ECOLOGIA DE POPULAÇÕES DE ESPÉCIES DE
Amaranthus L., QUE OCORREM NO ESTADO
DE SÃO PAULO, BRASIL

MARIA DE FÁTIMA POLLASTRINI VARGAS

Orientador: Prof. Dr. PAULO SODERO 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
Fevereiro, 1985

O grande problema da humanidade
nao está no domínio da ciência,
mas nos corações e mentes.

Einstein

AGRADECIMENTOS

O autor agradece o apoio recebido durante a realização do curso e deste trabalho, às seguintes pessoas e entidades:

Professor Doutor Paulo Soderó Martins, pela seriedade em sua posição de orientador;

Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pelo auxílio financeiro durante uma parte da realização do curso;

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA, pelo auxílio financeiro durante o curso;

Meus pais, pelo incentivo e confiança na conclusão deste trabalho;

Maria Lúcia Carneiro Vieira, pelo carinho com que me ofereceu sua ajuda, tornando possível a concretização deste trabalho;

Itamar Soares de Mello, pelo interesse e apoio nas primeiras tentativas de análise dos dados,

Senhora Angela Monnerat, pela datilografia dos manuscritos.

I N D I C E

1. INTRODUÇÃO	01
2. REVISÃO DE LITERATURA	04
2.1. Aspectos botânicos do gênero <u>Amaranthus</u>	04
2.2. Aspectos históricos e potencialidades de algumas espécies do gênero <u>Amaranthus</u>	13
2.3. Aspectos do crescimento vegetativo e reprodutivo	16
2.4. Fracionamento de energia	18
2.5. Caracterização da competição intraespecífica	23
2.6. Caracterização da competição interespecífica	27
3. MATERIAL E MÉTODO	33
3.1. Determinação do ciclo vital	33
3.1.1. Instalação do experimento	33
3.1.2. Caracterização do crescimento vegetativo e reprodutivo de <u>A. hy-</u> <u>bridus</u> , <u>A. retroflexus</u> , <u>A. spinosus</u> e <u>A. viridis</u>	34
3.1.3. Distribuição fracionária de energia	35
3.2. Estudo de aspectos da dinâmica populacional	36
3.2.1. Instalação do experimento	36
3.2.2. Ensaio de densidade para caracteri- zação da competição intraespecífica	36
3.2.3. Ensaio de competição para caracte- rização da competição interespecífica	37

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	40
4.1. Determinação do ciclo vital	40
4.1.1. Caracterização do crescimento vegetativo e reprodutivo de <u>A. hybridus</u> , <u>A. retroflexus</u> , <u>A. spinosus</u> e <u>A. viridis</u>	40
4.2. Estudo de aspectos da dinâmica populacional	65
4.2.1. Estudo referente a populações naturais de <u>A. hybridus</u> e <u>A. deflexus</u>	65
4.2.2. Caracterização da competição intra-específica	67
4.2.3. Caracterização da competição inter-específica	69
5. CONCLUSÕES	90
6. LITERATURA CITADA	92

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Comprimento médio, em cm, da haste principal e da inflorescência principal de 10 plantas durante o ciclo vital de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 2. Medidas das taxas de crescimento calculadas a partir dos gráficos 3, 4, 5 e 6, considerando intervalos constantes de 10 dias, onde $V = S/T$, sendo V = taxa de crescimento em cm/dia, S = comprimento (cm), T = tempo (dias); calculados para haste principal e inflorescência de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 3. Medidas do comprimento em cm, referentes à haste principal, raiz e inflorescência, efetuadas após o término do experimento em condições de laboratório, para 10 plantas de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 4. Análise da variância segundo delineamento inteiramente casualizado dos dados apresentados na tabela III. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 5. Teste de Tukey aplicado aos dados apresentados na tabela 3, utilizando valores de Δ a 5% e a 1% de probabilidade, onde letras iguais unem médias que não apresentam diferenças significativas.

Tabela 6. Medidas do peso seco em gramas, referentes a ramos + folhas, inflorescências + sementes e raiz em 10 plantas de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis e suas respectivas médias ($\bar{x}$) e coeficientes de variação (CV). Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 7. Análise da variância segundo delineamento inteiramente casualizado dos dados apresentados na tabela 6. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 8. Teste de Tukey aplicado aos dados apresentados na tabela 6, utilizando valores de Δ a 5% e a 1% de probabilidade, onde letras iguais unem médias que não apresentam diferenças significativas. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 9. Dados referentes à alocação de energia, expressos em porcentagem (%) de matéria seca, destinada a ramos + folhas, inflorescências + sementes e raiz, para 10 plantas de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis, com suas respectivas médias ($\bar{x}$) e coeficientes de variação (CV). Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 10. Número total de plantas e número de plantas/m² observadas em quadrados de 1m x 1m, 2m x 2m, 3m x 3m, 4m x 4m e 5m x 5m, em populações naturais de A. deflexus e A. hybridus. Piracicaba, 1983.

Tabela 11. Peso seco e porcentagem de alocação de energia para ramos + folhas e inflorescências + sementes, em 5 plantas provenientes de populações naturais de A. deflexus e A. hybridus. Piracicaba, 1983.

Tabela 12. Dados médios de 3 repetições, referentes a número de plantas sobreviventes, peso médio por planta sobrevivente e porcentagem de sobrevivência nas densidades de semeadura de 6, 12, 24, 48, 96 de A. deflexus e A. hybridus. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Tabela 13. Peso seco médio em gramas total, de ramos + folhas, inflorescências + sementes e raiz, de três repetições, obtidos a partir da média do número de sobreviventes de cada vaso em ensaio de densidade em vasos de A. deflexus e A. hybridus. Piracicaba, 1983.

Tabela 14. Dados médios de 3 repetições relativas a porcentagem de alocação de energia, tomados a partir do peso em gramas, destinados a ramos + folhas, inflorescências + sementes e raiz, nas densidades de semeadura de 6, 12, 24, 48, 96, em condições experimentais de vasos, para A. deflexus e A. hybridus. Piracicaba, 1983.

Tabela 15. Dados médios de 3 repetições relativos ao número de plantas e respectivas porcentagens de sobrevivência em ensaio de competição em vasos, de A. deflexus (D) e A. hybridus (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D \quad 25\%H$

$P_2 = 50\%D \ 50\%H$, $P_3 = 25\%D \ 75\%H$ e $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes para cada repetição. Piracicaba, 1983.

Tabela 16. Dados médios referentes a 3 repetições do peso seco em gramas de ramos + folhas, inflorescências + sementes e peso seco total obtidos em ensaio de competição em vasos, entre A. deflexus (D) e A. hybridus (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D \ 25\%H$, $P_2 = 50\%D \ 50\%H$, $P_3 = 25\%D \ 75\%H$, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes por repetição. Piracicaba, 1983.

Tabela 17. Dados médios referentes a 3 repetições da alocação de energia obtidos através do peso em gramas para ramos + folhas e inflorescências + sementes, em ensaios de competição em vasos entre A. hybridus (H) e A. deflexus (D), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D \ 25\%H$, $P_2 = 50\%D \ 50\%H$, $P_3 = 25\%D \ 75\%H$, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes por repetição. Piracicaba, 1983.

Tabela 18. Dados referentes ao cálculo da produtividade relativa da espécie A. deflexus (RD) e A. hybridus (RH), calculados a partir da seguinte fórmula

$$R_x = \frac{\bar{X}_x}{Y_x}$$

onde R_x = produtividade relativa da espécie x em gramas,

X_x = produtividade da espécie x em mistura (g), e

Y_x = produtividade da espécie x em mistura. A produtividade total relativa (PTR) é obtida através da soma dos valores RD + RH nas diferentes proporções de espécies estudadas. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1. Curva de crescimento da haste principal em cm, de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis, durante o ciclo vital. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 2. Curva de crescimento da haste principal e da inflorescência em cm, de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis, onde V_4 , V_5 ... correspondem a taxas de crescimento da inflorescência tomadas em cm/dia. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 3. Curva de crescimento da haste principal e da inflorescência em cm, durante o ciclo vital de A. hybridus, onde V_1 , V_2 correspondem às taxas de crescimento da haste principal e da inflorescência, tomadas em cm/dia. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 4. Curva de crescimento da haste principal e da inflorescência, em cm, durante o ciclo vital de A. retroflexus, onde V_1 , V_2 correspondem a taxas de crescimento da haste e da inflorescência, tomadas em cm/dia. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 5. Curva de crescimento da haste principal e da inflorescência, durante o ciclo vital de A. spinosus, onde V_1 , V_2 correspondem às taxas de crescimento da haste principal e da inflorescência, tomadas em cm/dia. Ensaio em vasos, Piracicaba, 1983.

Gráfico 6. Curva de crescimento da haste principal e da inflorescência em cm, durante o ciclo vital de A. viridis, onde V_1 , V_2 ... correspondem a taxas de crescimento tomadas em cm/dia. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 7. Representação esquemática da interseção dos dados referentes ao peso em gramas para ramos + folhas, inflorescências + sementes e raízes, em A. viridis, A. spinosus, A. hybridus e A. retroflexus. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 8. Representação esquemática da interseção dos dados referentes a comprimento (em cm) para haste, inflorescência e raiz principais, em A. viridis, A. hybridus, A. spinosus e A. retroflexus. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 9. Comparação esquemática da alocação de energia (%) utilizando-se a média dos dados apresentados na tabela 9 e seus respectivos coeficientes de variação. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 10. Representação gráfica da média da porcentagem de sobrevivência de 3 repetições, em ensaio de densidade em vasos de A. hybridus e A. deflexus, cujas densidades de semeadura foram 6, 12, 24, 48, 96. Piracicaba, 1983.

Gráfico 11. Gráfico comparativo do número médio de plantas e peso médio por planta, referentes à média de 3 repetições, em ensaio de densidade em vasos de A. deflexus e A. hybridus, cujas densidades de semeadura foram 6, 12, 24, 48, 96. Piracicaba, 1983.

Gráfico 12. Comparação gráfica da alocação de energia em porcentagem, obtida através do peso seco médio de 3 repetições, nas densidades de semeadura em vasos, de 6, 12, 24, 48, 96, para ramos + folhas, inflorescências + sementes e raiz, de A. deflexus e A. hybridus. Piracicaba, 1983.

Gráfico 13. Porcentagem de sobrevivência média de 3 repetições ao final do ciclo, em ensaio de competição em vasos de A. deflexus (D) e A. hybridus (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D \ 25\%H$, $P_2 = 50\%D \ 50\%H$, $P_3 = 25\%D \ 75\%H$, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes para cada repetição. Piracicaba, 1983.

Gráfico 14. Produtividade média de matéria seca total, em gramas, medida ao final do ciclo, em ensaio de competição em vasos, de A. deflexus (D) e A. hybridus (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D \ 25\%H$, $P_2 = 50\%D \ 50\%H$, $P_3 = 25\%D \ 75\%H$ e $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes para cada repetição. Piracicaba, 1983.

Gráfico 15. Porcentagem média da alocação de energia de 3 repetições, obtida através do peso seco em gramas, em ensaio de competição entre A. deflexus (D) e A. hybridus (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D \ 25\%H$, $P_2 = 50\%D \ 50\%H$, $P_3 = 25\%D \ 75\%H$, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes para cada repetição. Piracicaba, 1983.

Gráfico 16. Comparação gráfica da produtividade total relativa (PTR), produtividade relativa de A. hybridus (Rx) e produtividade relativa de A. deflexus (Ry). Ensaio de competição em vasos. Piracicaba, 1983.

ECOLOGIA DE POPULAÇÕES DE ESPÉCIES DE AMARANTHUS L.,
QUE OCORREM NO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL

Maria de Fátima Pollastrini Vargas

Paulo Sodero Martins

- Orientador -

RESUMO

Este trabalho discute aspectos da ecologia de populações de espécies de Amaranthus, encontradas no Estado de São Paulo, Brasil. Para tanto, são analisadas características do ciclo vital, fracionamento de energia em atividades vegetativas e reprodutivas e aspectos da competição intra e interespecífica das espécies A. deflexus e A. hybridus, participantes da mesma estrutura populacional em condições naturais.

Através de ensaio em vasos, determinaram-se as taxas de crescimento, duração do ciclo vital, época de florescimento e modelo de alocação de recursos para ramos + folhas, inflorescência+sementes e raízes das espécies A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis.

Para caracterizar a competição intraespecífica de A. hybridus e A. deflexus, foi feito ensaio de densidade em vasos, utilizando-se parâmetros como taxa de sobrevivência e alocação de recursos. No estudo da competição interespecífica, foi feito ensaio por substituição em vasos, de acordo com modelo proposto por de Wit (1960).

Os resultados obtidos indicaram semelhanças entre as espécies A. hybridus e A. retroflexus na duração do

ciclo vital e época de florescimento, enquanto A. spinosus caracterizou-se como a espécie mais tardia e A. viridis como a espécie mais precoce. Valores de esforço reprodutivo foram elevados para A. hybridus, A. retroflexus e A. viridis, enquanto A. spinosus apresentou valores comparativamente baixos.

Em A. deflexus o aumento da competição intraespecífica implica num aumento dos recursos sendo alocados para atividades reprodutivas, enquanto o A. hybridus, nas mesmas condições, aloca mais recursos para atividades vegetativas. A severidade do "self-thinning" intraespecífico é mais intensa para o A. hybridus do que para o A. deflexus.

A análise dos dados da competição interespecífica mostrou que as duas espécies demandam diferentes recursos limitantes do ambiente para sua sobrevivência, sendo que o A. hybridus apresenta crescimento tipicamente vertical, conseguindo uma maior captura da energia solar e o A. deflexus, um crescimento do tipo radial, próximo ao solo e sendo sombreado pelas plantas de A. hybridus. A severidade do "self-thinning" interespecífico foi maior para o A. deflexus que para o A. hybridus.

