.);
- b) apesar das três espécies estarem ocorrendo, praticamente, em todas as áreas estudadas, raramente há associação entre elas, ou seja, há uma tendência das espécies se excluírem umas às outras.

"Esse comportamento das espécies parece resultar do próprio modelo de distribuição espacial das mesmas. Deve ser, também, um mecanismo adaptativo, relacionado às condições de competição interespecífica."

Nas regiões estudadas por PATERNIANI (1984), as populações de *S. guianensis* têm sido substituídas por populações de *S. scabra*, em ambientes com alto grau de perturbação, principalmente em margens de rodovias, pastagens mal manejadas (superutilizadas) e terrenos baldios. Esse fenômeno pode estar relacionado com diversos fatores ecológicos, entre eles, a competição interespecífica.

O presente trabalho se propôs a estudar o comportamento de duas espécies colonizadoras de *Stylosanthes*, *S. guianensis* (Aubl.) Swartz e *S. scabra* Vog., submetidas às condições de competição interespecífica, com o objetivo de:

- a) comparar populações de uma espécie quanto à capacidade de competir com populações da outra espécie;

- b) analisar o comportamento da associação, em diversas proporções entre as espécies;
- c) comparar o comportamento de cada espécie em associação com a outra;
- d) determinar qual a espécie com maior habilidade competitiva.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. O gênero *Stylosanthes*

O gênero *Stylosanthes* pertence à subtribo *Stylosanthinae*, tribo *Aeschynomeneae*, subfamília *Papilionoideae*, família *Leguminosae* (Polhill & Raven, 1981¹, citado por MANNETJE, 1984).

O gênero foi estabelecido em 1798 por O. Swartz, com duas espécies: *S. procumbens* (= *S. hamata* (L.) Taub.) e *S. viscosa* Sw.

Em 1938, Vogel reconhecia 15 espécies divididas em duas seções: *STYPOSANTHES* e *EUSTYLOSANTHES*. A primeira seção agrupa as espécies em que cada flor ou as flores inferiores são sustentadas por um eixo

¹POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H. *Advances in legume systematics - Part 1*. Kew, Royal Botanic Gardens, 1981.

plumoso rudimentar, e a segunda seção, as espécies em que esse eixo é ausente (FERREIRA & COSTA, 1979 e MANNETJE, 1984).

Após as revisões feitas por Taubert em 1890, Hassler em 1919, Harms em 1923, Standley e Williams em 1950, Mohlenbrock em 1958 e 1963, Costa e Ferreira em 1977, e mais recentemente por Ferreira e Costa em 1979, são reconhecidas quarenta e quatro espécies, divididas em duas seções, *STYLOSANTHES* (= *STYPOSANTHES* Vog.) e *ASTYPOSANTHES* (= *EUSTYPOSANTHES* Vog.), sendo que vinte e cinco espécies ocorrem no Brasil, que é considerado o principal centro de diversificação do gênero (COSTA & FERREIRA, 1984; EDYE & CAMERON, 1984; FERREIRA & COSTA, 1979 e MANNETJE, 1984).

A nomenclatura das seções é bastante confusa, entretanto para esse trabalho adotamos a nomenclatura usada em FERREIRA & COSTA (1979).

A distinção das espécies dentro do gênero tem sido baseada em várias características: estames monoadelfos; fruto do tipo lomento, aéreos e pequenos, com um ou dois artículos ovalados; folhas compostas por dois ou três folíolos, sendo o central maior que os laterais; estilo glabro; semente pequena com tegumento coriáceo (BATISTIN, 1981 e SOARES, 1980). O porte das plantas varia de herbáceo a subarbustivo, podendo ser ereto, semiprostrado ou prostrado. No mesmo gênero há espécies anuais, como *S. humilis*, e perenes, como *S. guianensis* e *S. scabra*.

Atualmente, outras técnicas, como análises citológicas (VIEIRA et al., 1993), eletroforese de proteínas (PATERNIANI, 1988) e polimorfismo de DNA (KARZAN et al., 1993a e KARZAN et al.,

1993b), estão sendo utilizadas como ferramentas para auxiliar na taxonomia do gênero.

Apresentando diversidade quanto à forma, tamanho e quantidade de flores, a inflorescência é do tipo espiga. As flores são protegidas por brácteas e bracteolas, e suas cores, em geral, variam desde amarelas até alaranjadas. Algumas espécies apresentam estrias purpúreas nas flores. Outras, como *S. acuminata* e algumas variedades de *S. guianensis* podem possuir flores brancas. Como característica típica da subfamília, a corola das flores apresenta pré-floração vexilar, sendo composta de um estandarte, duas asas e uma quilha. O androceu é formado por 10 estames monoadelfos e o gineceu possui ovário súpero, monocarpelar, com um ou dois óvulos, estilo alongado e glabro, dotado de estigma terminal. O fruto é uma vagem do tipo lomento com um ou dois artículos férteis e com um apêndice terminal persistente no ápice, que varia de tamanho conforme a espécie. É bem visível em *S. humilis*, *S. leiocarpa*, *S. bracteata* e *S. linearifolia* e pouco visível em *S. guianensis*. (FERREIRA & COSTA, 1979).

Em relação às outras leguminosas tropicais, a fisiologia do florescimento de *Stylosanthes* é bastante conhecida. As espécies variam quanto ao período juvenil, e também quanto à resposta ao fotoperíodo. Dias curtos, dias longos, dias longos curtos e insensíveis, são os tipos de respostas apresentados pelas espécies dentro do gênero (ISON & HUMPHREYS, 1984).

As sementes, que se apresentam dormentes, possuem ampla variabilidade para esse caráter, entre e dentro das espécies de *Stylosanthes* e é controlado por fatores genéticos e ambientais (REIS & MARTINS, 1986).

Dentro do gênero existem duas formas de dormência (McKEON & MOTT, 1984):

- a) dormência endógena ou embrionária, onde a embebição das sementes para a germinação ocorre quando a temperatura ótima se estabiliza;
- b) dormência exógena ou dureza da semente, onde a semente é revestida por uma camada impermeável que impede a embebição das sementes .

Há também variações quanto ao número de cromossomos (STACE & CAMERON, 1984). Existem espécies diplóides ($2n=20$), como *S. guianensis*, *S. humilis*, *S. viscosa* e outras. Espécies alotetraplóides ($4n=40$), como *S. scabra* e *S. fruticosa*; e também uma espécie alohexaplóide ($6n=60$), *S. erecta*.

Quanto à biologia da reprodução todas as espécies são predominantemente de autopolinização, entretanto é comum uma taxa de polinização cruzada, que é um componente importante para a manutenção das populações na natureza (STACE, 1984).

MILES (1983), utilizando um marcador morfológico, detectou uma taxa de cruzamento natural de até 20% em um experimento com *S. capitata* realizado na Colômbia.

Em geral, o gênero é distribuído nas regiões tropicais e subtropicais do continente americano, entretanto, pode ser encontrado em um intervalo de 77° de latitude, entre 36°S a 41° N. Somente *S. biflora* é restrita a regiões temperadas (WILLIAMS et al., 1984).

Devido à ampla variabilidade, condicionada por fatores genéticos, o gênero possui grande capacidade de adaptação a diferentes ambientes e apresenta grande potencial para a utilização direta pelo homem, seja

na agricultura (adubação verde, cobertura vegetal), ou na pecuária (pastagem consorciada, banco de proteínas), bem como para o emprego em programas de melhoramento.

2.1.1. A espécie *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw.

Pertencente à seção *ASTYPOSANTHES*, a espécie se caracteriza por ser um arbusto ou subarbusto, variando de ereto a prostrado, atingindo até dois metros de altura. Perene, apresenta folhas com três folíolos de elípticos a lanceolados, de ovados a abovados; agudos ou ocasionalmente obtusos no ápice; de glabros a pulverulentos a cerdosos-viscosos ou cobertos de pêlos simples, principalmente nas margens e na nervura dorsal, às vezes com estípulas com três a sete pares de nervuras. Pecíolo de 2 a 10 mm de comprimento, multinervadas. Espigas de ovóides a globosas, de poucas a muitas flores, com 5 a 20 mm de comprimento; eixo rudimentar ausente. As flores são, em geral, amarelas, com cálice de tubo medindo de 4 a 8 mm de comprimento, de glabro a pubescente. Lomento de um só artículo fértil, glabro a pubescente ou ocasionalmente com glândulas próximas do ápice, medindo de 1,5 a 2,5 mm de largura, reticulado e com estilete residual muito curto, medindo menos de 1 mm. Semente de coloração variando de preta, marrom a amarela, de tamanhos variados (FERREIRA & COSTA, 1979 e COSTA & FERREIRA, 1984).

FERREIRA & COSTA (1979), seguindo a classificação de Mohlenbrock (1958), dividem a espécie em duas subespécies: *S. guianensis* ssp. *guianensis* e *S. guianensis* spp. *dissitiflora*. Dentro da subespécie *guianensis*, entretanto, reconhecem três variedades botânicas: *vulgaris*, *canescens* e *microcephala*.

MANNETJE (1977) considera sete variedades botânicas dentro da espécie, entretanto, FERREIRA & COSTA (1979) propõem uma outra classificação. Essas diferenças de nomenclatura, dentro da espécie, estão demonstradas na Tabela I.

A separação das variedades feita por Mannetje foi baseada na distribuição geográfica e em caracteres morfológicos.

Em 1985, BRANDÃO et al. (1986) apresentaram mais uma variedade denominada *pauciflora*, desmembrada da variedade *vulgaris* descrita em FERREIRA & COSTA (1979). Esta variedade apresenta ecótipos tolerantes à antracnose, ampla distribuição geográfica (da Colômbia a São Paulo), tolerância à seca, suportando solos pobres e ácidos, e é conhecida por alguns pesquisadores pela denominação vulgar de "tardio".

S. guianensis é a espécie, dentro do gênero, que possui a distribuição mais ampla, ocorre desde o México até a Argentina (WILLIAMS et al., 1984). No Brasil se distribui pelos Estados do Pará, Maranhão, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Bahia, Rio de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Tocantins, Goiás e Distrito Federal (FERREIRA & COSTA, 1979).

Tabela 1 - Diferenças entre as nomenclaturas propostas por MANNETJE (1977), para variedades botânicas de *S. guianensis* (Aubl.) Sw., e por FERREIRA & COSTA (1979).

MANNETJE (1977)	FERREIRA & COSTA (1979)
<i>S. guianensis</i> var. <i>guianensis</i>	<i>S. guianensis</i> spp. <i>guianensis</i>
<i>S. guianensis</i> var. <i>gracilis</i> (Kunth.) Vog.	<i>S. gracilis</i> H.B.K.
<i>S. guianensis</i> var. <i>intermedia</i> (Vog.) Hassler	<i>S. campestris</i> Ferr. et Costa e <i>S. hippocampoides</i> Mohlenbrock
<i>S. guianensis</i> var. <i>robusta</i>	<i>S. grandifolia</i> Ferr. et Costa e <i>S. aurea</i> Ferr. et Costa
<i>S. guianensis</i> var. <i>dissitiflora</i> (Robins) Seat.	<i>S. guianensis</i> spp. <i>dissitiflora</i> Mohlenbrock
<i>S. guianensis</i> var. <i>longiseta</i> (Mich.) Hassler	<i>S. longiseta</i> Micheli
<i>S. guianensis</i> var. <i>marginata</i> Hassler	<i>S. acuminata</i> Ferr. et Costa

Dentro das inflorescências, as flores se desenvolvem seqüencialmente, por várias semanas. Segundo COSTA & FERREIRA (1984) o período de florescimento pode se prolongar por seis meses, dependendo da variedade.

O início do florescimento é estimulado pelo fotoperíodo (MANNETJE, 1965). BARROS (1978), verificou que em Piracicaba

(SP), várias populações de *S. guianensis* floresceram com um comprimento de dia mínimo de 11h e 53min e média de 12h e 13min.

MILES (1982), estudando linhas de *S. guianensis* tipo "tardio" (var. *pauciflora*), concluiu que as plantas requerem ciclos de dias curtos para iniciarem o florescimento.

Entretanto, vários estudos foram feitos mostrando que existe variação de resposta ao fotoperíodo. Ison² em 1982 (citado por ISON & HUMPHREYS, 1984), verificou que o cultivar Cook e a introdução CPI 34906, requerem exposição a dias longos, e em seguida dias curtos para dar início ao florescimento, isto é, são plantas de dias longos-curtos.

CAMERON & MANNETJE (1977), estudando o florescimento de populações de doze espécies de *Stylosanthes*, verificaram que o cv. Oxley (var. *intermedia*) e CPI 18750 (var. *guianensis*) comportam-se como plantas de dias longos.

Outros fatores podem influenciar na fisiologia do florescimento, como temperatura ambiental e a presença de um período juvenil para a espécie, isto é, a existência de uma fase de crescimento vegetativo onde a iniciação floral não ocorre mesmo que a planta seja exposta às condições ambientais que favoreçam a indução do florescimento (ISON & HOPKINSON, 1985 e ISON & HUMPHREYS, 1984).

Quanto à morfologia do lomento existem algumas variações entre as diferentes variedades da espécie. A variedade *canescens* apresenta lomento com um artículo fértil, glabro, reticulado, com 2,0 a 2,5 mm de

²ISON, R. L. Climatic factors controlling juvenility, flowering and seed production of selections of *Stylosanthes guianensis* var. *guianensis*. 1982. (Pós-Doutoramento - Universidade de Queensland).

comprimento por 1,5 a 2,0 mm de largura, sementes geralmente amarelas e raramente pretas. A variedade *microcephala* possui lomento com um artículo fértil, glabro, reticulado com 2,0 a 2,5 mm de comprimento por 1,3 a 1,7 mm de largura e as sementes apresentam-se sempre amarelas, menores que as outras duas variedades. A variedade *vulgaris* possui lomento, geralmente com apenas um artículo fértil, embora alguns ecótipos encontrados na Serra do Cipó (MG), apresentem dois artículos. O lomento mede de 2,5 a 3,0 mm de comprimento por 1,5 a 2,0 mm de largura, glabro, reticulado e com um tecido marrom na base, sementes amarelas, pretas ou marrons, de tamanho variável (FERREIRA & COSTA, 1979).

Esse dimorfismo observado no lomento provavelmente é um caráter adaptativo, associado à dispersão de sementes. *S. guianensis* possui o apêndice terminal muito pequeno e apenas um artículo fértil, o que condiciona uma dispersão de sementes bastante reduzida, limitando-se, quase que totalmente, à projeção da copa da planta-mãe (REIS, 1984 e SOARES, 1980).

A espécie, como todo o gênero, é considerada como sendo de autofecundação, entretanto, alguma taxa de cruzamento pode ser observada. A porcentagem de cruzamento natural pode variar dependendo da população e do número de insetos polinizadores presentes no local (MILES, 1985; STACE, 1982).

MILES & LENNÉ (1984) observaram uma ampla variação genética dentro de uma população natural de *S. guianensis* para resistência à antracnose, em progênies S_1 , para várias raças do fungo, e atribuíram esta variabilidade à possibilidade de cruzamentos.

MILES (1985), utilizando coloração de flor como marcador morfológico (amarela dominante sobre branca), em um experimento a campo, concluiu que, em plantas de *S. guianensis* var. *vulgaris*, a taxa de cruzamento natural em 12 plantas homozigotas para flor branca, foi de 13,8%.

Atualmente essa espécie é considerada uma das mais promissoras em termos de utilização na Região dos Cerrados, tanto para pecuária em pastagens consorciadas ou banco de proteínas, como também para agricultura em adubação verde (EMBRAPA-CPAC, 1994).

Na Austrália, vários cultivares foram lançados e estão sendo comercializados: cv. Schofield, cv. Cook, cv. Endeavour e cv. Graham, todos var. *guianensis* (= *S. guianensis*, Ferreira *et* Costa) conhecidos como common stylos; cv. Oxley e cv. Common pertencem à var. *intermedia* (= *S. campestris*, Ferreira *et* Costa), conhecidos como fine-stem stylos (HOPKINSON & WALKER, 1984).