POPULATION ECOLOGY OF AMARANTHUS L. SPECIES,
OCCURRING IN THE STATE OF S. PAULO, BRASIL

Maria de Fátima Pollastrini Vargas
- Author -

Paulo Sodero Martins - Adviser

SUMMARY

This work discusses aspects of the population ecology of Amaranthus found in São Paulo State, Brazil. The characteristics of the life cycle, energy partitioning and characterization of intra and interespecific competition between A. hybridus and A. deflexus were analysed. These species take part of the same populational structure under natural conditions.

Through pot experiments, growth rates, life cycle duration and resource allocation models for branches + leaves, inflorescence + seeds and roots of A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus and A. viridis species were determined.

Observations under natural conditions showed that A. deflexus and A. hybridus species take part of the same populational structure. Density test was performed to characterize the intraspecific competition using parameters as survival rate and resource allocation. For the study of interespecific competition a test was made by replacement in pots as proposed by de Wit (1960).

The results obtained reveal similarities

between A. hybridus and A. retroflexus species in the life cycle duration and flowering time, while A. spinosus was characterized as the latest specie and A. viridis as the most precocius. The reproductive effort rates were high for A. hybridus, A. retroflexus, while A. spinosus comparatively showed low rates.

The increase in the intraspecific competition in A. deflexus implied on the increase of resources allocated for reproductive activities, while A. hybridus under the same conditions, allocated more resources for vegetative activities. The severity of intraspecific self-thinning was more intense in A. hybridus than in A. deflexus.

The analysis of the interspecific competition data showed that the two species demand different limited resources of the invironment for their survival, being that A. hybridus presented a typically vertical growth with consequent large interception of solar energy and A. deflexus presented a radial growth close to the ground being shadowed by A. hybridus. The severity of interspecific self-thinning was larger for A. deflexus than for A. hybridus.

1. INTRODUÇÃO

O gênero Amaranthus comporta cerca de 50 espécies, distribuídas preferencialmente pelas regiões tropicais do globo e, dentre estas espécies, pelo menos uma dezena são invasoras cosmopolitas (Leitão Filho, 1968). Esta caracterização do gênero possibilita antever a importância que este assume em relação ao homem. Primeiramente, por ser um gênero de região tropical, onde estão situadas as populações humanas mais carentes e, em segundo lugar, devido a sua característica invasora, competindo com culturas comerciais.

Por outro lado, estudos arqueológicos recentes, na América Central e América do Sul, revelaram que algumas espécies de Amaranthus têm estado associadas ao homem desde tempos pré-históricos, sendo portanto, uma das plantas mais antigas cultivadas pelo homem. Este cultivo é datado de 4.800 A.C. (Pal e Khoshoo, 1974).

Dentre as potencialidades do grupo destacam-se a produção de grãos e folhas, sendo que as espécies apresentam ciclo C4 de fotossíntese e um crescimento rápido, completando seu ciclo vital em aproximadamente 90 dias. Análise dos aminoácidos contidos nas sementes de A. edulis revelaram conteúdo em lisina 23 a 30% maior do que no milho o paco-2, aproximadamente a mesma que apresenta a carne de so

ja (Downton, 1973).

No que se refere à produção de folhas, Grubben (1976) enfatiza o valor do amaranto como excelente fonte de vitaminas A e C. Altos níveis de oxalato e nitrato são algumas limitações para seu uso como hortaliça, mas alguns estudos têm mostrado que o consumo de 100g ou menos por dia, não causa problemas dietéticos (Hauptli e Jain, 1980).

Os estudos deste grupo de plantas no Brasil, são bastante escassos e aspectos referentes à ecologia de populações vêm acrescentar dados tanto no sentido do aprimoramento de medidas de controle destas plantas, quando encaradas como ervas daninhas como também, oferecer dados que auxiliem futuros trabalhos de melhoramento, visando o aproveitamento do potencial alimentar de algumas espécies do gênero.

A ecologia de populações pode ser analisada e interpretada sob três aspectos gerais: distribuição espacial e temporal dos indivíduos componentes da população, estudos energéticos e dinâmica de populações. Apesar destes três aspectos serem bem definidos, eles estão intimamente relacionados, principalmente quando se trata de populações de plantas (Harper, 1977).

O presente estudo foi realizado tendo como base os seguintes objetivos específicos:

a) determinar as características do ciclo vital das espécies A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis;

b) comparar a distribuição fracionária de energia entre estas espécies e associá-la a aspectos do ciclo vital e da arquitetura das plantas,

c) determinar aspectos da dinâmica populacional de A. deflexus e A. hybridus, no que se refere à compe-

tição intra e interespecífica, utilizando-se para tanto do enfoque da alocação de energia para atividades vegetativas e reprodutivas.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Aspectos botânicos do gênero *Amaranthus*

O gênero *Amaranthus* é cosmopolita, incluindo plantas invasoras e cultivadas. Algumas espécies são consideradas daninhas, como *A. spinosus* L. em regiões tropicais, *A. hybridus* L., *A. powellii* S. Wats e *A. retroflexus* L. em regiões temperadas. Entre as cultivadas, encontram-se pseudocereais, como *A. caudatus* L., *A. cruentus* L. e *A. hypochondriacus* L., hortaliças como *A. tricolor* L. e várias outras espécies ornamentais, isto é, formas ou raças pigmentadas dos três pseudocereais e de *A. tricolor* (Coons, 1981). Segundo Elias (1977), o teor médio de proteína encontrado nas sementes foi de 14,5g e de 7,5g de lipídeos em 100g de material analisado. Nos amarantos usados como hortaliça, foram encontrados valores médios de 3,6g de proteínas e 0,5g de lipídeos também em 100g de material analisado.

Os problemas taxonômicos concernentes a este grupo de plantas são bastante complexos. Segundo Sauer (1950), existem fatores básicos para esta complexidade. O primeiro deles é a ampla distribuição das espécies e as sutis diferenças entre elas, o que leva, muitas vezes, uma espécie a ser classificada diferentemente, quando esta ocorre

em diferentes regiões.

O segundo fator é um tanto mais complexo. Nas primeiras descrições botânicas, era dada importância a caracteres triviais como a pigmentação, além dessas descrições serem extremamente suscintas. Com a atribuição de maior importância às características florais na classificação, este problema foi, em parte, resolvido. As espécies foram descritas e denominadas de acordo com regras, mas muitas ficaram completamente irreconhecíveis em relação às suas descrições originais, trazendo ainda mais complexidade aos problemas taxonômicos.

O primeiro trabalho analisando características florais foi feito por Thellung (1914), utilizando-se de um cuidadoso estudo em herbário. Posteriormente, Standley (1917), estudou o gênero para "Flora Norte Americana", principalmente as espécies endêmicas da América do Norte. O seu tratamento sistemático dado à Seção Amaranthopyrus é nada mais que uma simplificação do tratamento dado por Thellung (1914).

A secção Amaranthus inclui todos os grãos domesticados, corantes, ornamentais e muitas das ervas daninhas mais comuns, inclusive as pertencentes ao presente trabalho.

Baseando-se nos trabalhos de Sauer (1950 e 1967), a secção Amaranthus distingue-se dentro do gênero pelas seguintes combinações de caracteres: plantas monóicas, cimeira continuando acima da folha superior para formar uma comprida inflorescência terminal, 5 tépalas e estames (ou variando entre 3 e 5 em flores de uma mesma planta), utrículo circunciso, sendo indeiscente em mutantes ocasionais e híbridos individuais. Alguns destes caracteres estão estreita-

mente relacionados com o sucesso dos membros deste grupo como plantas invasoras, como hábito monóico, utrículo deiscente levando a uma fácil dispersão das sementes pelo vento e grandes inflorescências produzindo enormes quantidades destas.

As barreiras de cruzamento entre as espécies não são absolutas, mesmo quando estas apresentam diferentes números de cromossomos (Sauer, 1967). Há referências em literatura (Pal e Khoshoo, 1973, 1974) à presença de híbridos envolvendo membros desta secção. A importância destes híbridos, segundo Sauer (1967) tem sido exagerada, porque muitos são estéréis ou rapidamente eliminados pela seleção natural. Entretanto, algumas ervas daninhas e populações cultivadas apresentam padrões de variação que sugerem efetiva introgressão (Coons, 1981).

O gênero é pouco estudado no Brasil, apesar de englobar plantas invasoras. Foi tratado originalmente na Flora Brasiliensis de Martius, sendo que esta classificação vem sendo revista mais recentemente. Há estudos feitos nos estados de São Paulo (Leitão Filho, 1968), Santa Catarina (Smith e Downs, 1972) e Minas Gerais (Coons, 1981).

Segundo Leitão Filho (1968), em seu trabalho de descrição e caracterização das espécies mais comuns do estado de São Paulo, as plantas do gênero Amaranthus têm ciclo bastante curto, variável entre 60-70 dias. Para a germinação, necessitam temperaturas médias ao redor de 20°C, de forma que, nos meses de maio, julho e agosto, praticamente não existe germinação de Amaranthus. No final da primavera e durante o verão ocorre a maior incidência destas plantas, coincidindo com a época de máximo desenvolvimento vegetativo de diversas culturas anuais de grande importância econômica, como amendoim e algodão e, por esta razão, as espécies de Amaranthus são bastante prejudiciais a estas culturas, neste período do ano.

Bialoskorski e Martins (1981) constataram que a luz e a temperatura são fatores ecológicos de alta importância na germinação de algumas espécies de Amaranthus. Condições de alternância de temperatura e ausência de luz indicaram um aumento de germinação em condições de teste de germinação em câmara úmida para a A. hybridus, A. viridis, A. deflexus e A. hybridus subesp. cruentus. Uma grande variação tanto inter como intraespecífica foi observada.

Estes resultados permitem destacar fatores limitantes para a colonização desta planta, uma vez que obterão um maior percentual de germinação aquelas sementes que, caindo no solo, estiverem protegidas da luz, ou, quando estiverem expostas à luz, estiverem sob choque térmico com temperaturas elevadas à superfície do solo.

As espécies encontradas no Brasil e até hoje descritas, são do tipo selvagem, caracterizadas por sementes de coloração preta ou marrom escuro. Apresentam grande polimorfismo e são típicas de locais abertos e alterados pelo homem. Sua grande plasticidade pode ser observada quando esta germina em rachaduras de muros e pequenos espaços abertos nas calçadas.

Segundo Leitão Filho (1968), de uma forma geral, pode-se observar que o gênero Amaranthus tem marcada preferência por solos ricos e úmidos, não aparecendo em áreas secas e áreas de cerrado. Baseando-se neste mesmo trabalho de Leitão Filho (1968), serão descritas as espécies utilizadas neste estudo experimental.

A. hybridus L., Sp. Pl. 990. 1753. Standley in North American Flora 21 pt 2:111, 1917.

Erva anual, ereta e pouco ramificada, de porte variável desde 30-40cm até 130cm. Diâmetro da haste, na

base, podendo atingir até 115cm quando a planta atinge sua máxima dimensão.

Folhas simples, alternas, pecioladas, inteiras e com os bordos levemente ondulados. Limbo foliar glabro, com a face interior mais clara e nervuras mais salientes. Folhas de dimensões variadas, atingindo de 3-20cm de comprimento por 1,2-8,0cm de largura. Forma foliar oval, oboval ou romboédrica, com extremidade subaguda.

Inflorescência terminal e axilar. A inflorescência axilar aparece apenas nas axilas das folhas superiores, onde surgem pequenos glomérulos de flores sésseis concrescidas, pêndula ou ereta, com tamanho variável de 8 - 9cm até 35cm. Flor masculina com 5 tépalas uniformes e lanceoladas, ligeiramente acuminadas; flor com 5 estames, que possuem filetes longos maiores que as tépalas. Flor feminina com 5 tépalas elípticas curtamente aristadas (principalmente as exteriores) que apenas se tocam, raramente uma encobrindo a outra, e de dimensões variadas (as exteriores geralmente maiores). O ovário unilocular e uniovulado com 3 estigmas bem desenvolvidos e persistentes. A flor masculina e a flor feminina acham-se protegidas por 2 bracteas do tamanho ou pouco maiores que as tépalas e ligeiramente aristadas. Fruto pixidiforme com semente lenticular de coloração púrpura escura.

Pode-se, dentro da espécie, distinguir duas variedades muito comuns:

- variedade patulus (Bertol) Thell. Com inflorescência verde e planta não pigmentada de antocianina.

- variedade paniculatus (L) Thell. Com toda a planta fortemente pigmentada de antocianina

As duas variedades acima mencionadas são de o corrência muito comum no estado de São Paulo, principalmente em áreas de terra roxa. Não poucas vezes, as folhas da variedade patulus são usadas como verdura de mesa.

Amaranthus retroflexus L., Sp. Pl. 991, Amaranthus hybridus L. subesp. cruentus (L) Thell. in Aschers et. Graebn. Synopsis V. 1 p 236 (1914).

Erva anual, de porte ereto, variável entre 80-130cm. Plantas ramificadas desde a base, o que é muito característico. Haste principal bem desenvolvida, com diâmetro de aproximadamente 1,5cm na base e, no geral, pigmentada de antocianina.

Folhas simples, alternas, inteiras e pecioladas (com pecíolo de tamanho variável entre 1,5-8,0cm). Limbo foliar glabro, de cerca de 4,12cm de comprimento por 2,5-6,5cm de largura. Folha de forma oboval ou romboédrica.

Inflorescência terminal e axilar. As inflorescências axilares são, no geral, pouco desenvolvidas, ao passo que as inflorescências terminais são bastante pronunciadas, atingindo em alguns casos, até 40cm de comprimento. Muito característico também, desta espécie, é o fato de que, havendo ramificações desde o colo da planta, aparecem diversas inflorescências terminais, uma na extremidade de cada ramificação. As inflorescências apresentam-se ligeiramente pigmentadas de antocianina.

Flores masculinas com 5 tépalas uniformes e ligeiramente acuminadas, flor com 5 estames com filete bem desenvolvido, de forma que as anteras são totalmente exclusas. Flores femininas com 5 tépalas, sendo que as 2 tépalas mais externas são maiores que as 3 outras e ligeiramente apiculadas. O ovário, unilocular e uniovulado com 3 estigmas.

As flores, tanto masculinas como femininas, são protegidas por duas bracteas, cujo comprimento excede em pelo menos duas vezes o tamanho do perigônio (ou pouco menos), sendo que estas bracteas assim desenvolvidas emprestam à inflorescência um aspecto característico.

Fruto pixidiforme, com semente lenticular, escura e brilhante.

Esta espécie é de difícil distinção no campo, onde, como elemento identificador, pode-se recorrer ao seu porte, a sua ramificação desde a base da planta e ainda, ao aspecto das inflorescências.

Amaranthus spinosus L., Sp. Pl. 991. 1753
Standley in North American Flora 21, pt 2:114 (1917).

Erva anual, de porte médio semi prostrado ou ereta, totalmente glabra, com haste verde escura, com ou sem antocianina e ligeiramente reluzente. A altura da haste é bastante variável, chegando algumas vezes até 80cm, mas, no geral, com 50-60cm.

Folhas simples, inteiras, alternas e pecioladas, com pecíolo de tamanho variável desde 1cm até 4cm de comprimento. Na base do pecíolo encontram-se 2 espinhos intra axilares, resistentes, de 0,3-1,0cm de comprimento, característico da espécie.

Inflorescência terminal e axilar. A inflorescência axilar é formada por glomérulos de flores sésseis, quase que, na sua totalidade, constituído de flores femininas de tamanho reduzido. A inflorescência terminal, que pode atingir até 13cm de comprimento, é formada igualmente por glomérulos de flores sésseis; os glomérulos inicialmente são independentes, mas da metade para o ápice da inflo -

rescência são confluentes.

Perigônio da flor masculina formado por 5 tépalas lanceoladas, que protegem 5 estames nitidamente exclusivos. Perigônio da flor feminina formado por 5 tépalas de tamanho variado, que protegem o ovário unilocular encimado por 3 estigmas. Tanto a flor feminina como a masculina são protegidas por 2 brácteas menores que as tépalas.

Fruto seco e deiscente, com semente escura e lenticular. Espécie comum como invasora, preferindo terrenos sujos. É das espécies mencionadas neste trabalho, a que melhor se adapta a terrenos secos, embora tenha preferência por solos ricos e úmidos.

Amaranthus viridis L., Sp. Pl. ed.2, 1405 (1963).

Erva ereta, de porte médio, atingindo até 70cm de altura, embora no geral, seu tamanho oscile entre 40-50cm. Diâmetro da haste, na base, variável, atinge o máximo de 1,0cm. A haste é glabra, com pouca ou nenhuma antocianina; embora este caráter seja variável, não é raro encontrar plantas bastante pigmentadas. Folhas simples, alternas, pecioladas, com pecíolo de tamanho variável desde 0,5cm até 6,0cm. Limbo das folhas glabro e com bordos ondulados, variando o comprimento de 1,5-2,0cm até 8,0 a 10,0cm. Folhas de coloração verde escura, com bordo inferior mais claro e com nervuras salientes.

Inflorescência terminal e axilar formada por glomérulo de flores sésseis. As inflorescências axilares são de pequeno porte, com apenas flores femininas. A inflorescência terminal é de tamanho variável desde 7,0cm até 17,0cm, com flores masculinas e femininas. A inflorescência,

com a maturação dos frutos, exibe aspecto encarquilhado muito característico. Flor feminina formada por 3 tépalas lanceoladas e livres, do tamanho ou pouco menores que o ovário. Ovário coroadado por 3 estigmas hialinos. Flor masculina com 3 tépalas uniformes e sub iguais, com extremidades ligeiramente acuminadas. Estames em número de 3, com filetes curtos, de forma que as anteras são parcialmente exclusas.

Fruto seco, indeiscente, com exocarpo rugoso, característico. Semente escura e lenticular, ligeiramente fosca.

Espécie bastante comum em áreas de cultura do café, algodão e amendoim. Tem marcada preferência por solos de terra roxa e por locais úmidos.

Amaranthus deflexus L., Mant. 295. Willd.

Hist. Amar. 10 nº3 10 fig 20.

Erva de pequeno porte, no geral prostrada (ou raras vezes ereta, então com 30-40cm de altura) e totalmente glabra. Raízes avermelhadas, pigmentadas de antocianina enquanto o resto da planta quase nunca apresenta pigmentação. Folhas simples, alternas, pecioladas (com pecíolo de tamanho variável entre 1,0-5,0cm). Limbo foliar glabro e a parte apical das folhas apresenta-se quase sempre perfeitamente excisa.

Inflorescência terminal, não se notando a não ser nas axilas das folhas superiores, algumas inflorescências não excedendo a 10cm de comprimento, formada por flores masculinas e femininas, intercaladas, predominando as masculinas nas extremidades e as femininas nas porções intermediárias e basal.

Flor masculina com 3 tépalas e lanceoladas,

que protegem os estames que são exclusivos. Flor feminina com 3 tépalas de extremidades ligeiramente arredondadas que protegem um ovário unilocular e uniovulado coroado com 3 estigmas. Flor masculina e flor feminina são protegidas por 2 brácteas pequenas, menores que as tépalas.

Fruto seco, indeiscente com exocarpo liso ou ligeiramente rugoso.

Espécie comum em lugares sombreados e úmidos, tendo marcada preferência pela cultura cafeeira, embora ocorra em culturas de algodão, amendoim e hortaliças. Aparece ainda em solos de várzea.

2.2. Aspectos históricos e potencialidades de algumas espécies do gênero *Amaranthus*

Estudos arqueológicos recentes, na América Central e América do Sul, revelaram que os grãos de amarantos têm estado associados ao homem desde tempos pré-históricos, sendo portanto uma das plantas mais antigas cultivadas pelo homem. Este cultivo é datado de 4.800 A.C. (Pal e Khoshoo, 1974).

Estas evidências permitem destacar a importância que este grupo assume para a compreensão das etapas seguidas pelo homem na sua conquista do controle da produção de alimentos.

Por outro lado, de uma maneira mais específica, permite um contato mais íntimo com a história dos povos americanos, principalmente da América Central e do Norte.

Para Sauer (1967), além de servir como alimento básico, os grãos de amaranto foram o material cerimonial

vegetal mais importante para os Astecas e outros povos mexicanos. Cita que Cortéz, em sua segunda carta ao Rei de Espanha, durante a conquista, relatou como os astecas faziam seus ídolos pagãos com sementes moídas e amassadas com sangue de sacrifícios humanos. Ele não identifica as sementes, mas existem depoimentos de conquistadores que teriam ficado fascinados com os grandes templos e os bárbaros rituais mexicanos e identificam as sementes de amaranto como usadas na confecção destes ídolos.

Um destes relatos, por exemplo, descreve o maior festival anual em honra ao deus da guerra HUITZ LIPÓ-CHTLI, envolvendo danças, possessões e dezenas de vidas humanas sacrificadas. O ponto central da cerimônia consistia de um grande ídolo do deus, feito com sementes amassadas de amaranto dentre outras, e dentro deste ídolo, estava o sangue das vítimas sacrificadas, também misturado com sementes. Este ídolo era carregado por toda a cidade e na praça central era quebrado e consumido pelas pessoas participantes (Sauer, 1967).

Os espanhóis, julgando este ato como uma paródia pagã da comunhão católica, quando subjugaram os Astecas em 1519, baniram sua religião e com ela, o cultivo do amaranto (Marx, 1977).

Por outro lado, a proximidade dos conquistadores possibilitou a introdução de novas culturas, que ajudaram a diminuir pouco a pouco a importância que os grãos de amaranto possuíam para estes povos. Mas, vestígios deste grupo de plantas tem persistido nos dias atuais, entre remotos grupos indígenas do oeste da terra Mãe e Oaxaca e também alguns povoados próximos à Cidade do México (Sauer, 1967).

Enquanto decaía sua importância para os povos americanos, o amaranto aumentava sua importância na Ásia,

como o caso do Amaranthus hypochondriacus. Existem evidências de espécies encontradas na Índia e no Ceilão durante o século XVIII. Em meados do século XIX estas plantas se dispersaram para o Himalaia. No final do século XIX propagaram-se para a China e o leste da Sibéria. Atualmente tem aumentado sua importância na Índia, principalmente nas regiões montanhosas, onde pode ser cultivado até a 2.600m de altura.

No leste da África, os grãos de amaranto foram introduzidos mas não conseguiram se estabelecer. Na Europa, as formas ornamentais assumiram importância no período colonial, sendo que as sementes eram tipicamente selvagens, de coloração escura. Entretanto, recentemente, foi descoberto em um herbário alemão plantas do século XVI, que apresentavam sementes claras de A. hypochondriacus. Evidentemente estas sementes foram levadas à Europa, mas não conseguiram persistir em competição com os grupos selvagens já existentes.

As espécies de Amaranthus apresentam ciclo C4 de fotossíntese, sendo que o maior produto fotossintético inicial é o ácido aspártico. Este é também, a chave intermediária da etapa biossintética que leva à formação de lisina, um aminoácido essencial limitado em muitos cereais. Análise dos aminoácidos contidos em sementes de A. edulis revelaram conteúdo em lisina 23 a 30% maior que no milho opaco-2. A quantidade de lisina encontrada em A. edulis é aproximadamente a mesma que apresenta a carne de soja (Downton, 1973).

Por outro lado, o aminoácido essencial limitante nos grãos de amaranto é a leucina, que se apresenta como o aminoácido que aparece em maiores quantidades em outros cereais, principalmente o milho. Esta característica possibilita a utilização dos grãos de amaranto em complementação protéica com estes outros cereais.

Grubben (1976) enfatiza o valor do amaranto produtor de folhas como uma excelente fonte de vitaminas A e C. Altos níveis de oxalato e nitrato são algumas limitações para seu uso como hortaliça, mas alguns estudos têm mostrado que o consumo de 100g ou menos por dia não causa problemas dietéticos (Hauptli e Jain, 1980).

2.3. Aspectos do crescimento vegetativo e reprodutivo

Bradshaw et al (1964) foram os primeiros a destacar a importância ecológica de diferentes taxas de crescimento. Utilizando-se das gramíneas Nardus stricta e Festuca ovina, originárias de solos inférteis, constataram que estas apresentavam taxas de crescimento mais baixas do que gramíneas provenientes de solos férteis. Foi sugerido que este crescimento mais lento poderia significar uma vantagem seletiva, como se elas não pudessem ultrapassar o suprimento nutricional disponível.

Utilizando-se de plântulas de Eucalyptus, Parsons (1968) obteve lentas taxas de crescimento em populações provenientes de solos com pouca capacidade de armazenamento de água quando comparado com plântulas provenientes de solos com grande capacidade de armazenamento de água.

Por outro lado, existe uma relação entre baixas taxas de crescimento, susceptibilidade à seca e fertilidade do solo. No mesmo trabalho citado anteriormente, Parsons (1968) encontrou para as 3 espécies de Eucalyptus, aumentos nas taxas de crescimento com o aumento da fertilidade do solo. Constatou também uma correlação positiva entre fertilidade do solo e susceptibilidade à seca.

A maior sobrevivência de plântulas tolerantes à sombra, em baixas intensidades de luz, estaria correlaciona

nada a baixas taxas de crescimento. Grime e Jeffrey (1965), sugerem que a adaptação à sombra envolve seleção para baixa respiração e baixas taxas metabólicas.

Para Evans (1972) ocorre uma substancial diminuição na taxa respiratória por unidade de matéria seca em plantas que crescem em baixas intensidades de luz. Para ele, embora mais observações sejam necessárias, se esta redução na taxa respiratória puder ser demonstrada como sendo consequência do sombreamento, seria um importante mecanismo componente do sucesso das plantas de sombra, suplementando nesta operação as consequências do amplo aumento na área foliar específica em plantas de sombra facultativas.

Este caso apresenta-se particularmente importante quando espécies diferentes participam da mesma estrutura populacional e ocupam estratos diferentes, sendo que uma é adaptada a condições de sombra e a outra, não. Esta relação torna difícil indicar as causas reais que estariam condicionando esta adaptação, principalmente no que se refere aos fatores internos.

Na discussão se estas taxas de crescimento seriam adaptações ao ambiente, faz-se necessário ter-se em mente a grande diversidade de outras adaptações para baixos níveis de recursos do ambiente. Por exemplo, em comparações interespecíficas, diferentes mecanismos de controle de transpiração poderiam complicar as relações entre taxa de crescimento e susceptibilidade à seca. Entretanto, parece claro que a seleção de plantas pelo ambiente, com baixas taxas de crescimento é frequente e uma forma simples de adaptação a níveis limitantes de fatores ambientais (Parsons, 1968).

Em comparações da fisiologia do crescimento em plantas, pode ser esperado que diferenças determinadas

geneticamente serão exibidas em circunstâncias ótimas de produção de matéria seca, sendo que a experimentação em condições de laboratório pode oferecer resultados que avaliem o comportamento das plantas em condições naturais (Grime e Hunt, 1969).

No que se refere ao crescimento populacional, Harper (1977) destaca que a curva de crescimento da população como um todo pode ser dividida em 3 fases. A primeira delas se caracteriza por um crescimento exponencial, sendo o crescimento populacional função do número de sementes presentes. Na fase 2, a taxa de crescimento declina e começam a se manifestar os efeitos dos recursos limitados do ambiente. Nesta etapa, o crescimento populacional é determinado pelo espaço e recursos disponíveis, não mais pelo capital investido em sementes. Uma hierarquia se estabelece onde existe uma região onde se situam plantas com crescimento mais lento e outra região em que ocorre predominância de plantas com crescimento mais rápido. As diferenças individuais dentro de uma mesma espécie e entre espécies assume um valor alto para a sobrevivência da população. E, justamente nesta fase, evidencia-se a importância ecológica das diferentes taxas de crescimento.

Já na fase 3, a população atinge um estado aproximadamente estável, onde começa a existir equilíbrio populacional através da morte de plantas velhas.