No Brasil, foram lançados alguns cultivares. O primeiro foi um acesso coletado no estado de São Paulo e lançado sob o nome de cv. IRI 1022, em 1967. Dois outros materiais coletados no estado do Rio de Janeiro foram lançados como cv. Deodoro I e cv. Deodoro II, entretanto suas sementes jamais foram comercializadas.

Mais recentemente, dois cultivares de *S. guianensis* foram lançados comercialmente pela EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), são eles: o cv. Bandeirante (var. *pauciflora*, Brandão *et* al.), originado de germoplasma coletado em Planaltina (DF), lançado em 1983 pelo Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados (CPAC). O outro é o cv. Mineirão (var. *vulgaris*, Ferreira *et* Costa), germoplasma coletado em

Diamantina (MG), e lançado comercialmente em 1993, conjuntamente pelo CPAC e pelo Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte (CNPGC).

2.1.2. A espécie *Stylosanthes scabra* Vog.

De modo geral, apresenta-se como um subarbusto, ereto a subereto com até 1,5 m; caules com ramificações variadas, cobertas por pêlos curtos ou longos, algumas vezes viscosos. Os folíolos variam de elíticos a obovados, obtusos a mucronados no ápice, com pêlos curtos e densos nas duas faces, algumas vezes glabrescentes, com nervuras conspícuas. O pecíolo é canaliculado, com pêlos densos. As espigas são estreitas, mais longas que largas, multifloras. As flores amarelas com cálice glabro. O lomento é formado por dois artículos férteis, sendo o superior glabro a glabrescente e o inferior piloso (COSTA & FERREIRA, 1984).

No Brasil, dois “tipos” podem ser reconhecidos sob condições de campo, muitas vezes crescendo juntos. Um tem caules grossos e lenhosos, variável quanto ao hábito, ocorrendo em muitas partes do país, produz sementes em abundância e é bastante susceptível à antracnose. O segundo é ereto, menos vigoroso, com folíolos estreitos e alongados, produz sementes o ano todo, é mais tolerante à antracnose, e ocorre somente nos Estados do Nordeste, norte de Minas Gerais, Rio de Janeiro e Bahia, em baixas altitudes e altas temperaturas (COSTA & FERREIRA, 1984).

Quanto à distribuição geográfica, a espécie mostra-se largamente dispersa. Ocorre desde 10°N a 30°S de latitude, abrangendo a Bolívia, Colômbia, Equador, Venezuela e Brasil (WILLIAMS et al., 1984). No Brasil distribui-se pelos Estados da Bahia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, São Paulo, Rio Grande do Sul, Goiás, Rio de Janeiro, Ceará, Rio Grande do Norte, Pará, Roraima e Distrito Federal (FERREIRA & COSTA, 1979)

A floração vai desde muito precoce à tardia, e a produção de sementes é bastante elevada, cuja coloração varia de amarela a preta (FERREIRA & COSTA, 1979).

A espécie, aparentemente, é uma planta de dia curto, e não se sabe se apresenta período juvenil (ISON & HUMPHREYS, 1984).

CAMERON & MANNETJE (1977), estudaram o efeito do fotoperíodo e da temperatura no florescimento de várias espécies de *Stylosanthes*, e verificaram que para o cv. Seca de *S. scabra*, o florescimento ocorre quando as plantas são submetidas a uma temperatura de 28/20°C (dia/noite) e fotoperíodo de 10 horas.

Quanto à morfologia do lomento, a espécie apresenta duas articulações férteis, com 2,5 a 3,5 mm de comprimento. O artículo superior é glabro a pubescente e o inferior é piloso. Apresenta um apêndice terminal alongado e uncinado, com $\frac{1}{3}$ a $\frac{1}{2}$ do comprimento do artículo superior. As sementes são amarelas, e a sua produção é bastante elevada (COSTA & FERREIRA, 1984 e FERREIRA & COSTA, 1979).

O valor adaptativo do dimorfismo do lomento na dispersão das sementes é discutido por REIS (1984). Segundo o autor, o artículo

apical deve estar relacionado à dispersão a longa distância e o artículo basal com a manutenção da população no local de origem, isto é, junto à planta-mãe.

STACE (1982), detectou uma taxa de cruzamento natural de 1 a 2% em uma população australiana de *S. scabra*, utilizando marcadores isoenzimáticos.

No Brasil, não há cultivares de *S. scabra* lançados comercialmente, entretanto, segundo HOPKINSON & WALKER (1984), na Austrália existem dois cultivares, o cv. Seca e o cv. Fitzroy, conhecidos como "Shrubby stylos".

2.2. Competição

Como a maioria dos termos ecológicos, não há uma única definição para competição que seja aceita por todos os ecologistas. McNAUGHTON & WOLF (1973) definem como "a interação biológica que ocorre entre dois ou mais indivíduos quando os recursos são limitados ou quando a qualidade dos recursos é variável, e a demanda é dependente da qualidade." A competição é, portanto, um processo ativo que influencia a capacidade dos indivíduos em sobreviver e se reproduzir.

A definição dada por GRIME (1973), exclusivamente para competição entre plantas, é: "a tendência das plantas vizinhas em utilizar o

mesmo quantum de luz, íon de um nutriente mineral, molécula de água, ou volume de espaço".

Em um ambiente onde os recursos são ilimitados e não existe migração, o crescimento de uma população num determinado tempo pode ser expresso pela equação:

$$dN/dt = rN,$$

onde dN/dt é a mudança do número de indivíduos no tempo, N é o número de indivíduos inicial, e r é a capacidade intrínseca de crescimento populacional (taxa de natalidade - taxa de mortalidade).

Pela incapacidade do ambiente em suportar um número indefinido de indivíduos, devido à escassez de recursos, a competição, seja ela intra ou interespecífica, promove uma regulação do crescimento da população. A equação logística de crescimento, é então:

$$dN/dt = rN[(K-N)/K],$$

onde K é a capacidade suporte da população, isto é, representa a resistência do meio ao crescimento populacional, de um determinado ambiente, num determinado tempo. Quando K se aproxima do valor de N , menor é o crescimento da população, logo quando $K=N$, a população cessa o seu crescimento. Cabe ressaltar que essa equação não leva em consideração os processos de migração (POOLE, 1974 e REMMERT, 1980).

HARPER (1977) define dois tipos de mortalidade, a dependente e a independente da densidade. No caso da mortalidade dependente da densidade em populações de plantas, utiliza os termos "self-thinning" e "alien-thinning" para definir, respectivamente, a mortalidade que ocorre devido à

própria população e a que ocorre devido ao estresse provocado pela densidade de outras espécies.

Portanto, tanto em populações puras, como em populações mistas, o número de plantas adultas torna-se independente do número de sementes plantadas, a partir de uma certa densidade; isso devido ao efeito da mortalidade dependente da densidade. Outro fator que regula o número de indivíduos de uma população é o efeito da fecundidade dependente da densidade, onde a produção de sementes é afetada pelo número de plantas da população (HARPER, 1977; SILVERTOWN, 1987).

O efeito da densidade não é apenas uma função do número de indivíduos "per se", mas também da idade e tamanho dos indivíduos. Em muitas plantas, os efeitos da densidade podem se apresentar apenas quando os indivíduos crescem ou se tornam mais velhos. (ANTONOVICS & LEVIN, 1980).

HARPER (1977), afirma que o lugar que o indivíduo ocupa na hierarquia da população parece ser determinado nos estágios iniciais do desenvolvimento, em função de:

- a) capital inicial (peso do embrião + algumas frações do endosperma);
- b) taxa relativa de crescimento;
- c) espaço de tempo no qual o crescimento se processa;
- d) restrições ao crescimento impostas pela presença, características e arranjo da vizinhança.

Em 1967, MacArthur e Wilson³, citado por GADGIL & SOLBRIG (1972) e por PIANKA (1978), introduziram o conceito da seleção r

³MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. *The theory of island biogeography*. Princeton, University Press, 1967. 203p.

e K como um modelo de regulação de populações e seleção natural. A idéia central do modelo é que populações que vivem em ambientes que impõem altas taxas de mortalidade independente da densidade (ambientes perturbados), a seleção favorece genótipos que alocam grandes proporções de recursos para atividades de reprodução (estrategistas r). Em contrapartida, populações que habitam ambientes que impõem altas taxas de mortalidade dependente da densidade (ambientes estáveis), a seleção favorece genótipos que alocam poucos recursos para atividades reprodutivas, aumentando a sua habilidade competitiva (estrategistas K).

Uma população em início de colonização, em um ambiente estável, a seleção do tipo r predomina por um tempo, mas com o crescimento do número de indivíduos, a população começa a sofrer seleção do tipo K. Sob seleção do tipo r, a evolução promove produtividade, altas taxas de exploração de recursos e altas taxas de reprodução. Em contrapartida, sob seleção do tipo K, genótipos que conseguem deixar descendentes, pelo menos para substituir a si próprio, em pequenas famílias, sob baixos níveis de recursos, conseguirão sobreviver (os recursos sendo limitados, a população não pode ser grande). A evolução neste caso, favorece a eficiência de utilização de recursos.

PIANKA (1970) publicou uma tabela correlacionando o tipo de seleção, r ou K, com alguns fatores, como clima, mortalidade, sobrevivência, tamanho da população, competição, ciclo de vida, estágio na sucessão e fez também considerações sobre as características dos indivíduos que cada seleção favorece.

Vários autores criticam a teoria da seleção r e K , principalmente quando o modelo se refere à mortalidade independente da densidade (BOYCE, 1984; STEARNS, 1983 e STEARNS, 1984). BOYCE (1984), critica quando PIANKA (1970), correlaciona ambientes perturbados com a seleção r e K , pois neste caso, há uma confusão entre as fontes de mortalidade dependente e independente da densidade. Segundo esse autor, a teoria da seleção r e K pode ser um instrumento importante para o entendimento da história evolutiva das espécies, mas para que isso ocorra, é preciso interpretá-la da forma em que foi originalmente formulada, isto é, como um modelo de seleção natural dependente da densidade.

GRIME (1977), propõe uma classificação específica para plantas, baseada nas intensidades de estresse, competição e distúrbios ambientais a que estão submetidas em seus habitats, e as classificam, primariamente em três categorias: ruderais, competidoras e estresse-tolerantes. Utilizando um modelo gráfico que consiste em um triângulo equilátero, onde em cada lado se colocam as importâncias relativas do estresse, competição e distúrbios ambientais (modelo de tríplice entrada), é possível classificar as plantas em outras quatro categorias secundárias: competidoras ruderais (C-R), estresse-tolerantes ruderais (S-R), estresse-tolerantes competidoras (C-S) e competidoras estresse-tolerantes ruderais (C-S-R). O mesmo autor faz considerações a respeito do ciclo vital e descreve cada uma delas (GRIME, 1979).

A principal crítica em relação ao método é que o estresse não é mensurável, e que determinadas condições podem ser muito

estressantes para algumas espécies e serem ótimas para outras (CRAWLEY, 1986).

Conforme GADGIL & SOLBRIG (1972), o conceito de estrategista r e K não é absoluto e sim relativo, conseqüentemente, a classificação de um indivíduo será feita sempre em relação a outro. Geralmente esta classificação é feita em termos de quantidade de energia, ou biomassa, alocada para a parte reprodutiva e vegetativa. O esforço reprodutivo, isto é, a proporção entre a quantidade alocada para a reprodução e a quantidade total fixada pela planta, é melhor estimado através da fração total de energia, medida em calorias (HARPER & OGDEN, 1970), entretanto, ABRAHAMSON & GADGIL (1973), REIS (1984) e SOARES (1980), concluem que a utilização de biomassa seca fornece uma estimativa bastante aproximada, exceto para aquelas espécies em que há grande variação no teor de lipídios acumulado nas sementes.

Vários estudos têm se utilizado da teoria da seleção r e K , como ferramenta para explicar a dinâmica de populações e a história evolutiva em plantas. Tornou-se clássico o trabalho de GADGIL & SOLBRIG (1972), com *Taraxacum officinale*, onde três populações crescendo em ambientes com diferentes níveis de perturbação foram testadas. As populações estudadas eram apomíticas e portanto, eram compostas por clones, que podiam ser identificadas por eletroforese. Quatro biótipos foram identificados, três (A, B e C) ocorriam em todas as três populações, e o quarto biótipo (D) era ausente somente no ambiente mais perturbado. O biótipo A, um típico estrategista r , era mais abundante no local com alto nível de perturbação (passeio público) e menos abundante no ambiente mais estável (pastagem antiga). Plantas deste biótipo, apresentaram altas taxas de esforço reprodutivo. O biótipo D, um típico

estrategista K foi mais abundante na população com baixo índice de perturbação e apresentou baixa taxa de esforço reprodutivo. Plantas com os biótipos B e C, situaram-se entre os extremos (A e D) quanto à distribuição nas populações e também em relação ao esforço reprodutivo.

Um experimento para se medir a competição entre os biótipos A e D, utilizando o método da substituição, demonstrou que plantas do biótipo D suprimiram plantas do biótipo A, e as plantas do biótipo A (estrategistas r) não afetaram a produção de matéria seca das plantas do biótipo D. Uma outra constatação foi que plantas do biótipo A, apresentavam menores taxas de mortalidade, quando colocadas em monocultura.

A mortalidade não é o único fenômeno observado quando as plantas crescem juntas. Alguns autores, inclusive, afirmam que o termo competição não é o mais adequado para definir a interação entre plantas, pois esse termo não distingue os dois tipos de efeitos que podem ocorrer: plasticidade e mortalidade. Esses autores chamam de "interferência" quando a interação entre plantas provoca uma alteração na taxa de crescimento ou na forma do(s) indivíduo(s), e competição quando ocorre mortalidade e/ou diminuição da capacidade individual de produção de descendentes férteis (HARPER, 1977; SILVERTOWN, 1987).

Park⁴ (1962), citado por RICKLEFS (1990), introduz os termos "competição exploratória" ("exploitative competition") e "interferência competitiva" ("interference competition"). O primeiro ocorre quando um indivíduo tem a mesma probabilidade de utilizar os recursos do meio que os demais, porém, priva outro(s) indivíduo(s) em utilizar esses mesmos recursos,

⁴PARK, T. Beetles, competition, and populations. *Science*, Washington, 138:1369-1375, 1962.

isto é, o efeito é causado pela carência dos recursos no meio, sem que um interfira na capacidade do(s) outro(s) na exploração desses mesmos recursos. A "interferência competitiva", ocorre onde o acesso aos recursos é influenciado pela presença de um competidor, isto é, os indivíduos causam danos uns aos outros, utilizando meios físicos e/ou processos químicos.

No caso de competição interespecífica, portanto, pode ocorrer a extinção de uma ou ambas as formas, ou a coexistência das duas espécies. No primeiro caso, o melhor competidor vence o pior competidor, antes do último sofrer ajustamentos ecológicos para continuar a coexistência permanente. No segundo caso, a coexistência pode ser mantida se os organismos são suficientemente diferentes para fornecer um refúgio para o competidor menos efetivo, ou se a habilidade competitiva mudar, com suficiente rapidez, para nenhum competidor eliminar o outro (McNAUGHTON & WOLF, 1973).

Quando as espécies competem completamente pelos mesmos recursos, esses competidores não podem coexistir indefinidamente. Essa teoria foi primeiramente comprovada por Gause, utilizando *Paramecium caudatum* e *Paramecium aurelia*, que cresciam muito bem, separadamente, num mesmo tipo de meio de cultura. Entretanto, quando colocadas juntas, *P. aurelia* eliminava a outra espécie. Por essa razão, esse fenômeno é denominado de "princípio da exclusão competitiva" ou "princípio de Gause" (McNAUGHTON & WOLF, 1973).