2.4. Fracionamento de energia

Durante o tempo de vida de uma planta, os produtos assimilados são alocados para uma variedade de fins: novos órgãos de assimilação, estruturas de suporte e estruturas de reprodução (Harper, 1977).

Através de evidências de que existiam diferen

ças neste padrão de alocação de recursos, McArthur e Wilson (1967) desenvolveram a teoria de seleção - r e seleção - k . Esta teoria pressupõe que genótipos que alocam grandes porções de seus recursos para atividades reprodutivas (estrategistas - r) são favorecidos em ambientes com mortalidade independente da densidade, enquanto genótipos que alocam baixa fração de seus recursos para reprodução em favor de um maior crescimento vegetativo (estrategistas - k) são favorecidos em ambientes onde a mortalidade é dependente da densidade (Gadgil e Solbrig, 1972).

Este conceito foi ampliado por Pianka (1970), para quem existe um contínuo de seleção - r e seleção - k , onde o ponto final representa o quantitativo extremo, um vácuo ecológico perfeito, com nenhum efeito da densidade e nenhuma competição. Nestas condições, a estratégia é alocar tanta energia quanto possível para reprodução. O outro ponto final k representa um extremo qualitativo, o efeito de densidade é máximo e o ambiente está saturado de organismos. Neste caso, a estratégia é alocar toda energia possível na manutenção e na produção de poucos descendentes (a seleção - k implica num aumento da eficiência na utilização dos recursos do ambiente).

Entretanto, para Green (1980), a idéia de seleção - k descrita por McArthur e Wilson (1967), é incompleta, sem considerar-se a competição entre diferentes fenótipos.

Os conceitos de estratégia r e k não são absolutos e sim relativos, mas de uma maneira geral os genótipos r apresentam um maior número de descendentes, maturidade sexual precoce e um ciclo de vida curto (Pianka, 1970; Gadgil e Solbrig, 1972).

A fração de energia que uma espécie destina à reprodução pode variar com fatores genéticos e ambientais (Gadgil e Solbrig, 1972; Abrahamson e Gadgil, 1973, Abrahamson, 1979).

Os conceitos de seleção - r e seleção - k relacionam-se aos efeitos da mortalidade dependente e independente da densidade. Uma vez que os efeitos da mortalidade independente da densidade diminuem com o amadurecimento da comunidade, os indivíduos desta irão progressivamente alocar menos recursos a atividades reprodutivas (Abrahamson e Gadgil, 1973).

A distribuição da biomassa entre os vários órgãos vegetativos das plantas deve depender, em grande parte, da natureza dos recursos limitantes como nutrientes, água, luz, etc. Abrahamson e Gadgil (1973) argumentaram que, se a luz for um fator limitante, então a forma de crescimento do competidor dominante pela luz será importante na determinação se a planta irá responder

(1) alocando mais biomassa para ramos, o que resultará em plantas altas que evitam sombreamento, ou

(2) alocando mais biomassa para folhas, o que resultará em plantas que interceptam mais a luz disponível.

Conseqüentemente, é previsível que a proporção biomassa de folhas/total de biomassa irá aumentar em populações limitadas de luz como a forma de crescimento dos competidores aumenta igualmente para maior estatura. Este padrão de alocação foi encontrado por Abrahamson (1979) e Gaines et al (1974).

Afirmar que ambientes estáveis favorecem indivíduos com altas taxas de reprodução, enquanto ambientes

constantes favorecem indivíduos com alta longevidade não se caracteriza como regra geral. A idade com que as flutuações afetam os organismos merece considerações prioritárias (Schaffer, 1974).

Também merece questionamento o fato do conceito de seleção r e k pressupor que todas as sementes produzidas por uma planta contribuíram igualmente para a adaptabilidade desta. Na prática, as sementes produzidas em diferentes estágios da planta são diferentes em número e fisiologia. Por esta razão, as capacidades reprodutivas deveriam ser comparadas com tabelas de tempo (Harper, 1977).

O tamanho das sementes é um caracter hereditário bastante afetado pela seleção natural. Werner e Platt, citados por Harper (1977) utilizando-se de seis espécies de Solidago, provenientes de estados sucessionais antigos e recentes, constataram que o número e o tamanho das sementes apresentavam correlações negativas em habitats diferentes. Estes dados ilustram que o número de sementes e o tamanho destas parecem ser alternativas na estratégia reprodutiva.

A seleção natural irá determinar a estratégia que possibilite um máximo individual de adaptabilidade e reflita o compromisso entre diferentes pressões de seleção. Entretanto, o fato de componentes desta estratégia poderem ser correlacionados com parâmetros ambientais não demonstra que estes parâmetros tenham sido responsáveis pela evolução destes caracteres. Para Harper (1977), as diferenças na capacidade reprodutiva das plantas representam diferentes compromissos adaptativos. A seleção natural age de forma a otimizar estes compromissos e maximizar a adaptabilidade individual.

O esforço reprodutivo de um organismo é me-

lhor estimado através da fração total de energia medida em calorias (Harper e Ogden, 1970). Contudo, alguns trabalhos têm demonstrado que a utilização do peso seco da biomassa para os diversos órgãos mostra-se eficiente quando comparado ao método colorimétrico. Soares (1980) utilizando-se de populações de Stylosanthes guianensis concluiu que, para efeitos comparativos de distribuição fracionária de energia, entre populações aparentadas, não se faz necessário a determinação colorimétrica do material. As comparações podem ser feitas utilizando-se apenas o peso seco da biomassa. Entretanto, o método colorimétrico só seria aconselhável para as espécies que armazenassem altos teores de lipídeos.

Harper e Ogden (1970) chamaram a atenção para o fato de se incluírem outras estruturas além das sementes, como esforço reprodutivo. Segundo estes autores, quando estas estruturas não são muito delgadas, super estimam o esforço reprodutivo. Contudo, as estruturas do ovário e de dispersão, constituem um custo para reprodução e assim, parece lógico incluí-las como parte do esforço reprodutivo. (Barriga, 1979).

De um modo geral, os trabalhos sobre estratégias reprodutivas têm sido dirigidos no sentido de comparar plantas anuais e perenes, precoces e tardias, selvagens e cultivadas, em suas diferenciações de alocação de recursos (Harper e Ogden, 1970; Ogden, 1974; Pitelka, 1974; Hauptli e Jain, 1978), ou então, como o habitat natural das espécies influencia na sua estratégia (Gadgil e Solbrig, 1972; Abrahamson e Gadgil, 1973; Gaines et al, 1974, Hickman e Pitelka, 1975 e Abrahamson, 1979). Atualmente, vem sendo desenvolvidos trabalhos para se determinar a variação intra-específica com relação às estratégias reprodutivas, enfatizando a variabilidade existente entre diferentes populações de uma mesma

espécie (Soares, 1980; Barriga, 1979).

2.5. Caracterização da competição intraespecífica

A presença de uma planta pode mudar o ambiente de sua vizinhança e alterar sua forma e taxa de crescimento. A este efeito Harper (1961) denominou de interferência. Plantas superiores reagem ao stress de densidade através de respostas plásticas, tanto como alterando o risco de morte. Como citado anteriormente, também podem ocorrer variações nas taxas de nascimento e morte de suas partes, como ramos, folhas, raízes, etc.

Muitos dos estudos experimentais das reações das plantas a condições de stress foram feitos por agrônomos e engenheiros florestais, no sentido de determinar densidades de plantio vantajosas economicamente (Harper, 1977).

Donald (1951) utilizando-se de duas espécies, Trifolium subterraneum e Lolium loliaceum, em diferentes densidades, observou que no início do ciclo vegetativo a relação produtividade/biomassa foi linear. Com o decorrer do tempo esta linearidade desapareceu e a produtividade por unidade de área tornou-se independente do número de sementes semeadas numa ampla faixa de densidades.

Como este fato foi observado em uma série de plantas, foi denominado Lei da Produtividade Final Constante (Kira et al, 1953; Harper, 1977).

Este platô de produtividade final é determinado pelos recursos, que são limitados no ambiente. Donald (1951) semeando Bromus unioloides em diferentes densidades e diferentes níveis de fertilizações com nitrogênio, constatou que a Lei da Produtividade Final Constante se manifesta mas o platô de produtividade final é maior nos maiores ní-

veis de fertilizações nitrogenadas.

Entretanto, conforme se aumenta a densidade, a proporção de alocação de produtos assimilados para os diferentes órgãos da planta se altera. Existem indicações de que a produção final de sementes modifica-se nesta realocação (Harper, 1961).

Um problema com o qual se depara no estudo da produtividade/densidade de plantas é a maneira como trabalhar com os dados. Kira et al (1953) sugeriram utilizar-se da análise gráfica do logaritmo do peso seco total das plantas/densidade. O gráfico, neste caso, caracteriza-se por uma linha horizontal que se torna inclinada na medida em que a interferência entre as plantas se manifesta. A inclinação varia de 0 e se aproxima do valor 1 quando a produtividade torna-se independente da densidade (produtividade final constante).

A dificuldade desta metodologia de análise consiste na necessidade da utilização de duas linhas de regressão numa sequência contínua de densidades, sendo que a relação entre elas não passa de uma forma de apresentação (Harper, 1977).

Posteriormente, Shinozaki e Kira (1956) propuseram a existência de uma relação linear entre o peso médio das plantas/densidade. Esta linearidade (Lei da Produtividade Recíproca) está atualmente determinada para uma série de plantas (Holliday, 1960), sendo que a equação $1/w = Ad+B$, onde w = peso médio das plantas e d = densidade, pode ser usada para determinar a curva do gráfico logarítmico do peso médio log da densidade de plantas. Entretanto, existem críticas no sentido de que as plantas pequenas das altas densidades comprometerem a análise de regressão (Harper, 1977).

Quando as plantas são medidas individualmente, encontra-se uma distribuição desuniforme dos pesos. Esta de suniformidade aumenta com o tempo e a densidade, estabelecendo-se uma hierarquia com a presença de uma grande maioria de indivíduos "pequenos" e "fracos" e uma minoria de indivíduos "fortes" (quando em altas densidades).

Obeid, Machin e Harper (1967) encontraram em Linum usitatissimum uma frequência normal de distribuição logarítmica da matéria seca, quando relacionada ao tempo e à densidade. O número de cápsulas por planta mostrou uma distribuição assimétrica, enquanto o peso médio e individual de sementes por cápsula manifestou-se menos sensível a diferenças de densidade e também uma frequência de distribuição assimétrica. Os autores concluem que é bastante suspeito, em estudo de populações de plantas, usarem-se de recursos aritméticos e de variância para fins comparativos, uma vez que os dados obtidos em seu trabalho não apresentavam atributos de uma distribuição normal.

Com relação à altura de plantas em diferentes densidades, encontra-se um comportamento relativamente normal ou em relação assimétrica negativa à frequência de pesos em plantas anuais (Koyama e Kira, 1956; Harper, 1977).

Em stands naturais de Elastostema rugosum, a distribuição de pesos e alturas de plantas sugere que os indivíduos de peso baixo em populações densas, tendem a manter sua altura na posição abaixo do dossel criado pelas poucas plantas grandes (Ogden, 1970; Harper, 1977).

O lugar que o indivíduo ocupa na hierarquia da população parece ser determinado nos estágios iniciais de seu desenvolvimento e se apresenta em função dos seguintes parâmetros propostos por Harper (1977):

(1) capital inicial (peso do embrião + algumas frações do endosperma);

(2) taxa relativa do crescimento, característico do genótipo do indivíduo e das condições ambientais;

(3) o espaço de tempo no qual o crescimento se processa,

(4) restrições ao crescimento imposto pela presença, características e arranjo da vizinhança na população.

Com relação à mortalidade, existem duas categorias: mortalidade dependente da densidade e mortalidade independente da densidade. O termo "self-thinning" tem sido usado quando a mortalidade apresenta-se em decorrência da densidade na população (Harper, 1961; Yoda et al, 1963) em contraste com "allien-thinning" que se refere ao stress de densidade de uma outra espécie como responsável pela mortalidade (Harper, 1977).

Em Agrostema githago (L) a mortalidade em stands puros apresentou-se independente da densidade, embora manifestações plásticas relativas a partes da planta fossem observadas. Por outro lado, quando semeada com outras espécies, Beta vulgaris ou Triticum sativum, a mortalidade de Agrostema githago manifestou-se bastante dependente da densidade (Harper e Gadgil, 1961).

Em stands florestais, observou-se um aumento da mortalidade dependente da densidade com o aumento da fertilidade do solo, devido a um aumento do vigor e consequente taxas maiores no crescimento dos sobreviventes, levando a uma maior taxa de mortalidade (Sukatshev, 1928; Harper e Gadgil, 1961).

A severidade do "self-thinning" é bastante afetada por condições ambientais e apresenta-se associada a atividades patogênicas (Gibson, 1956; Hiroi e Monsi, 1966; Harper, 1977).

O número de estudos relativos à mortalidade - densidade de plantas é bastante pequeno, sugerindo que o risco de mortalidade é alto durante a fase de plântulas e vai se tornando constante durante o ciclo de vida. O processo de "self-thinning" envolve mudanças nas taxas de assimilação de energia pelos indivíduos e as plantas que morrem são aquelas com taxas assimilatórias negativas ou baixas (Harper, 1977).

2.6. Caracterização da competição interespecífica

O arrançamento espacial dos indivíduos em relação à vizinhança torna-se ainda mais importante quando se considera a entrada de poucos indivíduos de uma nova espécie em uma dada população. A princípio, enquanto a nova espécie é rara serão estabelecidos principalmente contatos interespecíficos; na verdade, todos os contatos feitos pelo primeiro "invasor" individual serão interespecíficos. Se a espécie nova tem sucesso e se multiplica, a frequência dos contatos intraespecíficos aumenta e a chance do novo "invasor" estabelecer contatos interespecíficos declinam (Harper, 1977).

Com o desenvolvimento do ciclo vital nas plantas, as relações de vizinhança, a distância entre os indivíduos e o tempo no qual eles se estabeleceram são variáveis difíceis de serem analisadas experimentalmente. Alguns modelos foram propostos no sentido de se obter metodologia de estudo apropriada para esta área do conhecimento.

O experimento aditivo (Clements et al, 1924 -

a,b) consiste de duas espécies crescendo juntas e sendo que a densidade de uma é mantida constante enquanto a outra se apresenta variável. A espécie que permanece constante age como um indicador comparativo da agressividade da outra espécie testada.

Muitos experimentos do tipo aditivo têm sido feitos para medir o efeito das ervas daninhas na produtividade de plantas cultivadas. Infestações experimentais em trigo, como por exemplo, Alopecurus myosuroides em densidades de 30, 100 e 300 plantas/m² acarretaram reduções em 12, 32, 36% na produção da cultura de trigo (Naylor, 1972; Harper, 1977).

Em experimentos de substituição (Wit, 1960), a proporção de cada uma das espécies varia enquanto a proporção total das duas espécies permanece constante. Neste caso espera-se encontrar dois tipos de respostas em plantas; o primeiro consiste na equivalência do comportamento das duas espécies em mistura, tendo como consequência a demanda de frações semelhantes de recursos do ambiente, possibilitando prever-se através de stands puros, o comportamento das espécies em mistura (Harper, 1977). Num segundo caso, as duas espécies demandam os mesmos recursos do ambiente mas, uma delas se apresenta menos eficiente na captura destes recursos.

Para o primeiro tipo de respostas, onde existe a possibilidade de se prever, através de stands puros, o comportamento da espécie em mistura, a agressividade de uma espécie sobre a outra pode ser medida a partir do coeficiente coletivo relativo. Este estabelece uma relação de equivalência entre as produtividades médias por planta, das espécies testadas em mistura e em stands puros.

Nos casos em que não é possível prever-se o

comportamento das espécies em mistura a partir dos stands puros, utiliza-se um outro coeficiente, denominado Produtividade Relativa. Neste caso, a relação se estabelece através do quociente da produtividade da espécie na mistura e a produtividade da mesma espécie em stands puros.

O estudo de algumas espécies, sob diversas condições ambientais, demonstrou que a produtividade da mistura comumente excede levemente a produtividade média dos stands puros. Entretanto, o cultivo em vasos quase certamente força a espécie a usar o mesmo espaço e recursos do solo, enquanto no campo, diferentes espécies podem penetrar diferentes zonas com suas raízes e escapar, de alguma forma, do stress interespecífico (Harper, 1977).

O uso direto da análise da variância foi encontrado em estudos de Sakai (1955), Williams (1962) e de uma maneira mais sofisticada (McGilchrist, 1965; McGilchrist e Trenbath, 1971). Em trabalhos mais recentes introduziu-se o conceito de Produtividade Total Relativa (PTR), no qual se consideram as mudanças proporcionais que ocorrem na mistura (Harper, 1977).

A produtividade total relativa (PTR) é calculada através das produtividades relativas obtidas para as duas espécies e a soma dos dois valores permite o cálculo do PTR, que, por sua vez, irá descrever as relações mútuas do par de espécies no que se refere à demanda de recursos do ambiente.

Valor de $PTR = 1,0$ implica que as duas espécies estão demandando os mesmos recursos limitados do ambiente. Quando $PTR > 1,0$, sugere que as espécies demandam recursos diferentes do ambiente, evitando competição entre elas e mostrando alguma forma de relação simbiótica (pelo menos no que se refere à produtividade combinada). Valores de

PTR < 1,0 implicam em antagonismo mútuo (Harper, 1977)

Utilizando-se Panicum maximum e Glycine javanica, Wit et al (1966), testaram, através de experimentação do tipo Séries Repassadas (experimentos substitutivos) o comportamento destas espécies diante de diferentes tratamentos com adubação nitrogenada, sem adubação e inoculação com Rhizobium. Os dados foram analisados através de valores da produtividade relativa total (PTR) e indicaram que, sem a inoculação ou fertilizações, observam-se valores de PTR < 1,0 existindo um ligeiro antagonismo entre as espécies. Nos vasos em que se procedeu a fertilizações nitrogenadas, as espécies comportaram-se em relação competitiva simples, competindo pelo mesmo espaço. A inoculação com Rhizobium determinou valores de PTR > 1,0, indicando que elas não mais demandam dos mesmos recursos limitados; provavelmente a espécie Glycine javanica, por ser uma planta leguminosa, torna-se independente do suprimento de nitrogênio do solo, recebendo-o de sua associação simbiótica com o Rhizobium. No caso em que Glycine foi inoculada e são adicionadas fertilizações nitrogenadas, os valores de PTR são maiores que 1,0, mas os efeitos são menos marcantes do que sem fertilizações nitrogenadas.

Em quatro espécies do gênero Avena, A. strigosa, A. fatua, A. sativa e A. ludoviciana, semeadas em stands puros e em mistura, Trenbath e Harper (1973) encontraram valores de PTR > 1,0 quando A. fatua e A. strigosa cresceram juntas em solos profundos, mas, em solos rasos, os valores de PTR aproximaram-se de 1,0. Em trabalho posterior (Ellern et al, 1970) de análise do sistema radicular destas mesmas espécies, notou que em solos profundos, as raízes de A. strigosa desenvolveram-se mais ativamente nas camadas superiores do perfil do solo, enquanto A. fatua explorou as camadas profundas do solo com suas raízes.

Estudos referentes a sistemas radiculares são problemáticos devido a dificuldades na utilização de metodologia apropriada na obtenção de dados; embora pareça lógico que uma compreensão da estrutura dos sistemas radiculares seja um bom caminho na interpretação das relações entre as espécies.

Num outro trabalho utilizando-se do enfoque no sistema radicular e partindo de trabalhos anteriores, que indicavam que, em populações de Plantago lanceolata L. e Anthoxanthum odoratum L., apresentavam valores de PTR excedendo a unidade, Berendse (1981) delineou os seguintes experimentos.

No primeiro deles foi feita comparação entre uma série em que os nutrientes disponíveis limitavam severamente o crescimento das plantas e em outra série em que os nutrientes foram aplicados em quantidades que levavam a uma alta produtividade. Nas áreas dos solos pobres, o PTR excedeu a unidade em aproximadamente 20%, enquanto nas séries ricas em nutrientes, somente um pequeno desvio foi observado. A explicação que o autor oferece para este resultado é que a limitação da produção devido a algum nutriente, nas séries fertilizadas, poderia explicar este desvio inesperado de 1,0.

Um segundo experimento visava constatar a conclusão chegada em experimentos anteriores, de que plantas com sistemas radiculares ocupando profundidades diferentes do perfil do solo, apresentavam coeficientes relativos coletivos diferentes.

O experimento foi dividido em uma série de vasos fundos, nos quais os sistemas radiculares das duas espécies desenvolviam-se livremente, e uma outra série de vasos rasos, nos quais as duas espécies foram forçadas a habitar o mesmo espaço.

O resultado obtido foi que o coeficiente relativo coletivo das duas espécies apresentavam-se independente da frequência de plantas na série de vasos rasos, enquanto, nas séries de vasos fundos, o coeficiente relativo coletivo também não decaiu significativamente com o aumento da frequência de plantas.

Esta área de pesquisa apresenta perspectivas de um desenvolvimento promissor no futuro, embora, na etapa atual, os trabalhos publicados sejam poucos e em busca de formas adequadas de interpretação dos dados obtidos.

3. MATERIAL E MÉTODO

3.1. Determinação do ciclo vital

3.1.1. Instalação do experimento

Uma vez que são bastante restritos os trabalhos relacionados às espécies do gênero Amaranthus no Brasil, houve preliminarmente a necessidade de se observar o comportamento das espécies em condições naturais.

Durante o ano de 1982, foram feitas observações e coletas de sementes nos seguintes locais: Fazenda Areião - ESALQ, Piracicaba; Fazenda Experimental de Anhembi, Piracicaba, SP e regiões próximas ao parque da ESALQ-USP. Foram observadas as espécies presentes e o possível padrão, na presença destas espécies, em relação às plantas vizinhas e às condições do solo.

Em janeiro de 1983 foi instalado o primeiro experimento, que constou das seguintes espécies:

Espécie	Procedência
<u>A. deflexus</u> L.	Campus ESALQ e Fazenda Anhembi
<u>A. hybridus</u> L.	Região de Campinas, SP
<u>A. retroflexus</u> L.	Região de Campinas, SP
<u>A. spinosus</u> L.	Região de Rio Claro, SP
<u>A. viridis</u> L.	Região de Campinas, SP

O plantio procedeu-se no dia 4.1.1983. Foram utilizados para cada espécie, 10 vasos com diâmetro de 30cm, solo de mata esterilizado e sem adubação química. Foram feitos dois desbastes. O primeiro, uma semana após o plantio, quando foram deixadas aproximadamente cinco plantas por vaso e o segundo, duas semanas após o plantio, quando se deixou apenas uma planta por vaso.

O verão de 1983 caracterizou-se por um excesso de chuvas, conseqüentemente, foi necessário tratamento preventivo de doenças com aplicação de Dithane durante o primeiro mês do experimento. Apesar disto, ocorreu em A. deflexus, doença vascular provocada por fungos do gênero Phytium, que dizimou todos os representantes desta espécie.

3.1.2. Caracterização do crescimento vegetativo e reprodutivo de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis

A partir do final do primeiro mês, iniciaram-se anotações referentes ao comprimento da haste e do comprimento da inflorescência até o final da fase reprodutiva das plantas, de acordo com metodologia proposta por Hauptli e Jain (1978). Estas medidas foram tomadas em cm, utilizando-se escala métrica, a cada quatro dias, no princípio, e no

final do ciclo, a cada semana.

A partir destes dados, foram determinadas as taxas médias de crescimento da haste e da inflorescência, a través da seguinte fórmula $V_m = S/T$, onde S = medida do comprimento em cm, T = tempo medido em dias e V_m = taxa média de crescimento.

Os critérios que indicaram o final do ciclo foram: amarelecimento das folhas, parada tanto do crescimento vegetativo quanto reprodutivo e uma queda abundante de sementes. Nesta fase, foram tomadas medidas do comprimento final da haste principal, inflorescência e raízes, em condições de laboratório.

3.1.3. Distribuição fracionária de energia

Uma vez a planta tendo atingido o final do seu ciclo vital, procedeu-se a separação de suas diferentes partes.

As raízes foram separadas do solo e posteriormente, lavadas. Conforme metodologia citada por Harper (1977) as plantas foram secadas em estufa a 70°C por 72 horas. Procedeu-se a separação em parte reprodutiva (inflorescências e sementes) e parte vegetativa (folhas, ramos e raízes). O peso seco foi obtido em balança do tipo Mettler. Foram elaborados cálculos percentuais da alocação de energia.

A análise dos dados foi executada de duas maneiras: a primeira foi a análise gráfica das mensurações referentes ao comprimento da haste principal e da inflorescência e do peso em gramas das partes vegetativa e reprodutiva.

A segunda se refere à análise da variância se

gundo delineamento inteiramente casualizado, tanto para os dados referentes ao comprimento como para os referentes ao peso.

Como se observou significância nos valores de F, a análise foi completada utilizando-se teste de Tukey (Pimentel Gomes, 1982). Os valores de S foram de 5 e 1% de probabilidade, a fim de se estabelecerem diferenças mínimas significativas quanto às características referentes às espécies estudadas.

3.2. Estudo de aspectos da dinâmica populacional

3.2.1. Instalação do experimento

Durante as observações de campo, constatou-se que as espécies A. hybridus e A. deflexus ocupavam áreas comuns, através de um marcante crescimento vertical de A. hybridus e um crescimento lateral e prostrado de A. deflexus.

Baseando-se numa série de trabalhos propostos por Harper (1977), decidiu-se demarcar áreas de ocorrência das duas espécies em questão. Foram tomados quadrados de 1m x 1m, 2m x 2m, 3m x 3m, 4m x 4m e 5m x 5m e foi contado o número de plantas de cada espécie presente nos diferentes quadrados.

Esta metodologia foi desenvolvida a fim de se determinar a capacidade de suporte por m² para cada uma das espécies estudadas. Concomitantemente, foram retiradas cinco plantas de cada uma das espécies e processada a metodologia de análise do fracionamento de energia citada anteriormente.

Procedeu-se também, teste de germinação para

se detectar o vigor das sementes a serem utilizadas nos ensaios de densidade e de competição. Utilizou-se câmara de germinação úmida, temperatura constante de 25°C e ausência de luz. Estas condições mostraram-se ideais para germinação de Amaranthus, em ensaio desenvolvido por Bialoskorski e Martins (1981).

3.2.2. Ensaio de densidade para caracterização da competição intraespecífica

O objetivo deste ensaio foi testar respostas das plantas de A. hybridus e A. deflexus em 5 condições diferentes de densidade.

Para tanto, utilizaram-se vasos com 30cm de diâmetro, solo esterilizado e sem adubação química. O delineamento experimental foi de blocos inteiramente casualizados e o número de sementes utilizadas em cada tratamento en-
contra-se no quadro abaixo.

Espécie	nº sementes				
	D1	D2	D3	D4	D5
<u>A. hybridus</u>	6	12	24	48	96
<u>A. deflexus</u>	6	12	24	48	96

Ao todo foram feitas 3 repetições para cada tratamento e obtido o peso em gramas da parte vegetativa (ra-
mos + folhas + raízes) e parte reprodutiva (inflorescências + sementes). Com estes dados, confeccionaram-se gráficos que indicam a tendência do comportamento das espécies sob pres-
são de competição de densidades crescentes nas condições ex-
perimentais de vaso. Estes gráficos representam o comporta-
mento médio das espécies.

3.2.3. Ensaio de competição para caracterizar a competição interespecífica

Numa última etapa, precedeu-se ensaio onde as duas espécies, A. hybridus e A. deflexus, foram semeadas em diferentes proporções no mesmo vaso.