Uma outra consequência da competição é que ela pode influenciar o padrão de distribuição espacial das espécies no ambiente. Essa distribuição pode ser regular (ou uniforme), aleatória (ou casualizada) e colonial

(ou contagiosa, aglomerada, agrupada ou ainda "em manchas") (CRAWLEY, 1986; HARPER, 1977 e POOLE, 1974).

A distribuição de maneira regular é bastante rara na natureza, pode ocorrer em condições onde exista intensa competição entre os indivíduos. Rara também, é a distribuição ao acaso, mesmo em pequenas áreas aparentemente homogêneas (HARPER, 1977).

A distribuição do tipo colonial é a mais freqüente para populações de plantas em condições naturais. Feller⁵ (1943), citado por McNAUGHTON & WOLF (1973), indica dois fatores que podem levar a uma distribuição desse tipo. A primeira é a tendência dos descendentes congregarem-se em volta dos pais, por consequência da dispersão das sementes ou partes vegetativas da planta-mãe (produção vegetativa). A outra é devido às diferenças ambientais onde os indivíduos se concentram em locais mais favoráveis.

McNAUGHTON & WOLF (1973) afirmam que a tendência dos indivíduos permanecerem agrupados devido à heterogeneidade ambiental pode ter consequências evolutivas importantes. Se o ambiente é estável, os genomas serão seletivamente favorecidos para aquele ambiente, e a população tenderá a evoluir com uma gradativa homogeneidade genética. Todavia, a população se tornará vulnerável às alterações bruscas do ambiente, podendo levar à extinção da espécie.

Sob competição, os indivíduos que estão mais próximos ("vizinhos") são os mais vulneráveis (PIELOU, 1962 e SAKAI, 1961).

⁵FELLER, W. On a general class of contagious distributions, *Ann. Math. Statist.* 14:389-400, 1943.

Segundo SAKAI (1961), à medida que o espaçamento entre as plantas diminui, a competição é aumentada seguindo a equação:

$$Y = a + b \log (\log x),$$

onde Y é o incremento observado num valor fenotípico devido à competição, x é a distância entre as plantas, medida em centímetros, transformada em logaritmo de seu logaritmo, b é o coeficiente de regressão e a é a origem.

Uma demonstração direta de que o efeito de vizinhança pode determinar a sobrevivência ou morte de uma planta, foi feita por Sagar⁶ (citado por HARPER, 1977). O autor demonstrou que a probabilidade de sobrevivência de plântulas de *Plantago lanceolata* foi decrescente quando a distância entre elas e plantas adultas diminuía.

Um outro efeito de vizinhança é a interferência no desenvolvimento do indivíduo. PIELOU (1962), estudando cinco espécies arbóreas, correlacionou a distância do vizinho mais próximo com a soma das alturas das plantas e determinou que estava ocorrendo competição em três dessas espécies, as quais foi determinada a distância mínima entre plantas para que não houvesse competição.

Existem três categorias de vizinhos que podem interferir no desenvolvimento de uma planta (HARPER, 1977):

- a) Intraclonais - os vizinhos são geneticamente idênticos.
- b) Intergenotípicos intra-específicos - os vizinhos pertencem a uma mesma espécie, porém são geneticamente distintos.
- c) Interespecíficos - os vizinhos pertencem a taxa diferentes.

⁶SAGAR, G. R. & HARPER, J. L. Controlled interference with natural populations of *Plantago lanceolata*, *Plantago major* and *Plantago meida*. **Weed Research**, Oxford, 1:163-176, 1961.

A interferência de vizinhos entre plantas de diferentes taxa, é provavelmente a causa das mudanças sucessionais dentro de uma vegetação. Isto é, potencialmente, uma força seletiva em direção da evolução, onde as características dos vizinhos vão determinar quais genótipos terão sucesso na sobrevivência e reprodução (CRAWLEY, 1986 e HARPER, 1977).

2.2.1. Modelos experimentais para o estudo de populações em mistura

Segundo RICKLEFS (1990), o botânico inglês A. G. Tansley, em 1917, foi o primeiro a demonstrar experimentalmente a existência da competição entre plantas, utilizando as espécies *Galium saxatile* e *Galium sylvestre* (*Rubiaceae*). Plantas dessas espécies são perenes, herbáceas e de baixa estatura. A primeira tem como habitat solos ácidos e turfosos, e a segunda, solos calcáreos em áreas de pastagens. Tansley plantou as espécies em monocultura e consorciada, nos dois tipos de solos e concluiu que: a) a presença ou ausência das espécies em um ambiente pode ser devido à competição interespecífica; b) a condição ambiental afeta a capacidade de competição; c) a competição na natureza, pode ser de outras espécies que compõem a vegetação e d) que a atual segregação das espécies na natureza, pode ter resultado da competição entre elas no passado. Esse trabalho, posteriormente, foi bastante criticado por alguns pesquisadores, pois o desenho experimental utilizado por Tansley, não permitia

que se fizesse uma análise estatística, além do que, essas conclusões, embora pudessem ser verdadeiras, não poderiam ser afirmadas tomando como base o referido ensaio. Por essas razões, o trabalho de Tansley, não é reconhecido por muitos cientistas, que preferem considerar o experimento de Gause, descrito anteriormente, como sendo o primeiro a demonstrar a existência de competição.

Experimentos de competição entre duas espécies podem ser feitos basicamente, através de três tipos de desenhos, cada um com suas vantagens e desvantagens. São eles:

- a) Método da substituição ("replacement experiments"), que consiste de uma mistura entre as espécies, onde as proporções entre elas variam e a densidade total é mantida constante.
- b) Método aditivo ("additive experiments"), onde a densidade de uma espécie é fixada e a densidade da outra é variável.
- c) Séries aditivas ("additive series experiments"), que é essencialmente equivalente ao método da substituição, porém várias densidades são testadas.

Em todos os métodos, as plantas de cada componente podem estar arrançadas de forma regular, ao acaso ou agrupada, dependendo da natureza das plantas e do objetivo do estudo.

HARPER (1977), afirma que no método aditivo existe grande dificuldade para a análise dos dados, pois a composição proporcional das espécies e a densidade da mistura são alteradas de tratamento para tratamento e seus efeitos são completamente confundidos, e que esses problemas poderiam ser resolvidos utilizando-se o método da substituição. Além disso, esse tipo de desenho experimental pode ter relevância no caso de estudos

de competição entre uma cultura e uma espécie invasora, já que uma espécie "A" é plantada em uma densidade fixa e a outra, "B", em várias densidades, o que caracterizaria a espécie "A", como a cultura anual, e a espécie "B" como invasora. AUSTIN et al. (1988), acrescentam ainda que, potencialmente, pode se confundir mudança da densidade com efeito de competição, já que a densidade de plantas total da mistura é maior que a densidade em monocultura.

Por outro lado, outros autores como CONNOLLY (1986), FIRBANK & WATKINSON (1985), GOLDBERG & WERNER (1983) e SNAYDON (1991), criticam o método da substituição. Afirmam que em experimentos que se utilizam desse método, a densidade de um componente da mistura é confundida com a outra, logo a competição entre plantas de um componente é confundida com a competição entre plantas do outro componente, ou seja, a dificuldade fundamental desse método reside no fato de ignorar a natureza bidimensional da mistura, isto é, da densidade de ambas espécies serem variáveis independentes.

Os efeitos da competição intra-específica somente podem ser isolados da competição interespecífica quando se têm variações na frequência e na densidade total de plantas (FIRBANK & WATKINSON, 1985; JOLLIFFE et al., 1984; REJMÁNEK et al., 1989 ; SNAYDON, 1991; SPITTERS, 1983).

Portanto, o melhor método do ponto de vista estatístico, é o de séries aditivas ou método aditivo completo ("complete additive", REJMÁNEK et al., 1989) ou fatorial bivariado ("bivariate factorial designs", SNAYDON, 1991), onde várias densidades e várias proporções são testadas, podendo, portanto, separar todos os efeitos, sejam eles inter ou intra-

específicos. Os dados gerados por esse tipo de desenho experimental são analisados através de regressões, como proposto por SPITTERS (1983).

O fator limitante para a utilização desse método é que o número de tratamentos é bastante aumentado quando comparado com os métodos anteriores, e muitas vezes, não há condições físicas para um número tão grande de parcelas, por exemplo, em condições de casa de vegetação.

Segundo ROUSH & RADOSEVICH (1985) e ROUSH et al. (1989), o método experimental mais apropriado para a análise das interações competitivas entre plantas depende, fundamentalmente, dos objetivos específicos de cada tipo de estudo. Em um experimento cujo objetivo é descrever a competitividade relativa das espécies, pode se utilizar satisfatoriamente o método convencional de substituição, ou se deseja estudar a competição entre uma cultura anual e uma determinada invasora, o método aditivo também pode fornecer os dados necessários. Por outro lado, quando se quer separar todos os efeitos, seja intra ou interespecíficos e suas interações, e deseja-se um estudo completo sobre o comportamento das espécies, faz-se necessária a utilização de um método mais complexo, como o método de séries aditivas.

2.2.1.1. Método da substituição ("Replacement experiments").

O método de substituição, proposto por de Wit⁷ em 1960, é o mais utilizado para os estudos de competição intra e interespecífica. Vários trabalhos, desde a década de 60 até os dias de hoje, fazem uso dessa metodologia para estudos de competição entre plantas, dentre as referências consultadas estão: MARSHALL & JAIN (1967); MARSHALL & JAIN (1969), GADGIL & SOLBRIG (1972), HILL & SHIMAMOTO (1973); FLEMING et al. (1988); ROUSH et al. (1989); TAYLOR & AARSEN (1989); VANGESSEL & RENNER (1990); MORISHITA et al. (1991) e YARBOROUGH & BHOWMIK (1993).

ADEE, et al. (1990), utilizaram o método para quantificar a competição entre os fungos *Pyrenophora tritici-repentis* e *Septoria nodorum*, em folhas de trigo e concluíram que *P. tritici-repentis* foi melhor competidor que *S. nodorum*, e também que o método apesar de pouco usado em estudos de competição entre microrganismos, produziu resultados satisfatórios para os objetivos desejados.

HIGLEY & PEDIGO (1991), testaram o método de substituição para determinar a competição entre plantas de soja com e sem danos (competição intra-específica), causados pelo inseto *Delia platura* (Diptera: Anthomyiidae), utilizando várias combinações de níveis de danos. Mediram o efeito destes danos na produção relativa total e na produção relativa, bem como a

⁷de WIT, C. T. On competition. Verslagen van Landouwkundige Onderzoekingen, 66:1-82, 1960.

competição entre as plantas com e sem danos. Os autores concluíram, entretanto, que esse tipo de desenho não é uma técnica eficiente para descrever a competição intra-específica entre plantas atacadas e não atacadas por insetos.

HARPER (1977) e TRENBATH (1978), consideram que "experimentos de substituição promovem uma base sólida de resultados, para análise do comportamento entre as espécies".

Segundo Radosevich e Holt⁸ (1987), citado por FLEMING et al. (1988), o modelo exige como pré-requisito, que o número total de plantas fixado por tratamento, seja aquele em que o aumento da densidade não cause aumento da produção por vaso ("densidade saturada"), pois desta forma é assegurada que a condição de competição seja estabelecida.

Os resultados são analisados, empiricamente, através de gráficos, conhecidos como gráficos de "de Wit", onde o comportamento de cada espécie e da mistura são comparados com modelos de respostas pré-estabelecidos, que estão descritos em HARPER (1977) e também em HILL & SHIMAMOYO (1973).

De maneira análoga, podem ser calculados os índices de produção relativa para cada espécie e de produção relativa total (índices que serão comentados a seguir), e os resultados, da mesma forma, analisados graficamente, como mostrado em TRENBATH (1978). Neste caso os modelos de respostas esperados, são aqueles mostrados na Figura 1.

Tipo I - é o mais comum, e indica compensação. As espécies demandam pelos mesmos recursos, mas existe uma diferença entre elas,

⁸RADOSEVICH, S. R. & HOLT, J. S. *Weed Ecology: Implications for vegetation management*. New York, Wiley & Sons, 1987, 265p.

uma das espécies é melhor competidora que a outra. Algumas vezes a espécie mais produtiva em monocultura, pode sofrer muito mais a interferência da outra espécie e ser uma competidora ineficiente, produzindo menos, em termos absolutos, quando colocada em mistura. Esse efeito é conhecido como "efeito de Montgomery" (HARPER, 1977).

Tipo II - indica antagonismo ou inibição mútua (HARPER, 1977). O efeito da outra espécie é maior que o efeito da própria espécie (monocultura), logo a produção da mistura é abaixo da esperada. Esse tipo de resposta é bastante raro, mas pode ocorrer, por exemplo, quando ambos os componentes se inibem devido à produção de exudados tóxicos (HILL & SHIMAMOTO, 1973).

Tipo III - indica não compensação (HILL & SHIMAMOTO, 1973) ou equilíbrio neutro (TRENBATH, 1978). O efeito de uma espécie na outra, é precisamente o mesmo efeito da própria espécie. Quando isso ocorre, pode se dizer que as espécies têm a mesma demanda por recursos, com a mesma habilidade de captação. Note que apesar das espécies terem as mesmas produções relativas, as produções absolutas das duas espécies em monocultura, não são necessariamente as mesmas. Neste caso, as espécies demandam pelos mesmos recursos, porém convertendo-as com diferentes eficiências, ou para fins diferentes, como para defesa e/ou para reprodução (HARPER, 1977).

Figura 1 - Modelos de resposta esperados para as produções relativas de duas espécies, em um experimento de competição, utilizando-se o método de substituição. (adaptado de HARPER, 1977 e TRENBATH, 1978).

Tipo IV - indica cooperação (HILL & SHIMAMOTO, 1973). À primeira vista pode parecer um efeito de simbiose, entretanto, não é necessariamente o caso. Em uma simbiose, cada componente é beneficiado na presença do outro. O citado modelo pode ocorrer quando as espécies exploram parcialmente ou não exploram os mesmos recursos limitados do ambiente, portanto, a competição é apenas parcial, ou ela pode não acontecer em alguns casos (HARPER, 1977). Segundo TRENBATH (1978), esse é o tipo

desejado por todos os pesquisadores que trabalham na área de pastagens consorciadas, do ponto de vista da produtividade, mas infelizmente, essa interação é extremamente rara.

Outros modelos de resposta podem ser observados em um experimento de substituição, porém além de serem raros, podem ser de difícil interpretação (TRENATH, 1978).

2.2 2. Índices utilizados em estudos de competição

A competição de plantas, em um ensaio envolvendo uma mistura binária, pode ser medida através de alguns índices. Muitos índices foram propostos, e alguns têm causado confusão na interpretação dos resultados.

SNAYDON (1991) e SNAYDON & SATORRE (1989), reconhecem três medidas para quantificar competição, entretanto, apenas duas delas são comumente utilizadas em estudos de competição interespecífica e são comentadas abaixo:

a) **Complementariedade de Recursos** ("Resource Complementarity") - Essa medida é baseada em um índice denominado Produção Relativa Total ("Relative Yield Total" - RYT) proposto por de Wit⁷ em 1960, citado por HARPER (1977), e é calculada pela expressão:

$$RYT = (Y_{ij}/Y_{ii}) + (Y_{ji}/Y_{jj}) ,$$

onde Y_{ii} e Y_{jj} são as produções por unidade de área dos componentes **I** e **J** em monocultura, e Y_{ij} e Y_{ji} são as produções dos componentes em associação. As expressões Y_{ij}/Y_{ii} e Y_{ji}/Y_{jj} são chamadas de Produção Relativa ("Relative Yield" - RY) de **I** e **J**, respectivamente, e a soma das produções relativas é a produção relativa total (RYT). Em condição experimental, se RYT for igual a 1,0, os componentes competem inteiramente pelos mesmos recursos, isto é, os recursos não são complementares. Se RYT for maior que 1,0 e menor que 2,0 indica que os componentes competem parcialmente pelos mesmos recursos. Se RYT for igual a 2,0 quer dizer que os componentes não competem pelos mesmos recursos, e portanto, os recursos são inteiramente complementares. E finalmente, se RYT for menor que 1,0 indica que existe um antagonismo mútuo dos componentes da mistura.

A produção relativa total e a produção relativa são os índices mais utilizados em estudos de competição interespecífica (SNAYDON, 1991).

b) Habilidade Competitiva ("Competitive Ability") - Mede a habilidade de um componente em obter os recursos limitados do ambiente, na presença do outro componente, comparando-a com a sua habilidade em condições de monocultura. Atualmente existem duas formas para se medir esse parâmetro.

O índice mais comum para medir a habilidade competitiva é o Coeficiente de Abundância Relativa ("Relative Crowding Coefficient" - RCC), primeiramente utilizado por de Wit (1960), mas não descrito claramente como um índice. HARPER (1977) definiu como:

$$RCC_{ij} = (Y_{ij}/Y_{ii})/(Y_{ji}/Y_{jj}) ,$$

onde RCC_{ij} é o coeficiente de abundância relativa de I , na presença de J , e todos os outros símbolos são idênticos à expressão anterior (RYT).

Essa expressão é idêntica à taxa de competição ("competitive ratio"), utilizada por WILLEY & RAO (1980), e é válida apenas para as misturas em que os componentes estão colocados com o mesmo número de plantas (mistura 1:1)

Se os dois componentes têm igual habilidade competitiva, RCC é igual a 1,0. Se o componente I for mais competitivo que o J , então RCC será maior que 1,0, tendendo a infinito, e se for o inverso RCC será menor que 1,0, tendendo a zero. Como o resultado é assimétrico, causando dificuldades para a análise estatística e na interpretação biológica, pode se transformar esse índice em $\log_{10}$, tornando os valores simétricos de zero. Assim, valores positivos indicam que I é mais competitivo que J , e valores negativos indicam que J é mais competitivo que I .

Outro índice utilizado é a agressividade ("aggressivity"), definida por MCGILCHRIST & TRENBATH (1971) como:

$$A_{ij} = \frac{1}{2}[(W_{ij}/W_{ii}) - (W_{ji}/W_{jj})],$$

onde W é a produção por planta, e os outros termos são análogos aos das expressões anteriores.

Essa expressão foi definida para o método da substituição, entretanto, pode ser utilizada no método da adição multiplicando-se a expressão por dois e utilizando-se a produção por unidade de área.

A terceira medida citada por SNAYDON (1991) e SNAYDON & SATORRE (1989) é a severidade de competição ("severity of competition"), que indica a intensidade da competição, isto é, o efeito da

competição das plantas adjacentes na produção individual, seja ela competição inter ou intra-específica. Os índices utilizados para medir a severidade de competição são: severidade de competição absoluta em monocultura, severidade de competição absoluta em mistura e a severidade de competição relativa.

3. MATERIAL E MÉTODOS

O presente trabalho foi conduzido no Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ/USP), localizado a 22° 42' 30'' S e 47° 38' 00'', a 540 msnm, no município de Piracicaba, Estado de São Paulo

Foram utilizadas duas espécies do gênero *Stylosanthes*, *S. guianensis* (Aubl.) Sw. e *S. scabra* Vog. Três populações de *S. scabra* foram coletadas na região de Piracicaba, São Pedro e Charqueada, todas no Estado de São Paulo. As outras três populações de *S. guianensis* foram cedidas pelo Instituto de Zootecnia de Nova Odessa (SP). Os locais de coleta e as identificações das populações são indicadas na Tabela 2.

As coletas foram feitas em intervalos de 10 a 15 dias, durante os meses de julho a outubro, coletando-se as inflorescências maduras de

todas as plantas possíveis, onde as sementes formaram uma mistura ("bulk"), para cada uma das populações.

Tabela 2- Origem e identificação das populações de *S. guianensis* e *S. scabra* utilizadas no presente trabalho.

Populações	Origem e identificação
<i>S. guianensis</i> (SG1)	Cedida pelo Instituto de Zootecnia (IZ), coletada no município de Americana (SP), registrada como acesso NO 708.
<i>S. guianensis</i> (SG2)	Cedida pelo Instituto de Zootecnia (IZ), coletada no município de Americana (SP), registrada como acesso NO 709.
<i>S. guianensis</i> (SG3)	Cedida pelo Instituto de Zootecnia (IZ), coletada no município de Americana (SP), registrada como acesso NO 710.
<i>S. scabra</i> (SS1)	Coleta - Município de Charqueada, acostamento da estrada Piracicaba/Charqueada (SP-308), km187,7.
<i>S. scabra</i> (SS2)	Coleta - Município de São Pedro, acostamento da estrada São Pedro/Santa Maria da Serra (SP-191), a 1 km do trevo de São Pedro em direção a Santa Maria da Serra.
<i>S. scabra</i> (SS3)	Coleta - Município de São Pedro, acostamento da estrada de acesso ao distrito de Patrimônio, na saída da cidade.

As sementes foram retiradas das inflorescências manualmente e a escarificação foi feita mecanicamente, removendo-se parte de seu tegumento impermeável à água, pelo atrito entre duas lixas finas.

As populações de *S. guianensis* e *S. scabra* foram combinadas duas a duas, e portanto, nove ensaios de competição interespecífica foram implantados (Tabela 3).

Tabela 3 - Identificação das populações de *S. guianensis* (SG) e *S. scabra* (SS), utilizadas em cada combinação.

Identificação	Populações utilizadas
Combinação 1	SG1 X SS1
Combinação 2	SG1 X SS2
Combinação 3	SG1 X SS3
Combinação 4	SG2 X SS1
Combinação 5	SG2 X SS2
Combinação 6	SG2 X SS3
Combinação 7	SG3 X SS1
Combinação 8	SG3 X SS2
Combinação 9	SG3 X SS3

O modelo utilizado para se medir a competição de uma espécie em relação à outra, foi o de substituição, com cinco proporções de plântulas entre as duas espécies (16:0; 12:4; 8:8; 4:8 e 0:16), fixando-se a densidade máxima em 16 plantas por vaso (tratamento).

Convencionou-se, para este trabalho, denominar de tratamento 1, aquele em que *S. guianensis* foi plantado em monocultura; de tratamento 2, aquele em que havia 12 plantas que *S. guianensis* e 4 de *S. scabra*; e assim sucessivamente, até tratamento 5, aquele em que *S. scabra* estivesse em monocultura.

Vasos de 30cm de diâmetro foram utilizados para o plantio de cada proporção (tratamento), que constou de quatro repetições, colocadas em casa de vegetação.

O solo utilizado foi coletado na região de Piracicaba, não sendo feita correção ou adubação suplementar por se tratar de um solo de alta fertilidade, cuja análise está representada na Tabela 4.

Tabela 4 - Análise química do solo utilizado nos vasos, em todos os tratamentos e combinações.

pH (H ₂ O - 1:2,5)	Al (Me/100cc)	H + Al (Me/100cc)	Ca (Me/100cc)	Ca + Mg (Me/100cc)	P (ppm)	K (ppm)
5,8	0,01	6,24	21,94	26,01	193,4	675,0

Para cada proporção houve um padrão de distribuição das espécies nos vasos, a fim de se evitar variações de natureza competitiva entre cada planta, dentro de um mesmo tratamento (Figura 2).

O padrão de distribuição foi importante também para identificar a espécie durante a fase inicial de crescimento, onde foram feitas avaliações de estabelecimento.

O plantio foi realizado no dia 14 de dezembro de 1993, colocando-se duas a três sementes por sítio de plantio, e após a germinação foi feito um desbaste, deixando-se apenas uma plântula por sítio.

O delineamento para cada combinação foi o de blocos ao acaso, com cinco proporções (tratamentos) e quatro repetições.

Para a determinação da competição entre as plantas foram medidas as seguintes variáveis:

- a) **Número de plantas por vaso (NP)** - foram feitas contagens, para cada espécie, durante as fases de estabelecimento (NP1), em 28/01/94; crescimento vegetativo (NP2), em 15/03/94; florescimento (NP3), em 12/05/94; e antes do corte para avaliação da matéria seca (NP4), em 28/08/94. Considerou-se como fase de florescimento quando as plantas de *S. guianensis* iniciaram esse processo e mais de 50% das plantas de *S. scabra* haviam florescido.
- b) **Altura de plantas (ALT)** - foi feita na mesma ocasião da contagem do número de plantas, medindo-se todas as plantas de cada tratamento, para cada espécie (ALT1, ALT2, ALT3 e ALT4).

Figura 2- Distribuição espacial das plantas nos vasos. A) Tratamentos em monocultura, *S. guianensis* à esquerda e *S. scabra* à direita. B) Tratamento em consórcio, com 4 plantas de *S. guianensis* e 12 plantas de *S. scabra* (4:12). Nos demais tratamentos, a distribuição foi a mesma, porém, alterando a proporção de cada uma das espécies.

- c) **Número de dias para o início do florescimento (NDF)** - foram observadas todas as plantas, individualmente, no período de 15/03/94 a 26/08/94. O início do florescimento foi contado da data de plantio até o aparecimento das primeiras flores.
- d) **Número de plantas que floresceram (NPF)** - foram acompanhadas todas as plantas, individualmente, durante toda a fase de avaliação experimental.
- e) **Número de ramificações primárias (NR)** - foi definido para todas as plantas de *S. guianensis*, na ocasião do corte para a determinação de matéria seca. O procedimento adotado foi o mesmo utilizado por BURT et al. (1970) e por EDYE et al. (1973), ou seja, foram considerados apenas os ramos oriundos da haste central, até a uma altura de 5 cm.
- f) **Comprimento do primeiro ramo (CR)** - da mesma forma, foi feito na ocasião do corte, avaliando-se apenas as plantas de *S. guianensis*. Após o corte da planta, o primeiro ramo era retirado e a medida foi tomada estirando-o em uma régua de madeira de 1,5m.
- g) **Produção de matéria seca (MS)** - a avaliação foi realizada entre os dias 29/08/94 a 02/09/94, cortando-se, ao nível do solo, a parte aérea de todas as plantas. Estas foram colocadas individualmente em sacos de papel com capacidade para 5kg. Os sacos de papel foram

previamente identificados, secos em estufa elétrica a uma temperatura de 65°C por 72 horas, e pesados em uma balança eletrônica. Após o corte, as plantas ensacadas foram secas nas mesmas condições dos sacos de papel e pesados na mesma balança. O peso seco das plantas individuais foi determinado pela diferença entre o peso do saco de papel com a planta menos o peso do saco de papel vazio.

3.1. Análise convencional

Através desta análise foi possível determinar o comportamento das espécies, medindo-se a complementariedade de recursos e a habilidade competitiva, utilizando-se os índices anteriormente descritos, com relação às variáveis anteriormente citadas.

3.1.1. Determinação da complementariedade de recursos

Foi calculada a Produção Relativa ("RY") para cada espécie, bem como a Produção Relativa Total ("RYT"), de todos os tratamentos dentro de cada experimento. Os valores obtidos foram plotados em gráficos para

a análise do comportamento das espécies, como proposto por de Wit em 1960, e descrito em HARPER (1977).

Os índices foram determinados da seguinte forma:

$$RY_i = Y_{ij}/Y_{ii} ;$$

$$RY_j = Y_{ji}/Y_{jj} \text{ e}$$

$$R_{YT} = RY_i + RY_j ,$$

onde Y_{ii} e Y_{jj} são as produções por unidade de área dos componentes I e J em monocultura, e Y_{ij} e Y_{ji} são as produções dos componentes em associação.

Analogamente, foi calculado para todas as outras variáveis, o resultado relativo e o resultado relativo total, isto é, a performance das espécies em associação, comparando-se com as espécies em monocultura. Essa alternativa foi proposta por de WIT & van den BERGH (1965) para a produção de sementes, determinando a taxa reprodutiva relativa ("relative reproductive rate"). O método foi também utilizado por MARSHALL & JAIN (1969), para número de plantas férteis e número de espiguetas, em *Avena fatua* e *Avena barbata*, os resultados, da mesma forma, foram plotados em gráficos para melhor visualização do comportamento das espécies individualmente, e também da associação entre elas.

Para testar se os valores da produção relativa e da produção relativa total, obtidos nos tratamentos consorciados, foram diferentes estatisticamente da reta teórica esperada (resposta do tipo não compensação ou equilíbrio neutro, descrito na Figura 1 - Tipo III), foi obtida a diferença entre esses valores e os valores esperados, e a seguir, foi aplicado o teste de Student (teste "t"), descrito em STEEL & TORRIE (1980), onde as hipóteses testadas

foram $H_0:\mu=0$ e $H:\mu\neq 0$ (ADEE et al., 1990; FLEMING et al., 1988; HILL & SHIMAMOTO, 1973; MARTIN & FIELD, 1987; REJMÁNEK et al., 1989).

Essa análise foi feita utilizando-se o pacote SAS/STAT, versão 6.04, através do procedimento "PROC MEANS" (SAS INSTITUTE INC., 1990).

3.1.2. Determinação da habilidade competitiva

A habilidade competitiva foi medida utilizando-se o Coeficiente de Abundância Relativa ("Relative Crowding Coefficient - RCC"), definido por HARPER (1977), transformado em $\log_{10}$, (SNAYDON, 1991; SNAYDON & SATORRE, 1989 e WILLEY & RAO, 1980), e calculado para todos os tratamentos onde o número de plantas de *S. guianensis* e *S. scabra* era o mesmo (tratamento 3) (SNAYDON, 1991).

O coeficiente de abundância relativa foi calculado da seguinte forma:

$$RCC_{ij} = (Y_{ij}/Y_{ii})/(Y_{ji}/Y_{jj}) ,$$

onde RCC_{ij} é o coeficiente de abundância relativa da espécie I, na presença da espécie J; Y_{ii} e Y_{jj} são as produções por unidade de área dos componentes I e J em monocultura, e Y_{ij} e Y_{ji} são as produções dos componentes I e J em associação.

Os resultados foram comparados com o valor zero, que representaria o valor onde as espécies teriam a mesma habilidade competitiva, e novamente, o teste utilizado foi o teste de Student, como descrito anteriormente para a determinação da complementariedade de recursos, onde $H_0: \mu=0$ e $H: \mu \neq 0$.

3.2. Análise de variância

3.2.1. Análise das populações

3.2.1.1. Em monocultura

Essa avaliação teve como objetivo determinar se as populações eram diferentes entre si, em relação aos caracteres avaliados. As diferentes populações foram comparadas quanto às performances individuais em monocultura, através de uma análise de variâncias, obedecendo ao delineamento experimental de blocos casualizados. O modelo matemático utilizado para se comparar as populações de cada espécie foi:

$$Y_{ij} = \mu + p_i + b_j + e_{ij} \quad \text{com;}$$

$i = 1, \dots, I$ (populações);

$j = 1, \dots, J$ (blocos);

onde:

Y_{ij} = valor da observação da população i , no bloco j ;

μ = média geral;

p_i = efeito da população i ;

b_j = efeito do bloco j ;

e_{ij} = erro associado a Y_{ij} , tal que $e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2)$;

O quadro da análise de variâncias, bem como as esperanças dos quadrados médios, segundo STEEL & TORRIE (1980), estão descritos na Tabela 5.

Aplicou-se o teste de Tukey para comparação entre as médias, cujo nível de significância foi 5% de probabilidade.

Tabela 5 - Quadro da análise de variâncias e as esperanças do quadrado médio, para a avaliação das populações de cada espécie, em monocultura.