O esquema experimental foi baseado em modelo experimental substitutivo proposto por de Wit (1960) e se constituiu das seguintes proporções de sementes para cada espécie:

	<u>A. hybridus</u>	<u>A. deflexus</u>
nº de	0	100
semen	25	75
tes	50	50
	75	25
	100	0

Foram feitas 3 repetições para cada tratamento, num total de 15 vasos, obtido o peso em grama da alocação de energia para atividades vegetativas (ramos + folhas) e reprodutivas (inflorescência + sementes), ao final do ciclo vital.

Como metodologia de análise foram calculadas as produtividades relativas de A. hybridus e A. deflexus, a partir da seguinte fórmula (Harper, 1977):

$$RI = \frac{\bar{x}I}{\bar{y}I} \quad \text{onde}$$

RI = produtividade relativa da espécie I

$\bar{x}I$ = produtividade da espécie I na mistura

$\bar{y}I$ = produtividade da espécie I em stands puros

A produtividade total relativa (PTR) foi calculada através da soma das produtividades relativas referentes a cada espécie.

Tanto nos ensaios de competição intraespecífica como nos de competição interespecífica, a luz solar incidente foi a mesma para todas as repetições, tendo sido tomados cuidados no sentido de não haver sombreamentos.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Determinação do ciclo vital

4.1.1. Caracterização do crescimento vegetativo e reprodutivo de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis

Evidências citadas em literatura comprovam a importância ecológica de diferentes taxas de crescimento na dinâmica da estrutura populacional (Bradshaw et al, 1964; Parsons, 1968; Harper, 1977).

Os dados obtidos na fase de crescimento encontram-se nas tabelas 1 e 2 e os gráficos 1, 2, 3, 4, 5 e 6, que foram confeccionados a partir destes dados, permitem-nos as seguintes considerações:

- as maiores taxas médias de crescimento da haste principal foram apresentadas em ordem decrescente por A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis (tabela 2, gráfico 1). Quando se observa a arquitetura das plantas, pode-se constatar a ausência de ramificações laterais em A. hybridus, enquanto A. retroflexus apresenta ramificações desde a base e A. spinosus e A. viridis um hábito de crescimento sem dominância apical, caracterizado por um a-

centuado desenvolvimento lateral. Uma vez que as medidas das taxas de crescimento da haste e da inflorescência foram tomadas a partir do eixo principal, os resultados obtidos permitem estabelecer paralelo entre arquitetura das plantas e taxas de crescimento da haste principal.

No que se refere às taxas médias de crescimento da inflorescência, foi encontrada a seguinte ordem decrescente: A. retroflexus, A. hybridus, A. spinosus e A. viridis (tabela 2, gráfico 2). Ocorre dominância apical no crescimento da inflorescência em A. retroflexus e A. hybridus, sendo pouco desenvolvidas as inflorescências laterais das extremidades da ramificação de A. retroflexus e as inflorescências que se estabelecem nas axilas das folhas superiores de A. hybridus. Já em A. spinosus, as inflorescências presentes nas extremidades das ramificações apresentam um desenvolvimento acentuado, o mesmo ocorrendo com A. viridis, embora em proporções inferiores.

Apesar de não haver sido feita uma descrição criteriosa, observou-se a presença de populações naturais das quais faziam parte as quatro espécies presentes neste trabalho experimental. Evidencia-se conseqüentemente, a importância ecológica do paralelo entre arquitetura de planta e taxas de crescimento, uma vez que estas diferenças possibilitam a exploração de diferentes arranjos espaciais pelas diferentes espécies.

Para Harper (1977), no crescimento populacional de plantas, após um certo tempo, se estabelece uma hierarquia onde se situam, numa determinada região, plantas com crescimento mais lento e em outra região, ocorre predominância de plantas com crescimento mais rápido. Destaca que diferenças individuais de uma mesma espécie e entre espécies, assumem um valor alto para a sobrevivência da população.

Visando estabelecer uma relação entre taxas de crescimento vegetativo e reprodutivo, constatou-se em A. hybridus que as altas taxas de crescimento da haste principal coincidiram com as maiores taxas de crescimento da inflorescência (tabela 2, gráfico 3), sendo que, após esta fase, ocorreu uma queda acentuada no crescimento tanto da inflorescência como da haste principal. Provavelmente, nesta fase, a planta esteja alocando sua energia para a maturação das sementes.

Já o A. retroflexus (tabela 2, gráfico 4) caracteriza-se por apresentar altas taxas de crescimento da haste principal antes da planta entrar em fase reprodutiva (V4). No início da fase reprodutiva, observa-se uma diminuição do crescimento vegetativo (V5 - V6), embora próximo ao final do ciclo (V7) a planta retome o crescimento da haste principal. Aos 80 dias do ciclo (V8), A. retroflexus não mais apresenta crescimento da haste principal nem da inflorescência, devendo estar alocando sua energia para maturação das sementes.

Em relação a A. spinosus (tabela 2, gráfico 5) ocorre um aumento constante das taxas de crescimento da haste principal durante o ciclo vital, sofrendo uma queda abrupta ao final dos 80 dias. Já as velocidades de crescimento da inflorescência apresentam uma constância, sendo que, quando a última medida foi tomada, a planta ainda apresentava crescimento da inflorescência. Esta seria uma indicação de que o ciclo não havia chegado ao seu final quando o experimento foi encerrado.

A espécie com menores taxas de crescimento tanto da haste como da inflorescência, foi o A. viridis (tabela 2, gráfico 6) sendo que o término de seu ciclo ocorreu aproximadamente 60 dias após o plantio. As observações de

campo, nesta época, indicavam o encarquilhamento da planta como um todo e uma queda abundante das sementes.

No que se refere ao ciclo vital, as seguintes generalizações são possíveis:

- A. viridis é a espécie mais precoce, completando seu ciclo em 60 dias;

- A. hybridus e A. retroflexus apresentam ciclo de 80 a 90 dias,

- A. spinosus completa seu ciclo em tempo maior que 90 dias.

Tabela 1. Comprimento médio, em cm, da haste principal e da inflorescência principal de 10 plantas durante o ciclo vital de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Dias do ciclo	<u>A. hybridus</u>		<u>A. retroflexus</u>		<u>A. spinosus</u>		<u>A. viridis</u>	
	compr. haste	inflor.	compr. haste	inflor.	compr. haste	inflor.	compr. haste	inflor.
27	10	-	15,4	-	9	-	6,8	-
31	14,3	-	21,1	-	12	-	8,3	-
34	18,8	-	26,8	-	14,9	-	11,7	-
37	23	2,4	31,8	3,0	17	3,5	13,8	-
44	48,1	6,7	55,9	7,6	32,6	8	21,3	4,8
58	72,5	18,8	70	25,4	50,6	19,5	25,5	9,2
64	104,3	35,1	102,6	35,7	88,3	31,6	38,1	19,0
71	111,7	40,7	103	37,1	92,7	32,8	-	-
80	112,1	-	103,2	37,7	94,6	39,3	-	-

Tabela 2. Medidas das taxas de crescimento calculadas a partir dos gráficos 3, 4, 5 e 6, considerando intervalos constantes de 10 dias onde $V = S/T$, sendo V = taxa de crescimento (cm/dia), S = comprimento (cm), T = tempo (dias), calculados para comprimento da haste e da inflorescência de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis. Ensaio em vaso. Piracicaba, 1983

Velocidades	<u>A. hybridus</u>		<u>A. retroflexus</u>		<u>A. spinosus</u>		<u>A. viridis</u>	
	haste	inflor.	haste	inflor.	haste	inflor.	haste	inflor.
V ₁	0,5	-	0,5	-	0,4	-	0,3	-
V ₂	0,3	-	0,6	-	0,3	-	0,2	-
V ₃	0,7	-	0,9	-	0,5	-	0,2	-
V ₄	2,1	-	2,3	-	1,3	0,7	1,0	0,3
V ₅	2,5	0,8	1,8	1,0	1,5	0,7	0,5	0,4
V ₆	2,3	1,0	1,7	1,2	2,0	0,9	0,6	0,7
V ₇	2,7	1,4	2,4	0,9	3,3	0,9	-	-
V ₈	0,2	0,1	-	-	0,2	0,7	-	-
V _m	1,41	0,82	1,27	1,03	1,18	0,78	0,43	0,46

Gráfico 1. Curva de crescimento da haste principal em cm, de A. hybridus (—), A. retroflexus (---), A. spinosus (---) e A. viridis (---) durante o ciclo vital. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

-Gráfico 2. Curva de crescimento da inflorescência (em cm) principal de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis, onde V₄, V₅... correspondem a taxas de crescimento da inflorescência, tomadas em cm/dia. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 3. Curva de crescimento da haste principal (cm) e da inflorescência (cm) durante o ciclo vital de A. hybridus, onde $V_1, V_2 \dots$ correspondem às taxas de crescimento da haste principal e da inflorescência, tomadas em cm/dia. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 4. Curva de crescimento da haste principal (em cm) e da inflorescência (em cm) durante o ciclo vital de A. retroflexus, onde $V_1, V_2 \dots$ correspondem às taxas de crescimento da haste e da inflorescência tomadas em cm/dias. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 5. Curva de crescimento da haste principal (em cm) e da inflorescência (em cm) durante o ciclo vital de A. spinosus, onde $V_1, V_2 \dots$ correspondem às taxas de crescimento da haste principal e da inflorescência, tomadas em cm/dias. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 6. Curva de crescimento da haste principal (em cm) e da inflorescência (em cm) durante o ciclo vital de A. viridis, onde V_1 , V_2 ... correspondem às taxas de crescimento tomadas em cm/dias. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

A análise da variância do comprimento da haste principal, comprimento da inflorescência e comprimento da raiz (tabelas 4 e 5), a partir dos dados obtidos ao final dos 90 dias, em condições de laboratório (tabela 3), evidencia diferenças estatísticas entre as espécies, sendo que o teste de médias (teste de Tukey) revelou diferenças significativas ao nível de 1% em A. viridis, para as 3 características estudadas. Já A. retroflexus e A. hybridus não mostraram diferenças estatísticas significativas em relação ao comprimento da haste principal, inflorescência e raiz, enquanto A. spinosus difere significativamente das 3 outras espécies estudadas em relação ao comprimento da haste principal e ao comprimento da raiz.

O gráfico 7 permite a visualização das diferenças detectadas estatisticamente com relação ao comprimento da haste principal, inflorescência e raízes, para as quatro espécies estudadas. A. hybridus e A. retroflexus apresentam-se como um grupo semelhante, enquanto A. spinosus se situa como um grupo distinto dos demais, o mesmo ocorrendo com A. viridis. Estas diferenças poderiam ser consequência de diferentes pressões de seleção durante o processo evolutivo destas espécies.

Os dados referentes ao peso em gramas, da parte vegetativa (haste, folhas e raízes) e parte reprodutiva (inflorescência + sementes) estão na tabela 6. Através destes, foi feita análise da variância e teste de médias (tabelas 7 e 8, gráfico 8). O teste de médias detectou diferença de A. viridis com relação às 3 características estudadas. Já A. hybridus e A. retroflexus não apresentam diferenças estatísticas significativas, enquanto A. spinosus se mostra diferente das outras espécies com relação ao peso da inflorescência e das raízes.

Através da representação esquemática do gráfi

co 8, estas diferenças se mostram bastante evidentes, levando à suposição da existência de 3 diferentes padrões na alocação de recursos para A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis, sendo o grupo semelhante representado pelas espécies A. hybridus e A. retroflexus.

O funcionamento da biomassa entre ramos + inflorescência, inflorescência + sementes e raízes (tabela 9, gráfico 9) é de interesse especial como medida do esforço reprodutivo. Estes valores (esforço reprodutivo) variaram de 27,8% a 43%, sendo que a espécie que mostrou o menor valor (27,8%) foi A. spinosus, que se caracterizou no estudo do ciclo vital como a espécie mais tardia.

Os modelos de alocação de recursos de A. hybridus, A. retroflexus e A. viridis são semelhantes e destinam frações altas de sua energia para atividades reprodutivas (40,3%; 43,0%; 44,3%, respectivamente).

De acordo com a bibliografia, os conceitos de estrategista *r* e *k* não são absolutos, mas sim relativos, sendo que, de uma maneira geral, os genótipos *r* apresentam um maior número de descendentes, maturidade sexual precoce e um ciclo de vida curto (Pianka, 1970; Gadgil e Solbrig, 1972). Os dados obtidos no presente trabalho se encaixam nesta premissa e, embora em termos gerais, as quatro espécies apresentam características de estrategistas - *r*, o A. spinosus se apresenta de uma forma relativa como uma espécie *k* (ciclo de vida mais longo, menor fração de sua energia sendo alocada em atividades reprodutivas) enquanto A. hybridus, A. retroflexus e A. viridis se situam como estrategistas - *r*.

Por outro lado, a distribuição da biomassa entre os vários órgãos vegetativos das plantas, deve depender em grande parte, da natureza dos recursos limitantes, como

nutrientes, água, luz, etc., sendo que as condições de experimentação a que foram submetidas as plantas pressupunha que não estivessem ocorrendo limitações ao potencial de crescimento destas. Porém, em condições de vaso, sempre ocorre um prejuízo ao desenvolvimento radicular.

Merece destaque o fato de que os menores valores de esforço reprodutivo encontrados em A. spinosus são contrabalançados por valores maiores na energia alocada para as raízes (17,1%), indicando que a planta explora com intensidade os recursos que lhe advêm do solo.

Os coeficientes de variação (CVs) da porcentagem de energia alocada para diferentes atividades (tabela 9, gráfico 9), evidenciam diferenças acentuadas entre as espécies estudadas quanto a respostas às condições experimentais a que foram submetidas e, por outro lado, refletem a heterogeneidade genética e plástica das espécies (Hauptli e Jain, 1978).