Fonte de Variação	GL	QM	E (QM)	F
Repetição	J-1			
População	I-1	Q_2	$\sigma_e^2 + \sum p_i^2/(I-1)$	Q_2/Q_1
Erro	(J-1)(I-1)	Q_1	σ_e^2	
Total	IJ-1			

3.2.1.2. Em associação

Para verificar a influência das populações de cada espécie, no comportamento das combinações, foi feita uma análise de variância, desdobrando-se o fator combinação, em um esquema fatorial, onde os fatores principais foram as populações de cada uma das espécies (Tabela 6). Essa análise foi feita no tratamento consorciado, onde havia o mesmo número de plantas de cada espécie (tratamento 3). O modelo matemático segue abaixo:

$$Y_{ijk} = \mu + b_j + g_i + s_k + (gs)_{ik} + e_{ijk} \quad \text{com;}$$

$j = 1, \dots, J$ (blocos);

$i = 1, \dots, I$ (população de *S. guianensis*);

$k = 1, \dots, K$ (população de *S. scabra*)

onde:

Y_{ijk} = valor da observação da população i de *S. guianensis*, com a população k de *S. scabra*, no bloco j ;

μ = média geral;

b_j = efeito do bloco j ;

g_i = efeito da população i de *S. guianensis*;

s_k = efeito da população k de *S. scabra*;

$(gs)_{ik}$ = efeito da interação entre a população i de *S. guianensis*, e a população k de *S. scabra*;

e_{ijk} = erro associado a Y_{ijk} , tal que $e_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_e)$;

O quadro da análise de variâncias com as respectivas esperanças do quadrado médio, segundo STEEL & TORRIE (1980), estão indicadas na Tabela 6.

Tabela 6 - Quadro da análise de variâncias e esperanças do quadrado médio, para a avaliação das populações em consórcio, no tratamento com igual proporção de plantas das duas espécies, sendo os efeitos fixos, exceto para erro experimental.

Fonte de Variação	GL	QM	E(QM)	F
Bloco	J-1	Q ₅		
Pop de <i>S. guianensis</i> (SG)	I-1	Q ₄	$\sigma^2_e + J \sum (g_i)^2 / (I-1)$	Q ₄ /Q ₁
Pop de <i>S. scabra</i> (SS)	K-1	Q ₃	$\sigma^2_e + J \sum (s_k)^2 / (K-1)$	Q ₃ /Q ₁
Pop SG x PopSS	(I-1)(K-1)	Q ₂	$\sigma^2_e + J \sum (g_i s_k)^2 / (K-1)(I-1)$	Q ₂ /Q ₁
Erro médio	(J-1)(IK-1)	Q ₁	σ^2_e	Q ₁
Total	JIK-1			

Para as variáveis em que o efeito da interação, entre as populações de *S. guianensis* e *S. scabra*, não foi significativa, realizou-se uma

análise de comparação entre as médias, utilizando-se contrastes ortogonais, sendo que, para cada espécie e variável, foram estabelecidos os seguintes contrastes:

$$Y_1 = + m_1 - m_2 + 0m_3$$

$$Y_2 = - m_1 - m_2 + 2m_3 ,$$

onde, m_1 , m_2 e m_3 , são respectivamente as médias das populações 1, 2 e 3 de cada espécie.

O teste de significância utilizado foi o teste F, e o quadro da análise dos contrastes, está descrito na Tabela 7.

Tabela 7 - Quadro da análise de variâncias para a comparação entre as populações de *S. guianensis* (SG) e de *S. scabra* (SS), em consórcio, no tratamento com igual proporção de plantas das duas espécies.

Contraste		GL	QM	F
SG1	vs. SG2	1	Q ₅	Q ₅ /Q ₁
SG1 e SG2	vs. SG3	1	Q ₄	Q ₄ /Q ₁
SS1	vs. SS2	1	Q ₃	Q ₃ /Q ₁
SS1 e SS2	vs. SS3	1	Q ₂	Q ₂ /Q ₁
Erro		24	Q ₁	

3.2.2. Análises das proporções e das combinações

Essas análises tiveram como objetivo, examinar as performances das proporções (tratamentos), dentro de cada combinação (experimento) e também a performance das combinações e das proporções em uma análise conjunta, em relação aos caracteres avaliados. O modelo utilizado para a análise dentro de uma combinação foi semelhante ao modelo utilizado para a avaliação das populações em monocultura.

No caso da avaliação das combinações, foi feita também uma análise seguindo o modelo de blocos ao acaso, com o desdobramento do efeito de parcelas. Apesar das repetições estarem contidas dentro das combinações, o fato de todo o ensaio estar dentro de uma mesma casa de vegetação, fez com que o efeito ambiental entre combinações fosse considerado como nulo.

Como não havia tratamento comum entre as combinações, pois cada proporção era formada por populações diferentes, o número de "parcelas" por repetição, neste caso, é de 45. O modelo matemático é semelhante ao modelo fatorial, ou seja:

$$Y_{ijk} = \mu + b_j + t_i + c_k + (tc)_{ik} + e_{ijk} \quad \text{com;}$$

$j = 1, \dots, J$ (blocos);

$i = 1, \dots, I$ (proporção);

$k = 1, \dots, K$ (combinação)

onde:

Y_{ijk} = valor da observação da proporção i , com a combinação k , no bloco j ;

μ = média geral;

b_j = efeito do bloco j ;

t_i = efeito da proporção i ;

c_k = efeito da combinação k ;

$(tc)_{ik}$ = efeito da interação entre a proporção i , e a combinação k ;

e_{ij} = erro associado a Y_{ijk} , tal que $e_{ijk} \sim N(0, \sigma^2_e)$;

Desta forma, o quadro da análise de variâncias, bem como as respectivas esperanças do quadrado médio, segundo STEEL & TORRIE (1980), são representados na Tabela 8.

Todas as análises foram feitas utilizando-se o pacote SAS/STAT, versão 6.04, e para as análises de variâncias o procedimento adotado foi o "PROC GLM" (SAS INSTITUTE INC., 1990).

Tabela 8 - Quadro da análise de variâncias e esperanças do quadrado médio, para a avaliação entre as combinações e entre as proporções, sendo os efeitos fixos, exceto para erro experimental.

Fonte de Variação	GL	QM	E(QM)	F
Bloco	J-1	Q_6		
Parcela	M-1	Q_5		
-Combinação	K-1	Q_4	$\sigma_e^2 + J \sum (c_k)^2 / (K-1)$	Q_4 / Q_1
-Proporção	I-1	Q_3	$\sigma_e^2 + J \sum (t_i)^2 / (I-1)$	Q_3 / Q_1
-Comb. x Prop..	(K-1)(I-1)	Q_2	$\sigma_e^2 + J \sum (c_k t_i)^2 / (K-1)(I-1)$	Q_2 / Q_1
Erro médio	(J-1)(KI-1)	Q_1	σ_e^2	Q_1
Total	JKI-1			

4. RESULTADOS

4.1. Análise convencional

4.1.1. Complementariedade de recursos

Os resultados da determinação da complementariedade de recursos, relativa à produção de matéria seca, estão representados na Figura 3.

As respostas para todas as combinações (experimentos) foram bastante similares. Os pontos que compõem a reta da produção relativa total, de uma maneira geral, não diferiram da reta de complementariedade total ($RY=1,00$), isto é, as espécies demandam pelos

Figura 3 - Produção relativa de matéria seca nas combinações entre populações de *S. scabra* (SS) e *S. guianensis* (SG). Os asteriscos indicam os valores que diferiram estatisticamente das retas teóricas esperadas, através do teste de Student (teste "t"), no nível de 5% de probabilidade.

mesmos recursos ambientais, porém, diferem na eficiência de exploração desses recursos. Os valores das produções relativas para *S. guianensis*, tiveram para todas as combinações, uma tendência de serem maiores que os valores esperados, e para *S. scabra*, esses valores foram menores que os valores esperados. Portanto, *S. guianensis* foi mais eficiente na exploração dos recursos que *S. scabra*.

Dessa forma, pode se dizer que a competição intra-específica é maior que a interespecífica, no caso de *S. guianensis*, já que a produção relativa aumentou, quando o tratamento continha um menor número de plantas desta espécie. Para *S. scabra*, a situação é inversa, a competição interespecífica é maior que a intra-específica, pois a produção relativa aumentou quando se aumentou o número de plantas da mesma espécie.

A complementariedade de recursos, baseada na altura de plantas, demonstrou que *S. scabra* é mais sensível que *S. guianensis*, com relação a este caráter. Os resultados obtidos no final do ensaio, estão representados na Figura 4.

Nota-se que a reta da altura relativa para *S. guianensis*, em todas as combinações, não diferiu significativamente da reta esperada, mostrando que essa espécie não foi afetada, pela outra espécie. O mesmo não ocorreu para *S. scabra*, onde os valores para altura relativa foram, em sua maioria, menores que os esperados. Quanto à altura relativa total, houve uma tendência dos valores ficarem abaixo de 1, demonstrando que não houve compensação para esse caráter, resultado que corrobora em demonstrar que a competição, seja intra ou interespecífica, não afetou *S. guianensis* em relação a essa variável. Essa tendência também foi observada nas outras épocas amostradas, entretanto, no final do ensaio as diferenças foram mais acentuadas.

No caso do comprimento da primeira ramificação (CR), não foi observada diferença significativa em relação à reta teórica esperada.

Figura 4 - Altura relativa nas diversas combinações entre as populações de *S. scabra* (SS) e *S. guianensis* (SG), avaliada no final do ensaio. Os asteriscos indicam os valores que diferiram estatisticamente das retas teóricas esperadas, através do teste de Student (teste "t"), no nível de 5% de probabilidade.

Os valores obtidos para número de ramificações primárias, demonstraram que na presença da outra espécie, as plantas de *S. guianensis* tiveram maior número de ramificações, quando comparadas com as plantas em monocultura (Figura 5).

Figura 5 - Número relativo de ramos de populações *S. guianensis* (SG), nas combinações com populações de *S. scabra* (SS), no final do ensaio. Os asteriscos indicam os valores que diferiram estatisticamente da reta teórica esperada, através do teste de Student (teste "t"), no nível de 5% de probabilidade.

Esses resultados indicam que quando *S. guianensis* é submetido a uma condição de maior competição, no caso, em monocultura (competição intra-específica), uma das formas de reação desta espécie, para as

populações estudadas, foi a diminuição da produção de matéria seca, pelo menor número de ramificações primárias produzidas, e não devido à diminuição do comprimento de ramos ou da diminuição da altura das plantas.

Para a variável número de plantas (NP), não foi verificada nenhuma diferença significativa em relação à reta esperada, para todas as combinações, nas três primeiras épocas amostradas. No final do ensaio, houve diferença apenas nas combinações 6 e 8, no tratamento 4, com relação ao *S. guianensis* (valores acima dos esperados).

Para o número de plantas que floresceram (NPF) e número de dias para o florescimento (NDF), de maneira geral, não houve diferença significativa em relação à reta esperada, demonstrando que a competição não interferiu no florescimento das espécies, provavelmente devido ao forte controle genético, existente para estes caracteres, em relação ao fotoperíodo.

4.1.2. Habilidade competitiva

Os dados obtidos para o coeficiente de abundância relativa ("RCC"), de *S. guianensis* sobre *S. scabra*., calculados para todas as combinações, estão indicados na Tabela 9.

Tabela 9 - Valores médios obtido para o logaritmo do coeficiente de abundância relativa ("RCC") de *S. guianensis* (SG) sobre *S. scabra* (SS), no tratamento em consórcio, com igual proporção de plantas das duas espécies, em todas as combinações; e os respectivos desvios, e níveis de significância do teste de Student ($\text{Prob} > |T|$), sendo $H_0: \mu=0$).

Combinação	logRCC	Desvio Padrão	Prob > T
SG1 X SS1	0,64226	0,08130	0,0006
SG1 X SS2	0,71021	0,25388	0,0113
SG1 X SS3	0,79106	0,20151	0,0043
SG2 X SS1	0,75654	0,17593	0,0033
SG2 X SS2	0,60481	0,22844	0,0131
SG2 X SS3	0,49518	0,20504	0,0169
SG3 X SS1	0,60121	0,15227	0,0042
SG3 X SS2	0,83994	0,37150	0,0594
SG3 X SS3	0,76398	0,17580	0,0032

Nota-se que todos os valores diferiram estatisticamente de zero, exceto para a combinação SG3 X SS2. Nesta combinação, apesar de ser o resultado de maior valor, apresentou o maior desvio padrão, e conseqüentemente não se rejeitou H_0 pelo teste de Student.

Dados positivos indicam que *S. guianensis* possui maior habilidade competitiva que *S. scabra*. Esse resultado confirma os anteriores, referentes à produção relativa de matéria seca.

4.2. Análise de variância

4.2.1. Análise das populações

4.2.1.1. Em monocultura

As análises de variância para as populações de *S. guianensis* e *S. scabra*, em monocultura, para todas as variáveis consideradas, estão indicadas na Tabela 10 e na Tabela 11, respectivamente.

As médias das populações, nas variáveis em que o teste F foi significativo no nível de 5% de probabilidade, bem como o teste de Tukey para comparações entre as médias, estão representadas na Tabela 12.

Tabela 10 - Análise de variância comparando as populações de *S. guianensis*, em monocultura, para todas as variáveis consideradas (MS=matéria seca em gramas; ALT=altura de plantas em centímetros; NDF=número de dias para o início do florescimento, NPF=número de plantas que floresceram, NR=número de ramificações; CR=comprimento de ramificações em centímetros; NP=número de plantas).

Variável*	Quadrado Médio		Pr > F	Média	CV (%)
	População	Erro			
MS	33,4692	901,9073	0,9636	231,05	13,00
ALT1**	1180,3958	318,9716	0,0412	189,67	9,42
ALT2	24345,5833	6531,2500	0,0404	747,58	10,81
ALT3	8095,5830	15430,5530	0,5990	1451,50	8,56
ALT4	2669,4440	19950,3230	0,8755	1654,69	8,54
NDF	98452,0800	138789,9600	0,5029	2506,25	14,86
NPF	7,5833	2,5530	0,0721	13,17	12,14
NR	22,5833	64,3712	0,7080	40,17	19,98
CR	83890,3300	26244,1500	0,0604	888,50	18,23
NP1**	0,0833	0,3258	0,7766	15,75	3,62
NP2	0,0833	1,3864	0,9418	15,50	7,60
NP3	0,02778	1,4217	0,9807	15,44	7,72
NP4	0,6944	1,1187	0,5467	15,14	6,99

* Os valores utilizados foram as médias de 12 repetições, tomadas como totais de parcelas.

** 1, 2, 3 e 4 são diferentes épocas de amostragens, respectivamente, estabelecimento, crescimento vegetativo, florescimento e no final do ensaio.

Tabela 11 - Análise de variância comparando as populações de *S. scabra*, em monocultura, para todas as variáveis consideradas (MS=matéria seca em gramas; ALT=altura de plantas em centímetros; NDF=número de dias para o início do florescimento, NPF=número de plantas que floresceram, NP=número de plantas em diferentes fases do desenvolvimento).

Variável*	Quadrado Médio		Pr > F	Média	CV (%)
	População	Erro			
MS	177,0281	517,9598	0,7142	94,86	23,99
ALT1**	415,5278	440,4671	0,4045	127,15	16,51
ALT2	32392,6940	3532,8160	0,0013	899,94	6,60
ALT3	31226,7778	6990,8690	0,0235	1148,31	7,28
ALT4	51984,3330	12445,2420	0,0290	1153,58	9,67
NDF	13640,0833	13118,3860	0,3703	1638,83	6,99
NPF	0,1944	0,9520	0,8168	15,39	6,34
NPI**	0,0278	0,1793	0,8574	15,89	2,66
NP2	0,0278	0,1793	0,8574	15,89	2,66
NP3	0,0278	0,1793	0,8574	15,89	2,66
NP4	0,1111	0,6869	0,8516	15,72	5,27

* Os valores utilizados foram as médias de 12 repetições, tomadas como totais de parcelas.

** 1, 2, 3 e 4 são diferentes épocas de amostragens, respectivamente, estabelecimento, crescimento vegetativo, florescimento e no final do ensaio.

Tabela 12 - Comparação entre as médias de altura de plantas (cm) das populações de *S. guianensis* e *S. scabra*, em monocultura.

Espécie	Época de amostragem	População*		
		1	2	3
<i>S. guianensis</i>	estabelecimento	192,88 AB	197,58 A	178,54 B
	cresc. vegetativo	792,50 A	702,42, B	747,83 AB
<i>S. scabra</i>	cresc. vegetativo	882,33 B	859,08 B	958,42 A
	florescimento	1111,75 B	1126,58 AB	1206,58 A
	final do ensaio	1115,58 A	1115,75 A	1229,58 A

* Médias seguidas de mesma letra, dentro de uma mesma linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey, no nível de 5% de probabilidade. Os valores utilizados foram as médias de 12 repetições, tomadas como totais de parcelas.

Apesar do teste F demonstrar significância no nível de 2,90% para altura de plantas no final do ensaio (ALT4) em *S. scabra*, o teste de Tukey não acusou diferenças entre as médias no nível de 5% de probabilidade.

4.2.1.2. Em associação

A análise de variância para as populações de *S. guianensis* e *S. scabra*, em consórcio, para todas as variáveis, exceto para número de plantas, está indicada na Tabela 13.

Com respeito às variáveis relativas ao número de plantas (NP1, NP2, NP3 e NP4), não foram observadas diferenças significativas para nenhum dos efeitos testados.

O teste F para os contrastes entre as médias, para as variáveis onde houve efeito significativo de populações, está indicado na Tabela 14. Para altura de plantas na fase de crescimento vegetativo (ALT2), a população SG1, com média igual a 825,67 cm, foi superior às populações SG2 e SG3, com médias iguais a 745,83 e 710,83 cm, respectivamente. A população SG3 foi significativamente inferior às demais.

Para altura de plantas na fase de florescimento (ALT3), as populações SG1 e SG2 não diferiram entre si, entretanto, a população SG3, com média igual a 1156,67 cm foi inferior às populações SG1 e SG2, com respectivamente 1271,92 e 1221,25 cm de média.

Tabela 13 - Análise de variância comparando as populações de *S. guianensis* (SG) e *S. scabra* (SS), em consórcio, no tratamento com igual proporção entre as espécies (MS=matéria seca em gramas; ALT=altura de plantas em centímetros; NDF=número de dias para o início do florescimento, NPF=número de plantas que floresceram).

Variável***	Quadrado Médio				Média	CV(%)
	Pop. SG	Pop. SS	Pop SG x Pop SS	Erro		
MS	358,53	270,78	1042,77	681,87	212,05	12,31
ALT1****	861,76	2254,67	727,41	676,72	152,19	17,09
ALT2	41570,11**	3711,86	2907,57	4175,49	760,78	8,49
ALT3	40041,36*	17378,53	5033,94	8533,93	1216,61	7,59
ALT4	16093,53	16898,36	8898,36	11290,89	1296,28	8,20
NDF	67413,79	24182,86	162539,32	75771,92	2086,89	13,19
NPF	5,78	1,36	3,94	2,02	14,14	10,04

* Significativo no nível de 5% de probabilidade.

** Significativo no nível de 1% de probabilidade.

*** Os valores utilizados foram tomados como totais de parcelas.

**** 1, 2, 3 e 4 são diferentes épocas de amostragens, respectivamente, estabelecimento, crescimento vegetativo, florescimento e no final do ensaio.

Tabela 14 - Análise de variância para os contrastes ortogonais entre as populações de *S. guianensis*, para a variável altura de plantas nas fases de crescimento vegetativo e florescimento (ALT2 e ALT3, respectivamente), no tratamento com igual proporção entre as espécies.

Variável*	Fonte de Variação	GL	Quadrado Médio	Pr > F
ALT2	SG1 vs. SG2	1	38240,1667	0,0058
	SG1 e SG2 vs. SG3	1	44900,0556	0,0032
	Erro	24	4175,4910	
ALT3	SG1 vs. SG2	1	15402,6667	0,1917
	SG1 e SG2 vs. SG3	1	64680,0556	0,0111
	Erro	24	8533,9260	

* Os valores utilizados foram tomados como totais de parcelas.

4.2.2. Análise das proporções e das combinações

A análise dentro de cada combinação, individualmente, mostrou que houve efeito de tratamento para as variáveis MS e ALT4, em todas elas. Para as variáveis ALT1, ALT2, ALT3, NPF e NDF, houve

diferenças significativas em quase todas combinações. No caso de número de plantas (NP), não foi observada diferença significativa nas três primeiras épocas amostradas, porém na última época houve diferença entre tratamentos apenas na Combinação 3.

Para as variáveis MS, ALT1, ALT3, ALT4 e NDF, os valores foram maiores nos tratamentos onde havia maior número de *S. guianensis*, indicando que para as populações estudadas, *S. guianensis* foi mais vigoroso e mais tardio que *S. scabra*. Para a variável NPF, os valores foram menores quando se aumentou o número de plantas dessa espécie. Esses valores foram confirmados pela análise conjunta, onde as tendências observadas em cada experimento, para todas as variáveis, foram mantidas quando considerou-se o conjunto de todas as combinações agrupadas. (Tabelas 15, 16 e 17).

Na análise conjunta, verificou-se que houve efeito de combinação para todas as variáveis, exceto para número de plantas, mostrando que apesar de não haver diferença significativa entre as populações em monocultura, para variáveis como MS, NDF e NPF existe diferença entre as combinações de populações. Houve diferença significativa entre os tratamentos, exceto para as variáveis NP1, NP2 e NP3, seguindo a tendência da análise das combinações individuais.

Não houve efeito de interação entre combinações e proporções, indicando que o comportamento das proporções foi o mesmo, independentemente da combinação entre as populações.

Tabela 15 - Análise da variância conjunta para combinação entre populações e para proporções entre as espécies (MS=matéria seca em gramas; ALT=altura de plantas em centímetros; NDF=número de dias para o início do florescimento, NPF=número de plantas que floresceram, NP=número de plantas).

Variável***	Quadrado Médio			Média	CV(%)
	Combinação	Proporção	Comb x Prop		
MS	2965,9165 **	106551,5503 **	490,0905	186,84	13,89
ALT1****	4577,4181 **	21893,2618 **	494,7227	86,74	12,42
ALT2	37331,9625 **	179873,8528 **	6308,0762	780,72	8,69
ALT3	25177,1250 *	597886,2900 **	13639,1606	1249,63	8,05
ALT4	37500,6180 **	1482796,4740 **	16788,5877	1368,59	8,30
NDF	233718,04 **	4119031,2000 **	105798,1930	2072,93	13,67
NPF	6,4722 **	33,0417 **	2,3698	14,14	9,75
NPI****	0,2500	0,6444	0,3819	15,78	4,01
NP2	0,5097	1,4361	0,7111	15,69	5,02
NP3	0,6264	1,5638	0,7358	15,62	5,32
NP4	1,6000	2,1194 *	0,9976	15,40	5,94

* Significativo no nível de 5% de probabilidade.

** Significativo no nível de 1% de probabilidade.

*** Os valores utilizados foram tomados como totais de parcelas.

**** 1, 2, 3 e 4 são diferentes épocas de amostragens, respectivamente, estabelecimento, crescimento vegetativo, florescimento e no final do ensaio.

Tabela 16 - Comparação entre as médias das combinações entre as populações de *S. guianensis* (SG) e *S. scabra* (SS), para as variáveis MS (matéria seca em gramas), ALT (altura de plantas em centímetros), NDF (número de dias para o início do florescimento) e NPF (número de plantas que floresceram).

Comb.	Variável*						
	MS	ALT1**	ALT2	ALT3	ALT4	NDF	NPF
SG1 X SS1	207,8 A	170,7 A	836,7 AB	1284,7 AB	1387,3 AB	2256,2 A	15,30 A
SG1 X SS2	172,7 B	141,0 B	785,9 BC	1235,1 AB	1301,9 B	2080,2 AB	14,35 AB
SG1 X SS3	200,8 A	169,8 A	862,1 A	1298,3 A	1428,0 A	2122,0 AB	14,30 AB
SG2 X SS1	186,9 AB	176,3 A	771,3 BC	1284,1 AB	1427,9 A	2184,9 AB	14,65 AB
SG2 X SS2	184,2 AB	147,4 B	720,7 C	1244,0 AB	1366,9 AB	1960,8 B	13,65 B
SG2 X SS3	169,7 B	138,2 B	755,1 C	1216,4 AB	1335,0 AB	1905,7 B	13,60 B
SG3 X SS1	192,2 AB	149,0 B	768,3 C	1191,4 B	1324,3 AB	2070,5 AB	13,95 AB
SG3 X SS2	185,2 AB	148,9 B	759,1 C	1261,6 AB	1375,5 AB	2006,8 AB	13,70 AB
SG3 X SS3	182,3 AB	136,6 B	767,3 C	1230,7 AB	1370,7 AB	2069,5 AB	13,75 AB

*Médias seguidas de mesma letra, na mesma coluna, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey, no nível de 5% de probabilidade. Os valores utilizados foram as médias de 4 repetições, tomadas como totais de parcelas.

** 1, 2, 3 e 4 são diferentes épocas de amostragens, respectivamente, estabelecimento, crescimento vegetativo, florescimento e no final do ensaio.

Tabela 17 - Comparação entre as médias das proporções de plantas entre as espécies *S. guianensis* e *S. scabra*, para as variáveis MS (matéria seca em gramas), ALT (altura de plantas em centímetros), NDF (número de dias para o início do florescimento) e NPF (número de plantas que floresceram).

Variável	Proporção de plantas (<i>S. guianensis</i> : <i>S. scabra</i>)*				
	16 : 0	12 : 4	8 : 8	4 : 12	0 : 16
MS	231,06 A	216,12 AB	212,05 B	179,41 C	95,54 D
ALT1**	189,67 A	161,90 B	152,19 B	134,56 C	127,15 C
ALT2	749,85 BC	714,18 C	761,07 B	778,54 B	899,94 A
ALT3	1454,88 A	1284,51 B	1220,15 B	1140,01 C	1148,61 C
ALT4	1672,93 A	1458,82 B	1326,21 C	1202,10 D	1182,92 D
NDF	2506,25 A	2267,81 B	2086,89 C	1864,86 D	1638,83 E
NPF	13,17 C	13,25 C	14,14 BC	14,75 AB	15,39 A
NP4	15,14 B	15,28 AB	15,28 AB	15,58 AB	15,72 A

*Médias seguidas de mesma letra, na mesma linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey, no nível de 5% de probabilidade. Os valores utilizados foram as médias de 4 repetições, tomadas como totais de parcelas.

** 1, 2, 3 e 4 são diferentes épocas de amostragens, respectivamente, estabelecimento, crescimento vegetativo, florescimento e no final do ensaio.

5. DISCUSSÃO

Diferenças entre populações de *S. guianensis* e entre populações de *S. scabra*, em relação aos caracteres morfológicos e agronômicos, foram relatadas em diversos trabalhos. LEITÃO FILHO & LOVADINI (1974), assinalaram grande variabilidade dentro da espécie *S. guianensis* para: pilosidade, hábito de crescimento, época de florescimento, cor da semente e cor das flores.

Avaliações conduzidas na EMBRAPA/CPAC, mostraram que em 18 acessos de *S. guianensis* as produções de matéria seca acumulada durante o período seco variaram de 137 a 1815 kg/ha, no ano de 1976 (EMBRAPA-CPAC, 1976) e em outros 22 acessos a produção de matéria seca por planta, digestibilidade "in vitro" da matéria seca, e proteína bruta, variaram de 105 a 400 g/planta/corte, 41 a 58% e de 9,8 a 11,5%, respectivamente, sendo os valores, médias obtidas entre os anos de 1982 a 1985 (EMBRAPA-CPAC, 1987).

Segundo CAMERON et al. (1984), a ampla variabilidade genética observada para os diversos caracteres de interesse agrônomo confere à espécie *S. guianensis*, alto potencial como planta forrageira, e também para utilização em trabalhos de melhoramento.

Diferenças genéticas para caracteres como dias para o florescimento, diâmetro médio da planta, área basal, hábito de crescimento e produções de matéria verde e seca, foram observadas entre 21 populações de *S. guianensis* por MARTINS & VELLO (1983). Os coeficientes de determinação genotípica indicaram que os caracteres hábito de crescimento e dias para o florescimento podem responder mais rapidamente à seleção. O melhoramento para a produção de matéria seca e verde poderá ser mais difícil, entretanto seleções para maior diâmetro médio e/ou área basal de plantas, podem aumentar indiretamente a produção de matéria seca, por se tratar de caracteres correlacionados.

BATTISTIN (1981) e BATTISTIN & MARTINS (1988), avaliaram caracteres vegetativos e reprodutivos de diferentes espécies de *Stylosanthes*, com o objetivo de determinar a variabilidade intra e interespecífica deste gênero. Verificaram que *S. scabra* foi uma das espécies que apresentou maior variabilidade intraespecífica. Em relação aos caracteres vegetativos, dos oito avaliados, seis apresentaram significância entre populações: comprimento e largura do folíolo central, comprimento e largura do folíolo lateral direito, comprimento da estípula e comprimento do apêndice central da estípula. Em relação às características reprodutivas, apresentaram significância entre populações os seguintes caracteres: comprimento e largura do estandarte,

comprimento da asa, comprimento do artículo superior, comprimento do artículo inferior e comprimento do apêndice terminal.

No presente trabalho, exceto para altura de plantas, houve pouca diferença entre as populações estudadas, provavelmente devido à semelhança entre os locais em que foram coletadas e a semelhança entre as características morfológicas.

PATERNIANI (1988) também encontrou pouca variabilidade genética, utilizando a técnica de eletroforese de proteínas, para populações das espécies *S. guianensis*, *S. scabra* e *S. viscosa* coletadas na região de Piracicaba e São Pedro. A autora relacionou esse monomorfismo isoenzimático ao efeito fundador, que causa deriva genética, ou seja, a colonização das áreas estudadas deve ter ocorrida com poucos indivíduos, apresentando restrita variabilidade genética.

Apesar da pouca variabilidade entre as populações, houve diferença significativa entre as combinações das populações, em todas as variáveis, exceto para o número de plantas, mostrando que a capacidade de associação entre as populações foi diferente. Este resultado indica que as performances individuais das populações podem não ser um bom parâmetro para determinar o comportamento das combinações ou consórcios (Tabela 15).

GERALDI (1983), estudando o consórcio entre milho e feijão, em sua proposta de um modelo dialélico para determinar as capacidades gerais e específica de combinação para culturas consorciadas, verificou que no milho, os cultivares superiores em monocultivo mostraram o mesmo comportamento em consórcio, no entanto, para o feijão, foi observada uma tendência justamente inversa, concluindo que para o melhoramento do feijoeiro

para a utilização em consórcio, as avaliações devem ser feitas nesta condição, ou seja, na presença do milho.

Este resultado também foi encontrado por PONTES (1988), estudando o comportamento de seis populações de *S. guianensis*, associadas a quatro gramíneas forrageiras tropicais (*Melinis minutiflora*, *Andropogon gayanus*, *Panicum maximum* cv. Green Panic e *Setaria anceps* cv. Nandi), em um experimento utilizando um modelo de dialelo parcial, concluiu que: "as melhores combinações em consórcio foram aquelas onde ocorreu uma alta complementação (altas capacidades geral e específica de combinação) entre populações e espécies, ao contrário das piores combinações. Este fato vem indicar que as combinações promissoras para o uso em consórcio não podem ser determinadas através do comportamento de seus componentes em monocultivo."