Os valores mais altos do coeficiente de variação foram apresentados por A. viridis, sendo que esta espécie sofreu durante seu ciclo vital alta incidência de pragas e doenças. A característica que mostrou CV mais alto em todas as espécies foi a porcentagem de biomassa alocada para as raízes (tabela 9), levantando a hipótese de que as plantas, nas condições de cultivo a que foram submetidas, sofreram pressões em seu desenvolvimento radicular.

Não obstante seja geralmente difícil obter coeficientes de variação razoáveis para peso de matéria verde e peso de matéria seca em plantas (Green et al, 1952; Martins e Vello, 1983), seria de se esperar que o emprego de um maior número de plantas por repetição pudesse conduzir a um maior controle das influências ambientais.

Tabela 3. Medidas do comprimento (em cm) referentes à haste principal, raiz e inflorescência, efetuadas após o término do experimento, em condições de laboratório para 10 plantas de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983

Plantas	<u>A. hybridus</u>			<u>A. retroflexus</u>			<u>A. spinosus</u>			<u>A. viridis</u>		
	haste	inflor.	raiz	haste	inflor.	raiz	haste	inflor.	raiz	haste	inflor.	raiz
1	65	35	31	94	38	19	84	35	22,5	43	10,5	11
2	112,5	48	31	116	42	20	85,5	33	33	43	8	16
3	126	41,5	24	117	45	18	80	37	31	40	7	5
4	118	37	21	108	37	18	81	39	29,5	35	12	24
5	108	43	25,6	94	38	20	89,5	34,5	34	33	15	15
6	97	33	30	103	34	23	105	43	26	29	8	3
7	121	42	26	124	44	22	119	54	29	40	15	19
8	102	45	25	100	30	23	112	46	32	42	10	12,5
9	114	35	24	79	36	15	72	31	25	38	4	5,5
10	130	35	26	95	43	22	76	34	28	35	7	11,5
$\bar{X}$	109,3	39,4	26,3	103,0	38,7	20	90,4	38,6	29	37,8	9,6	12,2
CV	17,0	12,9	12,5	10,3	3,8	20,0	17,7	18,3	12,7	12,3	37	52,7

Tabela 4. Análise da variância segundo delineamento inteiramente casualizado dos dados apresentados na tabela 3. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

	GL	SQ				QM				F	
		haste	inflor.	raiz	haste	inflor.	raiz	haste	inflor.	raiz	haste
Trat.	3	1913.40	1438,46	219.49	637.8	479.48	73.16	26.29 ^{**}	38.17 ^{**}	34.67 ^{**}	
Res.	36	873.44	452.29	76	24.26	12.46	2.11				
Total	39	2786.84	1890.75	295.49							

Tabela 5. Teste de Tukey aplicado aos dados apresentados na tabela 3, utilizando valores de Δ a 5% e 1% de probabilidade, onde letras iguais unem médias que não apresentam diferenças significativas. Ensaios em vasos. Piracicaba, 1983

Espécie	haste			inflor.			raiz		
	1%	5%		1%	5%		1%	5%	
<u>A. hybridus</u>	a	a		a	a		a	a	
<u>A. retroflexus</u>	b	b		b	b		b	b	
<u>A. spinosus</u>	b	b		b	b		b	b	
<u>A. viridis</u>	b	b		c	c		b	c	

Tabela 6. Medidas do peso seco (em g) referentes a ramos + folhas, inflorescências (com sementes) e raízes, em 10 plantas de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus, A. viridis e suas respectivas médias e coeficientes de variação (CV). Ensaios em vasos. Piracicaba, 1983

nº amostra	<u>A. hybridus</u>			<u>A. retroflexus</u>			<u>A. spinosus</u>			<u>A. viridis</u>		
	ramos infl.	raiz	folhas	ramos infl.	raiz	folhas	ramos infl.	raiz	folhas	ramos infl.	raiz	folhas
1	18.93	24.24	4.66	16.20	18.76	5.97	17.94	10.50	5.34	5.01	2.15	0.46
2	21.12	18.45	3.64	16.1	17.8	5.2	16.92	6.63	6.23	3.73	3.87	0.48
3	24.37	19.98	5.30	18.30	16.85	5.73	25.37	13.87	7.88	3.52	2.10	0.20
4	17.79	13.28	4.63	17.80	17.33	7.86	23.46	11.68	10.21	5.01	4.88	1.11
5	22.85	18.74	3.97	15.44	18.02	3.67	19.78	8.79	4.68	7.67	2.79	0.49
6	17.39	13.53	3.94	16.75	22.58	4.97	26.42	11.40	9.53	3.70	3.82	0.20
7	17.82	14.87	3.99	14.71	14.22	5.61	24.60	16.01	6.30	4.70	6.15	0.60
8	23.66	21.75	5.95	15.70	14.05	4.60	22.40	14.36	6.23	5.96	3.75	0.61
9	14.56	10.56	2.70	15.37	14.87	3.24	19.23	6.63	5.80	0.70	3.50	0.06
10	23.78	15.83	9.21	14.90	22.48	5.80	13.90	10.80	5.18	3.50	2.50	0.50
$\bar{X}$	20.22	17.17	4.79	16.11	17.80	5.23	21.50	11.06	6.73	4.35	3.55	0.47
CV	16.60	24.70	38.00	19.10	7.38	24.60	15.60	28.40	27.90	42.00	35.70	59.70

Tabela 7. Análise da variância segundo delineamento inteiramente casualizado dos dados apresentados na tabela 6. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983

	GL	SQ		QM			F	
		haste + folhas	inflor.	raiz	haste + folhas	inflor.	raiz	haste + inflor. raiz
Trat.	3	1913.40	1438.46	219.49	637.8	479.48	73.16	26.29 ^{**} 38.17 ^{**} 34.67 ^{**}
Res.	36	873.44	452.29	76	24.26	12.46	2.11	
Total	39	2786.84	1890.75	295.49				

Tabela 8. Teste de Tukey aplicado aos dados apresentados na tabela 7, utilizando valores de Δ a 5% e 1% de probabilidade, onde letras iguais unem médias que não apresentam diferenças significativas. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983

Espécie	ramos + folhas			inflor.			raiz		
	1%	5%	1%	5%	1%	5%	1%	5%	5%
<u>A. hybridus</u>	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<u>A. retroflexus</u>	b	b	b	b	b	b	b	b	b
<u>A. spinosus</u>	b	b	b	b	b	b	b	b	b
<u>A. viridis</u>	b	b	c	c	c	c	b	c	c

Tabela 9. Dados referentes à alocação de energia expressos em porcentagem (%) de matéria seca, destinada a ramos + folhas, inflorescências (com sementes) e raízes, para 10 plantas de A. hybridus, A. retroflexus, A. spinosus e A. viridis, com suas respectivas médias ($\bar{X}$) e coeficientes de variação (CV). Ensaio em vaso. Piracicaba, 1983

n ^o	<u>A. hybridus</u>			<u>A. retroflexus</u>			<u>A. spinosus</u>			<u>A. viridis</u>		
	ramos	infl.	raiz	ramos	infl.	raiz	ramos	infl.	raiz	ramos	infl.	raiz
	folhas			folhas			folhas			folhas		
1	39.6	50.7	9.7	39.6	45.8	14.6	53.1	31.1	15.8	65.8	28.2	6.0
2	48.9	42.6	8.5	41.3	45.5	13.2	56.8	22.3	20.9	46.2	47.8	6.0
3	49.1	40.2	10.6	41.2	44.8	14.0	53.9	29.4	16.7	60.4	36.1	3.4
4	49.9	37.1	13.0	40.3	41.4	18.3	51.7	25.6	22.5	45.5	44.3	10.1
5	50.2	41.1	8.7	41.6	48.5	9.9	59.4	26.4	14.1	70.1	25.4	4.4
6	49.9	38.8	11.3	51.0	37.8	11.2	55.8	24.0	20.1	47.9	49.4	2.6
7	48.6	40.5	10.8	41.3	42.5	16.2	52.5	34.1	13.4	41.1	53.7	5.2
8	46.0	42.3	11.6	40.9	45.7	13.4	52.1	33.4	14.5	57.6	36.3	5.9
9	52.3	38.0	9.7	44.4	45.9	9.7	60.7	20.9	18.4	16.4	82.2	1.4
10	48.7	32.4	18.9	54.2	32.9	12.9	54.2	30.9	14.8	53.8	38.4	7.7
$\bar{X}$	48.3	40.3	11.4	42.5	43.0	13.3	55.1	27.8	17.1	50.4	44.3	5.3
CV	7.12	11.6	26.3	15.5	10.8	20.1	5.6	16.6	18.5	30.1	36.4	47.3

Gráfico 7. Representação esquemática da interseção dos dados referentes ao peso (em g) para ramos + folhas, inflorescências + sementes e raízes, em *A. viridis*, *A. hybridus*, *A. spinosus* e *A. retroflexus*. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 8. Representação esquemática da interseção dos dados referentes a comprimento (em cm) para haste, inflorescência e raiz principais, em *A. viridis*, *A. hybridus*, *A. spinosus* e *A. retroflexus*. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

Gráfico 9. Comparação esquemática da alocação de energia (%) utilizando-se a média dos dados apresentados na tabela 9 e seus respectivos coeficientes de variação. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

4.2. Estudo de aspectos da dinâmica populacional

4.2.1. Estudo referente a populações naturais de A. hybridus e A. deflexus

Algumas considerações descritivas resultantes da observação da população natural de A. hybridus e A. deflexus merecem destaque como suporte à compreensão da estrutura populacional destas duas espécies.

Na população estudada observou-se presença de maior número de indivíduos de A. hybridus (cerca de 7 plantas/m²; tabela 10), que consistia de plantas bastante vigorosas, caracterizadas por um marcante crescimento vertical e presença de grandes inflorescências. Já o A. deflexus aparecia em pequeno número de indivíduos (aproximadamente 1,3 plantas/m², tabela 10), ocupando estrato próximo ao solo e hábito de crescimento prostrado e radial. Na zona central da área de distribuição de A. deflexus, aparecia em pequeno número, enquanto nas zonas marginais tornava-se mais abundante.

Observa-se que, com relação ao esforço reprodutivo, os valores médios foram maiores para A. hybridus do que para A. deflexus, embora a diferença entre eles seja pequena (tabela 11). Por outro lado, o coeficiente de variação do esforço reprodutivo em A. deflexus foi bastante alto (45,4%), sendo esta uma indicação da heterogeneidade na constituição da amostragem, que por sua vez, reflete a heterogeneidade dos indivíduos na população. Em A. hybridus, o coeficiente de variação do esforço reprodutivo foi pequeno (10,5%) indicando uma maior uniformidade dos indivíduos desta espécie na população estudada.

Foi constatada a presença de muitos insetos voadores pousando nas inflorescências de A. hybridus, sendo

que, nas primeiras horas da manhã, havia abundância de pequenas abelhas que, com o passar do tempo, deram lugar a abelhas maiores. Foram observados ninhos de pássaros em A. hybridus, que provavelmente, alimentam-se de suas sementes, bastante abundantes.

Em trabalho realizado por Bialoskorski e Martin (1981), utilizando espécies de Amaranthus, foi constatado que a luz e a temperatura são fatores ecológicos importantes para a germinação das sementes. Os dados obtidos indicaram que, de maneira geral, a ausência de luz e temperaturas alternadas foram as condições que resultaram em maiores porcentagens de germinação. Conseqüentemente, em condições naturais, é necessário que a semente atinja uma camada do solo que impeça a presença de luz.

No teste de germinação utilizando as sementes das procedências específicas deste trabalho, em condições de ausência de luz e temperatura constante de 25°C, ficou constatado que A. hybridus apresentava um espaço de tempo de 3 dias para iniciar sua germinação e após 15 dias, cerca de 52% das sementes haviam germinado. No caso de A. deflexus, o início da germinação ocorreu em dois dias e após 15 dias, 82% delas haviam germinado.

Por um lado, existe a possibilidade das sementes de A. hybridus e A. deflexus terem perdido o seu vigor devido ao armazenamento de aproximadamente um ano e meio, em câmara seca. Mas, existe também a hipótese de que a espécie A. hybridus disponha de mecanismo de dormência em suas sementes, que influencie na formação e manutenção da estrutura populacional, uma vez que os índices de germinação encontrados em A. deflexus, que também sofreu armazenamento, foram significativamente maiores que em A. hybridus.

4.2.2. Caracterização da competição intraespecífica

Os dados apresentados no presente experimento foram coletados ao final do ciclo vital, quando a hierarquia populacional já estava estabelecida e se constituía de poucas plantas mais "fortes", rodeadas de um grande número de plantas pequenas e fracas. Em condições experimentais de vasos, sob pressão de competição intraespecífica, as espécies A. hybridus e A. deflexus apresentaram arquitetura de planta semelhante à encontrada em condições naturais, embora proporcionalmente inferiores.

Os dados relativos à porcentagem de sobrevivência (tabela 12, gráfico 10) indicam um aumento da mortalidade devido ao stress populacional, tanto em A. hybridus como em A. deflexus. Porém, a severidade do "self-thinning" foi maior em A. hybridus, indicando ter esta espécie uma mortalidade dependente da densidade mais acentuada em comparação com o A. deflexus, nas condições experimentais a que foram submetidas.

Na tabela 12, gráfico 11, é possível observar que, na medida em que o número médio de plantas sobreviventes aumenta, devido ao aumento da densidade de semeadura, ocorre uma diminuição do peso médio por planta, nas duas espécies estudadas. Conseqüentemente, o aumento da densidade acarreta um incremento da mortalidade de plantas e uma redução na taxa de crescimento individual (plasticidade) em A. deflexus e A. hybridus.

Porém, no que se refere à produção de matéria seca total (tabela 13), os dados médios obtidos para A. deflexus obedecem a Lei da Produtividade Final Constante de Kira et al (1953). Em contrapartida, a porcentagem de sobrevivência diminui, indicando uma limitação na disponibilidade dos recursos do meio. No caso do A. hybridus, ocorre um

aumento da produtividade total de matéria seca em densidade baixa ($d = 6$). Este fato pode encontrar sua justificativa no hábito de crescimento ereto desta espécie, que permite uma maior captura da energia solar, acrescido de uma maior disponibilidade por planta individual, dos recursos nutricionais do solo, quando em baixa densidade.