Apesar do emprego da consorciação, entre gramíneas e leguminosas, ser amplamente reconhecido pelos pesquisadores como uma forma de melhorar os níveis da produção animal e de se manter a sustentabilidade das pastagens, a metodologia de seleção de genótipos adaptados a esse sistema ainda é deficiente. Essa deficiência ocorre principalmente nas fases iniciais de avaliação, onde muitos genótipos são introduzidos e a quantidade de combinações possíveis, entre gramíneas e leguminosas, é muito grande.

Muitas vezes, a seleção é feita necessariamente de forma arbitrária, considerando-se apenas a produção de matéria seca, em pequenas parcelas, sob regime de cortes. O potencial produtivo de uma espécie forrageira é importante, entretanto, em pastagens consorciadas, outros atributos também devem ser avaliados, dentre eles, aqueles que só se expressam em associação e/ou sob pastejo, como: competitividade (competição interespecífica),

palatabilidade relativa, resistência ao pisoteio, rebrota após a desfoliação, produção de sementes e estabilidade da produção (SPAIN & VILELA, 1990).

Uma outra observação é que estresses bióticos, como ataque de pragas e doenças, são muitas vezes menores em pastagens consorciadas que em pastagens monoespecíficas.

CHAKRABORTY et al. (1991), estudaram o desenvolvimento da antracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) em pastagens consorciadas com cinco genótipos de *S. scabra*, onde os tratamentos foram as diferentes combinações entre esses genótipos, em várias proporções, e os mesmos em monocultura. Para o cv. Fitzroy, considerado como susceptível à doença, a associação com outro genótipo resultou em uma menor área foliar contaminada. Em contrapartida, esse tipo de resposta não foi observado com os outros quatro acessos considerados moderadamente resistentes.

A pouca mortalidade de plantas observada no presente trabalho, seja ela devido à própria espécie ("self-thinning") ou devido à outra espécie ("alien thinning"), pode ser atribuída às ótimas condições ambientais em que as plantas foram colocadas, principalmente no que se refere à fertilidade do solo (Tabela 4). Outro fator que poderia explicar esse fato seria o curto período de avaliação, visto que no final do ensaio, começaram a ocorrer mortes nos tratamentos com maior proporção de *S. guianensis*, a espécie com maior capacidade de captar recursos. Assim sendo, é possível que com uma maior duração do trabalho, a mortalidade de plantas aumentasse devido ao esgotamento dos recursos do solo (Tabela 17).

Os resultados da análise convencional mostram que as duas espécies demandam pelos mesmos recursos, onde *S. guianensis* é melhor

competidor que *S. scabra*. Esse tipo de resposta entre duas espécies é bastante comum, e foi observada por vários outros autores.

MARTIN & FIELD (1987), estudando o comportamento de *Avena fatua* e *Triticum aestivum*, em dois experimentos de substituição, utilizando uma técnica que permite a separação dos efeitos da competição ao nível de raízes e da parte aérea, concluíram que as duas espécies demandam pelos mesmos recursos, porém, *A. fatua* tem maior habilidade competitiva que *T. aestivum*, e esta capacidade foi na maior parte, devido a sua grande habilidade competitiva no nível de raízes. ROUSH et al. (1989), analisando as espécies *Lolium multiflorum* e *Triticum aestivum*, encontraram que as duas espécies demandam pelos mesmos recursos, com *T. aestivum* sendo melhor competidor que *L. multiflorum*.

FLEMING et al. (1988), testaram as espécies *Aegilops cylindrica*, *Bromus tectorum* e *Triticum aestivum* em todas as combinações possíveis, em experimentos de substituição, para determinar as relações competitivas durante a fase de crescimento vegetativo, sob diversas condições ambientais. Nas condições onde as temperaturas diurnas e noturnas eram de 18/10 °C e a umidade do solo foi mantida em -33kP, as produções relativas de matéria seca indicaram que as três espécies demandam pelos mesmos recursos, porém existe uma hierarquia entre elas quanto as suas capacidades de competir, onde *T. aestivum* é mais competitivo que *A. cylindrica*, que por sua vez, é mais competitivo que *B. tectorum*. Quando as condições ambientais eram aquelas em que a temperatura dia/noite era de 27/10 °C com -300kPa de umidade no solo (freqüentemente encontradas na costa noroeste do Pacífico dos Estados Unidos), as espécies continuaram demandando pelos mesmos recursos,

entretanto, a competitividade de *A. cylindrica* foi superior a de *T. aestivum*. Esse resultado também foi confirmado pelos dados obtidos para o coeficiente de abundância relativa. Os autores concluíram que em regiões onde predominam altas temperaturas e baixa umidade do solo (noroeste do Pacífico), a invasora *A. cylindrica* pode ser uma competidora mais severa para a cultura do trigo do que em regiões mais frias e úmidas. A campo, ficou comprovado, de fato, que *A. cylindrica* é a principal invasora da cultura do trigo.

A espécie *S. guianensis* sempre se apresentou mais vigorosa que *S. scabra*, desde a fase de estabelecimento, até a data do corte. A Figura 2-A ilustra estas diferenças, na fase de estabelecimento.

A diferença entre as espécies também pode ser notada observando-se as médias obtidas para a produção de matéria seca e para a altura de plantas nas avaliações das espécies em monocultura (Tabela 10 e Tabela 11). Apenas com relação à altura de plantas na fase de crescimento vegetativo (ALT2), *S. guianensis* foi inferior a *S. scabra*. Isto, no entanto, pode não estar necessariamente correlacionado com o vigor da planta, pois *S. guianensis* poderia estar alocando recursos para o desenvolvimento de ramificações, e *S. scabra*, por não possuir ramos longos e vigorosos, poderia estar concentrando energia para o crescimento vertical.

Esta hipótese se fundamenta nos resultados obtidos para comprimento de ramos (CR) no final do ensaio e para altura de plantas durante o crescimento vegetativo (ALT2), quando se avaliou a espécie *S. guianensis* em monocultura. O teste F para CR não foi significativo no nível de 5% de probabilidade, sendo as médias gerais para as populações SG1, SG2 e SG3, respectivamente, 806,17, 886,00 e 973,33 cm/vaso. Observando-se os

resultados de ALT2 na Tabela 12, verifica-se que houve uma tendência das respostas para essas variáveis estarem inversamente correlacionadas.

S. scabra é uma espécie alotetraplóide, originada do cruzamento entre uma espécie da seção STYLOSANTHES, provavelmente *S. viscosa*, com outra da seção ASTYPOSANTHES, formando um anfidiplóide estéril, e com posterior duplicação do número de cromossomos, houve o restabelecimento da fertilidade (STACE & CAMERON, 1984).

Vários autores têm citado que espécies poliplóides em geral, por possuírem maior número de cromossomos, apresentam conseqüentemente, maior volume nuclear e celular. Esse aumento, se não associado a uma correspondente redução no número de células, pode provocar o crescimento exagerado de certas partes da planta, e que pode ser vantajoso em alguns casos. Esse efeito é conhecido como "gigantismo". No caso específico dos alopoliplóides, existe a possibilidade de aliar-se a este efeito, a vantagem de reunir em um indivíduo, genomas diferentes, o que muitas vezes, pode trazer benefícios adaptativos. ALLARD (1971) inclui a poliploidia entre as principais formas de evolução em plantas, juntamente com variação mendeliana e hibridação interespecífica. REMMERT (1980) afirma que a poliploidia é o primeiro passo para a adaptação de um organismo a ambientes extremos.

Segundo STEBBINS (1950), Hagerup em 1932, foi o primeiro a publicar o conceito de que os poliplóides são mais tolerantes a condições ecológicas extremas do que seus parentes diplóides. Este mesmo autor faz uma ampla revisão bibliográfica a respeito da distribuição geográfica e o nível de poliploidia, e conclui não haver regras gerais, o mesmo ocorrendo no trabalho de BANDEL (1972), estudando este assunto na família *Leguminosae*.

No caso das duas espécies estudadas, a espécie diplóide, *S. guianensis*, se apresentou sempre mais vigorosa, demonstrando que no caso de *S. scabra*, o efeito do gigantismo não ocorre. Entretanto, o trabalho não permite concluir sobre a capacidade das espécie em colonizar novas áreas.

Todavia, segundo BOGDAN (1977), BARRIGA (1979), BATTISTIN (1981) e REIS (1984), o comprimento e o formato em gancho do apêndice terminal no ápice do artículo superior do lomento presente em *S. scabra*, deve provavelmente, exercer um papel relevante na dispersão das sementes a longas distâncias, e ao contrário, as sementes do artículo basal, têm dispersão mais restrita, limitando-se à projeção da copa da planta-mãe. Espécies como *S. guianensis*, portanto, que possuem apenas um artículo no qual o apêndice terminal é ausente, deve ter dispersão mais restrita que *S. scabra*.

Aliado a esse fato, alguns trabalhos indicam que a espécie *S. scabra* possui maior capacidade reprodutiva que *S. guianensis*. REIS (1984), em um experimento em pequenas parcelas, conduzido em Piracicaba, detectou uma produção de 2081, 1145 e 1064 sementes/planta para *S. scabra*, *S. guianensis* var. *microcephala* e *S. guianensis* var. *canescens*, respectivamente. PATERNIANI (1988), estudando a produção de sementes para três espécies do gênero *Stylosanthes* na região de Piracicaba e São Pedro, em condições naturais de pastagens, encontrou para *S. scabra* e *S. guianensis* uma produção média por planta adulta de 120,84 e 26,54 sementes/planta em Piracicaba e de 408,58 e 44,39 sementes/planta em São Pedro, respectivamente. A baixa produção de sementes de *S. guianensis* foi também constatada, pelo presente autor, durante o período de coleta das populações para a utilização neste trabalho.

Esses fatos indicam que, provavelmente, *S. scabra* possui maior capacidade de dispersão que *S. guianensis*, devido à morfologia do lomento e à maior produção de sementes.

SOARES (1980), estudando a ecologia de populações de *S. guianensis*, em que um dos objetivos específicos foi comparar a distribuição fracionária de energia entre dez populações, encontrou valores de esforço reprodutivo, expressos em porcentagem do peso seco, que variaram de 3,7 a 27,6 %. Os recursos alocados para as raízes variaram de 4,4 a 13,6 %, para caule e ramos de 43% a 65,7 % e de 10,7 a 34,7 para as folhas. O autor concluiu que aquelas populações oriundas de ambientes mais instáveis destinaram mais energia à reprodução, do que aquelas oriundas de ambientes estáveis. Populações de hábito prostrado ou tendente a prostrado, alocaram maior quantidade de energia à produção de folhas e ramos (estrategistas K), do que as populações de porte ereto (estrategistas r). Os resultados indicaram que não houve analogia entre precocidade e esforço reprodutivo, como preconizada pela teoria da seleção r e K.

REIS (1984), por sua vez, concluiu que *S. guianensis* var. *canescens*, *S. guianensis* var. *microcephala* e *S. viscosa*, alocaram mais energia para as atividades não reprodutivas, comportando-se tipicamente como estrategistas K e, ao contrário do que encontrou SOARES (1980), existiu analogia entre a precocidade e o esforço reprodutivo, para as espécies estudadas, como preconizado por PIANKA (1970).

Agregando-se esses dados aos obtidos no presente trabalho, verificamos que existe uma concordância quanto às espécies e suas estratégias, ou seja, *S. guianensis* é mais competitivo (vigoroso), mais tardio,

aloca menos recursos para a reprodução, sendo portanto um estrategista K, ao passo que *S. scabra* é menos competitivo, mais precoce, aloca mais recursos para a reprodução, um estrategista r. Como citado anteriormente, os estrategistas r são mais adaptados a ambientes perturbados, sendo os estrategistas K, mais adaptados a ambientes estáveis. Portanto, pelos resultados obtidos, é de se esperar que *S. guianensis* seja substituído por *S. scabra* em ambientes altamente perturbados (alta mortalidade independente da densidade), por outro lado, em ambientes mais estáveis (alta mortalidade dependente da densidade), *S. guianensis* teria maior probabilidade de sobrevivência

Cabe ressaltar que estudos sobre o regime das perturbações ambientais, ou seja, tamanho da área perturbada, magnitude da perturbação (intensidade e severidade) e frequência de ocorrência, devem ser feitos para determinar o grau de importância que cada uma delas, bem como as interações entre elas, exercem sobre a mortalidade independente da densidade, no referido ambiente, e suas consequências na sobrevivência das populações.

Os resultados obtidos, somados aos dados da bibliografia sobre a capacidade de dispersão das sementes, explicam, em parte, o padrão de distribuição espacial das espécies encontrado por PATERNIANI (1984). A distribuição em colônias, pode ser devido ao alto grau de competição por recursos entre as espécies, ou seja, elas exploram os mesmos recursos ambientais, e o melhor competidor forma um "território" em que plantas menos competitivas não conseguem se estabelecer (PIELOU, 1962), além do que, de acordo com o princípio de Gause, quando as espécies competem pelos mesmos recursos, pode haver a extinção da espécie menos competitiva se não houver um "refúgio" onde ela possa retirar os recursos mínimos para a sobrevivência. Logo,

por apresentar maior capacidade de dispersão, *S. scabra* pode "atingir" esses "refúgios" deixados por *S. guianensis* e formar novas colônias.

6. CONCLUSÕES

Através dos resultados obtidos no presente trabalho, foi possível concluir que:

- 1) A variabilidade interpopulacional para ambas espécies, em monocultura, foi observada somente para altura de plantas. No caso de *S. guianensis*, essa variabilidade ocorreu nas fases de estabelecimento e crescimento vegetativo, e para *S. scabra*, foi observada nas fases de crescimento vegetativo, florescimento e no final do ensaio.
- 2) Apesar da densidade de plantas por vaso ter sido alta, a porcentagem de mortalidade foi extremamente baixa, fazendo com que as análises, tanto a estatística como a convencional, não acusassem diferenças

significativas para essa variável, em todas as fases amostradas. Esse resultado foi provavelmente, devido às ótimas condições ambientais (alta fertilidade do solo e condição de casa de vegetação), aliado ao curto período de avaliação.

- 3) Houve diferença significativa entre as proporções das duas espécies, para todos os caracteres avaliados, exceto para número de plantas. A produção de matéria seca foi maior, quanto maior era o número de plantas de *S. guianensis*.
- 4) Apesar da pouca variabilidade entre as populações, houve diferença significativa entre as combinações, para todas as variáveis, exceto para número de plantas, demonstrando que a performance das populações em monocultura pode não ser um bom parâmetro para previsão do comportamento das mesmas quando em associação.
- 5) *S. guianensis* se mostrou sempre mais vigoroso que *S. scabra*, e apresentou maiores valores de produção relativa e maior habilidade competitiva, em todas as combinações entre as populações.
- 6) As espécies demandam pelos mesmos recursos ambientais, e provavelmente, não podem coexistir indeterminadamente num mesmo habitat, sem que haja um "refúgio" para o pior competidor, no caso, *S. scabra*.

- 7) Os resultados também corroboram as conclusões de outros trabalhos, indicando que *S. guianensis* se comporta como um estrategista K e *S. scabra* como um estrategista r.

7 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAHAMSON, W. G. & GADGIL, M. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, *Compositae*). *American Naturalist*, Chicago, **107**:651-661, 1973.

ADEE, S. R.; PFENDER, W. F.; HARTNETT, D. C. Competition between *Pyrenophora tritici-repentis* and *Septoria nodorum* in the wheat leaf as measured with de Wit replacement series. *Phytopathology*, St. Paul, **80**:1177-1182, 1990.

ALLARD, R. W. *Princípios do melhoramento genético das plantas*. Rio de Janeiro, USAID, 1971. 381p.

- ANTONOVICS, J. & LEVIN, D. A. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, 11:411-452, 1980.
- AUSTIN, M. P.; FRESCO, L. F. M.; NICHOLLS, A. O.; GROVES, R. H.; KAYE, P. E. Competition and relative yield: estimation and interpretation at different densities and under various nutrient concentrations using *Silybum marianum* and *Cirsium vulgare*. **Journal of Ecology**, Oxford, 76:157-171, 1988.
- BANDEL, G. Variação numérica de cromossomos e evolução nas leguminosas. Piracicaba, 1972. 138p. (Doutoramento - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).
- BARRIGA, J. P. Autoecologia de *Stylosanthes humilis* H.B.K.: Avaliação da variabilidade morfológica e estudos da biologia de semente. Piracicaba, 1979. 97p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).
- BARROS, L. M. Avaliação da variabilidade de caracteres agronômicos em populações de *Stylosanthes guianensis* (Albl.) Sw. Piracicaba, 1978. 108p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).

- BATTISTIN, A. Estudo biossistemático de diferentes taxons do gênero *Stylosanthes* Sw. (*Leguminosae* - *Papilionoideae*). Piracicaba, 1981. 106p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).
- BATTISTIN, A. & MARTINS, P. S. Variability in morphological characters of different taxons of the genus *Stylosanthes* Sw. (*Leguminosae-Papilionoideae*). **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, 11:111-121, 1988.
- BOGDAN, A. V. **Tropical pasture and fodder plants (Grasses and Legumes)**. New York, Longman, 1977. 475p.
- BOYCE, M. S. Restitution of r-and K-selection as a model of density-dependent natural selection. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, 15:427-447, 1984.
- BRANDÃO, M.; COSTA, N. M. S. & SCHULTZE-KRAFT, R. *Pauciflora* uma nova variedade de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 36., Curitiba, 1985. **Anais**. Curitiba, Sociedade Botânica do Brasil, 1986. p.323.
- BURT, R. L.; EDYE, L. A.; GROF, B.; WILLIAMS, R. J. Assessing the agronomic potential of the genus *Stylosanthes* in Australia. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 11., Queensland, 1970. **Proceedings**. St. Lucia, Univ. Queensland Press, 1970. p.219-223.

CAMERON, D. F.; HUTTON, E. M.; BROLMANN, J.B. Plant breeding in *Stylosanthes*. In: STACE, H. M. & EDYE, L. A. , ed.. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984. p.589-606.

CAMERON, D. F. & MANNETJE, L. Effects of photoperiod and temperature on flowering of twelve *Stylosanthes* species. **Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.** Melbourne, 17:417-424, 1977.

CHAKRABORTY, S.; PETTITT, A. N.; CAMERON, D. F.; IRWIN, J. A. G.; DAVIS, R. D. Anthracnose development in pure and mixed stands of the pasture legume *Stylosanthes scabra*. **Phytopathology**, St. Paul, 81:788-793, 1991.

CONNOLLY, J. On difficulties with replacement-series methodology in mixtures experiments. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, 23:125-137, 1986.

COSTA, N. M. S. & FERREIRA, M. B. Some brazilian species of *Stylosanthes*.. In: STACE, H. M. & EDYE, L. A. , ed.. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984. p.23-48.

CRAWLEY, M. J. **Plant ecology**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 1986, 496p.

de WIT, C. T. & van den BERGH, J. P. Competition between herbage plants. **Netherland Journal Agriculture Science**, Wageningen, **13**:212-221, 1965.

EDYE, L. A.; BURT, R. L.; WILLIAMS, W. T.; WILLIAMS, R. J.; GROF, B. A preliminary agronomic evaluation of *Stylosanthes* species. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, **24**:511-525, 1973.

EDYE, L. A. & CAMERON, D. G. Prospects for *Stylosanthes* improvement and utilization. In: STACE, H. M. & EDYE, L. A. , ed.. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984. p.571-587.

EDYE, L. A.; GROF, B.; WALKER, B. Agronomic valiation and potential utilization of *Stylosanthes*. In: STACE, H. M. & EDYE, L. A., ed. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984. p.547-570.

EMBRAPA-CPAC. **Relatório técnico anual do Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados 1975/1976**. Planaltina, EMBRAPA-CPAC, 1976, 154p.

EMBRAPA-CPAC. **Relatório técnico anual do Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados 1982/1985.** Planaltina, EMBRAPA-CPAC, 1987, 532p.

EMBRAPA-CPAC. **Relatório técnico anual do Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados 1987/1990.** Planaltina, EMBRAPA-CPAC, 1994, 366p.

FERREIRA, M. B. & COSTA, N. M. S. **O gênero *Stylosanthes* Sw. no Brasil.** Belo Horizonte, EPAMIG, 1979, 108p.

FIRBANK, L. G. & WATKINSON, A. R. On the analysis of competition within two-species mixtures of plants. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, **22**:503-517, 1985.

FLEMING, G. F.; YOUNG, F. L. & OGG JR, A. G. Competitive relationships among winter wheat (*Triticum aestivum*), jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*), and downy brome (*Bromus tectorum*). **Weed Science**, Champaign, **36**:479-486, 1988.

GADGIL, M & SOLBRIG, O. T. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. **American Naturalist**, Chicago, **106**:14-31, 1972.

- GERALDI, I. O. Método de análise estatística para combinação de cultivares em consórcio. Piracicaba, 1983. 120p. (Doutoramento - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).
- GRIME, J. P. Competition and diversity in herbaceous plants - a reply. **Nature**, London, 244:310-311, 1973.
- GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, Chicago, 111:1169-1194, 1977.
- GRIME, J. P. **Plant strategies and vegetation processes**. Chichester, John Wiley & Sons, 1979. 222p.
- GOLDBERG, D. E. & WERNER, P. A. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. **American Journal of Botany**, Miami, 70:1098-1104, 1983.
- HARPER, J. L. **Population biology of plants**. London, Academic Press, 1977. 892p.
- HARPER, J. L. & OGDEN, J. The reproductive strategy of higher plants. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. **Journal of Ecology**, Oxford, 58:681-698, 1970.

- HIGLEY, L. G. & PEDIGO, L. P. Soybean yield responses and intraspecific competition from simulated seedcorn maggot injury. **Agronomy Journal**, Madison, **83**:135-139, 1991.
- HILL, J. & SHIMAMOTO, Y. Methods of analysing competition with special reference to herbage plants. I. Establishment. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, **81**:77-89, 1973.
- HOPKINSON, J. M. & WALKER, B. Seed production of *Stylosanthes* cultivars in Australia. In: STACE, H. M. & EDYE, L. A., ed. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984, p.433-449.
- ISON, R. L. & HOPKINSON, J. M. Pastures legumes and grasses of warm climate regions. In: HALEVY, A. H., ed. **Handbook of flowering**. Boca Raton, CRC Press, 1985. Volume 1, p.203-251.
- ISON, R. L. & HUMPHREYS, L. R. Reproductive physiology of *Stylosanthes*. In: STACE, H. M. & EDYE, L. A., ed. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984. p. 257-277.
- JOLLIFFE, P. A. ; MINJAS, A. N. & RUNECKLES, V. C. A reinterpretation of yield relationships in replacement series experiments. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, **21**:227-243, 1984.

KARZAN, K.; MANNERS, J. M.; CAMERON, D. F. Genetic relationships and variation in the *Stylosanthes guianensis* complex assessed by random amplified polymorphic DNA.. **Genome**, Otawwa, **36**:43:49, 1993a.

KARZAN, K.; MANNERS, J. M.; CAMERON, D. F. Genetic variation in agronomically important species of *Stylosanthes* determined using random amplified polymorphic DNA markers. **Theoretical Applied Genetics**. Berlin, **85**:882:888, 1993b.

LEITÃO FILHO, H. F.; & LOVADINI, L. A. A. C. **Considerações sobre o gênero *Stylosanthes* Sw.** Campinas, Instituto Agronômico de Campinas, 1974. 12p. (Boletim Técnico nº10).

MANNETJE, L. The effect of photoperiod on flowering, growth habit, and dry matter production in four species of genus *Stylosanthes* Sw. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, **16**:767-771, 1965.

MANNETJE, L. A revision of varieties of *Stylosanthes guianensis* (Aulb.) Sw. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, **25**:347-362, 1977.

MANNETJE, L. Considerations on taxonomy of the genus *Stylosanthes*. In STACE, H. M. & EDYE, L. A., ed. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984. p.1-21.

- MARSHALL, D. R. & JAIN, S. K. Cohabitation and relative abundance of two species of wild oats. *Ecology*, Brooklyn, **48**:656-659, 1967.
- MARSHALL, D. R. & JAIN, S. K. Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *Avena barbata*. *Journal of Ecology*, Oxford, **57**:251-270, 1969.
- MARTIN, M. P. L. D. & FIELD, R. J. Competition between vegetative plants of wild oat (*Avena fatua* L.) and wheat (*Triticum aestivum* L.). *Weed Research*, Oxford, **27**:119-124, 1987.
- MARTINS, P. S. Aspectos da biologia de populações de leguminosas herbáceas brasileiras. In: COLÓQUIO SOBRE CITOGENÉTICA E EVOLUÇÃO DE PLANTAS, 1., Piracicaba, 1984. **Tópicos de citogenética e evolução de plantas**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1985. p.173 - 184.
- MARTINS, P. S. & VELLO, N. A. Performance and variability of agronomic characters in populations of *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 14., Lexington, 1983. **Proceedings**. Boulder, Westview Press, 1983. p.196-198.
- McGILCHRIST, C. A. & TRENBATH, B. R. A revised analysis of plant competition experiments. *Biometrics*, Raleigh, **27**:659-671, 1971.

- McKEON , G. M. & MOTT, J. J. Seed biology of *Stylosanthes*. In: STACE, H. M. & EDYE, L., A.ed. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984. p.311 - 332.
- McNAUGHTON, S. J. & WOLF, L. L. **General ecology**. New York, Holt, Rinehart and Winston, 1973. 710p.
- MILES, J. W. Effect of age at initiation of short-day treatment on earliness to flower in three *Stylosanthes guianensis* genotypes. **Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.** Melbourne, 22:83-87, 1982.
- MILES, J. W. Natural outcrossing in *Stylosanthes capitata*. **Tropical Grasslands**. Melbourne, 17:83-87, 1983.
- MILES, J. W. Evaluation of potential genetic marker traits and estimation of outcrossing rate in *Stylosanthes guianensis*. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, 36: 259-265, 1985.
- MILES, J. W. & LENNÉ, J. M. Genetic variation within a natural *Stylosanthes guianensis*, *Colletotrichum gloeosporioides* host-pathogen population. **Australian Journal of Agricultural Research**., Melbourne, 35:211-218, 1984.

- MORISHITA, D. W.; THILL, D. C.; HAMMEL, J. E. Wild oat (*Avena fatua*) and spring barley (*Hordeum vulgare*) interference in a greenhouse experiment. **Weed Science**, Champaign, 39:149-153, 1991.
- PALADINES, O. **Potential for increasing beef production in the American Tropics: management and utilization of native pastures in the tropics.** Cali, CIAT, 1974. 32p.
- PATERNIANI, M. L. S. Ecogenética comparativa de três espécies de *Stylosanthes* que ocorrem no Estado de São Paulo: *S. guianensis* (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. e *S. viscosa* Sw. Piracicaba, 1984. 125p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).
- PATERNIANI, M. L. S. Dinâmica populacional de três espécies do gênero *Stylosanthes* (Leguminosae - Papilionoideae): *S. guianensis* (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog e *S. viscosa* Sw. Piracicaba, 1988. 256p. (Doutoramento - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).
- PIANKA, E. R. On r and K-selection. **American Naturalist**, Chicago, 104:592-597, 1970.
- PIANKA, E. R. **Evolutionary ecology.** 2.ed. New York, Harper & Row, 1978. 397p.

- PIELOU, E. C. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. *Journal of Ecology*, Oxford, **50**:357-367, 1962.
- PONTES, O. F. S. Comportamento de populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. associadas com diferentes espécies de gramíneas forrageiras tropicais. Piracicaba, 1988. 228p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).
- POOLE, R. W. *An introduction to quantitative ecology*. New York, McGraw-Hill, 1974. 532p.
- REIS, M. S. Autoecologia de diferentes espécies de *Stylosanthes* Sw.: Análise de alocação de energia e estudos da biologia da semente. Piracicaba, 1984. 170p. (Doutoramento - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).
- REIS, M. S. & MARTINS, P. S. Determinação de parâmetros genéticos relacionados com a dormência das sementes de espécies de *Stylosanthes* Sw. *Ceres*, Viçosa, **33**:363-371, 1986.
- REJMÁNEK, M.; ROBINSON, G. R.; REJMÁNKOVA, E. Weed-crop competition experimental designs and models for data analysis. *Weed Science*, Champaign, **37**:276-284, 1989.
- REMMERT, H. *Ecology. A textbook*. Berlin, Springer-Verlag, 1980. 289p.

SNAYDON, R. W. & SATORRE, E. H. Bivariate diagrams for plant competition data: modifications and interpretation. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, **26**:1043-1057, 1989.

SOARES, A. R. Ecologia de populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. (*Leguminosae* - *Papilionoideae*). Piracicaba, 1980. 96p. (Doutoramento - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/USP).

SPAIN, J. M. & VILELA, L. Perspectivas para pastagens consorciadas na América Latina nos anos 90 e futuros. In: SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA. **Pastagens**. Piracicaba, FEALQ, 1990. p.87-105

SPITTERS, C. J. T. An alternative approach to the analysis of mixed cropping experiments. 1. Estimation of competition effects. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, Wageningen, **31**:1-11, 1983.

STACE, H. M. Breeding systems in *Stylosanthes*. I. Observations of outcrossing in *S. scabra* at an alcohol dehydrogenase locus. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, **33**:87-96. 1982.

STACE, H. M. Genetic systems in *Stylosanthes*. In: STACE, H. M. & EDYE, L. A., ed. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia. 1984. p.141-161.

STACE, H. M. & CAMERON, D. F. Cytogenetics and evolution of *Stylosanthes*. In: STACE, H. M. & EDYE, L. A., ed. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia. 1984. p.49-72.

STEARNS, S. C. A natural experiment in life-history evolution: field data on the introduction of mosquitofish (*Gambusia affinis*) to Hawaii. **Evolution**, Lawrence, **37**:601-617, 1983

STEARNS, S. C. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. **American Naturalist**, Chicago, **123**:56-72, 1984.

STEBBINS, G. L. **Variation and evolution in plants**. New York, Columbia University Press, 1950. 643p.

STEEL, R. G. D. & TORRIE, J. H. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. 2. ed. New York, McGraw-Hill, 1980. 633p.

TAYLOR, D.R. & AARSEN, L. W. On the density dependence of replacement-series competition experiments. **Journal of Ecology**, Oxford, **77**:975-988, 1989.

- TRENBATH, B. R. Models and interpretation of mixture experiments. In: WILSON, J. R. ed. **Plant relations in pastures**. Melbourne, CSIRO, 1978. p.145-162.
- VANGESSEL, M. J. & RENNER, K. A. Redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) and barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) interference in potatoes (*Solanum tuberosum*). **Weed Science**, Champaign, **38**:338-343, 1990.
- VIEIRA, M. L. C.; AGUIAR-PERECIN, M. L. R de; MARTINS, P. S. A cytotaxonomic study in twelve brazilian taxa of *Stylosanthes* Sw., Leguminosae. **Cytologia**, Tokyo, **58**:305:311, 1993.
- WILLEY, R. W. & RAO, M. R. A competitive ratio for quantifying competition between intercrops. **Experimental Agriculture**, Cambridge, **21**:117-125. 1980.
- WILLIAMS, R. J. ; REID, R.; SCHULTZE-KRAFT, R.; COSTA, N. M. S.; THOMAS, D. Natural distribution of *Stylosanthes*. In STACE, H. M. & EDYE, L. A., ed. **The biology and agronomy of *Stylosanthes***. North Ryde, Academic Press Australia, 1984. p.73-101.
- YARBOROUGH, D. E. & BHOWMIK, P. C. Lowbush blueberry-bunchberry competition. **Journal American Society of Agricultural Science**. Alexandria, **118**:54-62, 1993.