A porcentagem de alocação de energia, medida através do peso dos ramos + folhas, inflorescências + sementes e raízes, indica para A. hybridus (tabela 14, gráfico 12) um aumento da alocação de energia para ramos + folhas na medida em que ocorre um aumento da densidade populacional. Para Abrahamson (1979) a distribuição da biomassa para os diversos órgãos vegetativos irá depender, em grande parte, da natureza dos recursos limitados (ex. nutriente, água, luz, etc.). Neste caso, parece evidente que, a nível intraespecífico, as espécies de A. hybridus competem ativamente na busca de uma maior captação da energia solar. A consequência desta competição é uma maior alocação de recursos no crescimento vegetativo da haste principal.

Em contrapartida, pode-se observar através do gráfico 12, que o aumento da alocação de recursos para ramos + folhas em A. hybridus, submetido a crescentes pressões de densidade, implica numa diminuição do esforço reprodutivo e da energia destinada ao desenvolvimento radicular. Entretanto, conforme se aumenta a densidade, a proporção de alocação dos produtos assimilados para os diferentes órgãos da planta, muda (Harper, 1961). Através do gráfico 12, observa-se, no que se refere à energia alocada para inflorescências + sementes e raízes, uma tendência de A. hybridus a apresentar uma equivalência na distribuição dos recursos para estas duas atividades. Na densidade máxima ($d = 96$), as proporções alocadas para raízes é exatamente a mesma que para inflorescência.

Em A. deflexus, o comportamento das plantas submetidas a pressões de densidade crescentes, foi o oposto da espécie A. hybridus (tabela 14, gráfico 12). Com o aumento da densidade, ocorreu uma progressiva diminuição da energia alocada para ramos + folhas, enquanto o esforço reprodutivo aumentou.

Analizando este resultado através da ótica do conceito de estrategista - r, e de que diferenças no esforço reprodutivo indicam diferentes compromissos adaptativos. (Harper, 1977), a espécie A. deflexus apresenta comportamento típico de estrategista r. Vem colaborar com esta premissa o fato de que A. deflexus apresentou durante o seu ciclo vital precocidade na germinação, florescimento e duração do ciclo vital, quando em comparação com A. hybridus. Por outro lado, a espécie A. hybridus apresenta uma tendência em alocar recursos para atividades competitivas (ramos + folhas) em detrimento das atividades reprodutivas (estrategista - k) na medida em que ocorre um aumento da densidade populacional intraespecífica.

4.2.3. Caracterização da competição interespecífica

Com o desenvolvimento do ciclo vital das plantas, as relações de vizinhança, a distância entre os indivíduos e o tempo no qual eles se estabeleceram, são variáveis difíceis de serem analisadas experimentalmente. No presente experimento, os dados foram tomados ao final do ciclo vital e pretendem estabelecer as tendências manifestadas pelas espécies A. deflexus e A. hybridus, quando em competição interespecífica em vasos. A variável básica utilizada foi o peso seco medido em gramas, destinado à parte vegetativa (ramos + folhas) e parte reprodutiva (inflorescência + sementes). Destes dados, foram obtidos a porcentagem de alocação de energia para atividades vegetativas, o esforço reproduti

vo e a produtividade relativa individual e total.

No que se refere à porcentagem de sobrevivência (tabela 15, gráfico 13) observa-se que a espécie A. deflexus foi mais afetada devido às pressões de competição interespecífica. Por outro lado, a espécie A. hybridus manteve uma porcentagem de sobrevivência relativamente constante, mesmo com o aumento da competição interespecífica. Uma vez que estes dados foram obtidos ao final do ciclo vital, seria necessário conhecer em qual fase do ciclo que a competição interespecífica estaria agindo no sentido de diminuir a sobrevivência de A. deflexus.

Para Grime e Jeffrey (1965), citados por Parsons (1968), a sobrevivência de plântulas tolerantes à sombra, em baixas intensidades de luz, está correlacionada a baixas taxas de crescimento. Ele sugere que a adaptação à sombra envolve seleção para baixa respiração e baixas taxas metabólicas.

Este caso se apresenta importante, pois o A. deflexus é a espécie que habita os estratos inferiores, próximos ao solo, que são sombreados, enquanto o A. hybridus, com seu crescimento tipicamente vertical, ocupa os estratos superiores, captando maior quantidade de energia solar.

Analisando-se a produtividade média de matéria seca total, para ramos + folhas e inflorescências + sementes (tabela 16, gráfico 14), observa-se que a produção de biomassa de A. deflexus caiu devido a crescentes pressões competitivas interespecíficas, enquanto o A. hybridus manteve sua produção de biomassa relativamente estável na presença das mesmas pressões.

Porém, o gráfico obtido (gráfico 16) encaixa-se no modelo IV proposto por Harper (1977), Wit (1960) co

mo metodologia de análise de experimentos por substituição. Este modelo descreve situações em que, por uma razão ou outra, as espécies escapam da competição. Significa que o crescimento de A. deflexus requer recursos limitantes do ambiente diferentes dos requeridos pelo A. hybridus.

Porém, o estudo de algumas espécies sob diversas condições ambientais demonstrou que a produtividade da mistura comumente excede levemente a produtividade média dos stands puros. Entretanto, o cultivo em vasos quase certamente força a espécie a usar o mesmo espaço e recursos do solo, enquanto no campo, diferentes espécies podem penetrar diferentes zonas com suas raízes e escapar de alguma forma do stress interespecífico (Harper, 1977).

Os dados médios percentuais da alocação de energia para atividades vegetativas e reprodutivas (tabela 17, gráfico 15) revelam para A. deflexus uma certa constância neste padrão de alocação para as duas atividades, em decorrência do aumento do stress competitivo interespecífico, enquanto A. hybridus manifesta uma maior variação neste padrão. A média do esforço reprodutivo nos quatro tratamentos evidencia para A. deflexus um maior valor (35,8%) do que para A. hybridus (25,7%). Para Harper (1977), as diferenças nas capacidades reprodutivas das plantas representam diferentes compromissos adaptativos. A seleção natural age de forma a otimizar estes compromissos e maximizar a adaptabilidade de individual.

O caso estudado constitui-se da adaptabilidade das espécies a diferentes estratos espaciais, visando a captura da energia solar, sendo que a espécie que ocupa os estratos superiores (A. hybridus) deverá conseqüentemente, alocar mais energia para atividades vegetativas, em detrimento das atividades reprodutivas.

O A. deflexus, além de apresentar uma maior fração de seus recursos para atividades reprodutivas, apresenta uma precocidade na germinação, início de florescimento e duração do ciclo vital quando em competição intra e interespecífica com A. hybridus.

A tabela 18, gráfico 16, revela para A. deflexus e A. hybridus, valores médios de $PTR > 1,0$. De acordo com metodologia de análise proposta por Wit (1960) e Harper (1977), valor de $PTR = 1,0$ implica que as duas espécies estão demandando os mesmos recursos limitados do ambiente.

Quando $PTR > 1,0$, sugere que as espécies demandam recursos diferentes do ambiente, evitando competição entre elas e o valor de $PTR < 1,0$ implica em antagonismo mútuo.

O modelo gráfico da produtividade total de matéria seca (gráfico 14) está em concordância com a metodologia de análise através da produtividade total relativa. Estes dois modelos descrevem situações em que as espécies se harmonizam na medida em que exploram recursos diferentes do ambiente. No caso, o A. hybridus apresenta crescimento vertical e conseqüentemente, capta maior quantidade de energia solar, enquanto o A. deflexus, através do crescimento radial e ocupando estratos próximos ao solo, deve ter desenvolvido mecanismos de adaptabilidade a condições de sombra.

Merece destaque o fato de que, quanto à estrutura radicular, nada foi observado criteriosamente neste trabalho. É provável que existam interações a nível de distribuição do sistema radicular que acrescente dados para compreensão de como as espécies A. deflexus e A. hybridus demandam diferentes recursos do meio e escapam da competição interespecífica.

Um outro fato que deverá ser analisado é a

baixa sobrevivência de A. deflexus (tabela 15, gráfico 13). Este dado está de acordo com as observações de populações naturais (tabela 10) onde se evidenciou a presença mais densa de A. hybridus do que A. deflexus.

Tabela 10. Número total de plantas e número de plantas/m² observadas em quadrados de 1 x 1m, 2 x 2m, 3 x 3m, 4 x 4m e 5 x 5m em populações naturais de A. deflexus e A. hybridus. Piracicaba, 1983

	Quadrados				
	1 x 1	2 x 2	3 x 3	4 x 4	5 x 5
<u>A. deflexus</u>					
nº de plantas	0	6	10	22	48
plantas/m ²	0	1,5	1,1	1,3	1,9
<u>A. hybridus</u>					
nº de plantas	4	20	45	111	164
plantas/m ²	4	5	5	6,9	6,5

Tabela 11. Peso seco e porcentagem de alocação de energia para ramos + folhas e inflorescência + sementes de 5 plantas provenientes de populações naturais de A. deflexus e A. hybridus. Piracicaba, 1983

Planta	<u>A. deflexus</u>		<u>A. hybridus</u>	
	ramos + folhas	infloresc. + sementes	ramos + folhas	infloresc. + sementes
1	2.92 82.1	0.64 17.9	47.7 69.7	20.7 30.3
2	11.22 80.8	2.65 19.2	62.4 73.3	22.7 26.7
3	30.72 76.7	9.3 23.3	26.2 73.7	9.3 26.3
4	7.3 72.4	4.4 37.6	234.5 67.3	113.5 32.7
5	17.0 89.1	2.1 10.9	- -	- -
Média da % alocaç.	78.2	21.7	71.0	29.0
CV % alloc.	12.6	45.4	4.2	10.5

Tabela 12: Dados médios de 3 repetições, referentes a nº de plantas sobreviventes, peso médio por planta sobrevivente e porcentagem de sobrevivência nas densidades de semeadura de 6, 12, 24, 48 e 96 de A. deflexus e A. hybridus.
Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983

Trat.	<u>A. deflexus</u>			<u>A. hybridus</u>		
	nº de plantas	peso por planta	% sobreviventes	nº de plantas	peso por planta	% sobreviventes
6	3.3	2.2	55.5	3.6	3.0	61.1
12	7.3	0.9	61.1	3.0	0.8	25.0
24	10.3	0.6	43.0	4.6	0.4	19.4
48	10.3	0.1	21.5	15.0	0.3	31.2
96	28.3	0.1	29.5	26.6	0.2	27.7

Tabela 14. Dados médios de 3 repetições relativos à porcentagem de alocação de energia, tomados a partir do peso em g, destinados a ramos + folhas, inflorescências + sementes e raiz, nas densidades de semeadura de 6, 12, 24, 48 e 96, em condições experimentais de vaso, para A. deflexus e A. hybridus. Piracicaba, 1983

Trat. nº de sementes	<u>A. deflexus</u>			<u>A. hybridus</u>		
	ramos + folhas	inflor.+ sementes	raiz	ramos + folhas	inflor.+ sementes	raiz
6	53.1	29.9	17.0	47.2	32.9	19.8
12	45.1	32.2	22.6	52.8	29.5	17.7
24	42.6	32.1	25.2	57.2	21.1	21.6
48	32.2	45.8	22.0	57.7	16.1	26.1
96	33.4	43.2	23.2	61.4	19.5	19.0

Tabela 15. Dados médios de 3 repetições, relativos ao número de plantas e respectivas porcentagens de sobrevivência em ensaio de competição em vasos de A. deflexus (D) e A. hybridus (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D$ 25%H, $P_2 = 50\%D$ 50%H, $P_3 = 25\%D$ 75%H, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes para cada repetição. Piracicaba, 1983

Trat.	<u>A. deflexus</u>		<u>A. hybridus</u>	
	nº médio de plantas	% sobre viventes	nº médio de plantas	% sobre viventes
P_0	24	24	0	0
P_1	33	44	8	32
P_2	8	16	16	32
P_3	2	8	19	25,3
P_4	0	0	29	29

Tabela 16. Dados médios referentes a 3 repetições do peso seco (em g) de ramos + folhas, inflorescências + sementes e peso seco total, obtido em ensaio de competição em vasos, entre A. deflexus (D) e A. hybridus (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D$ 25%H, $P_2 = 50\%D$ 50%H, $P_3 = 25\%D$ 75%H e $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes por repetição. Piracicaba, 1983

Trat.	<u>A. deflexus</u>		<u>A. hybridus</u>		<u>A. deflexus + A. hybridus</u>	
	ramos + folhas	inflor.+ sementes	ramos + folhas	inflor.+ sementes	totais	totais
P_0	4.2	2.8	-	-	-	7.2
P_1	4.6	2.2	6.0	1.3	7.3	14.3
P_2	1.5	1.0	3.9	2.2	6.2	7.9
P_3	0.3	0.1	6.5	2.3	8.9	9.5
P_4	-	-	6.2	1.9	8.1	8.1

Tabela 17: Dados médios referentes a 3 repetições da alocação de energia, obtidos através do peso em g para ramos + folhas, inflorescências + sementes, em ensaio de competição em vasos, entre A. hybridus (H) e A. deflexus (D), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D$ 25%H, $P_2 = 50\%D$ 50%H, $P_3 = 25\%D$ 75%H, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes por repetição. Piracicaba, 1983

Trat.	<u>A. deflexus</u>		<u>A. hybridus</u>	
	ramos + folhas	inflor.+ sementes	ramos + folhas	inflor.+ sementes
P_0	59.1	40.8	-	-
P_1	68.1	31.9	84.0	15.8
P_2	61.4	38.5	62.6	37.4
P_3	67.5	32.4	73.7	26.3
P_4	-	-	76.6	23.3

Tabela 18. Dados referentes ao cálculo da produtividade relativa das espécies A. deflexus (R_D) e A. hybridus (R_H), calculados a partir da seguinte fórmula:

$$R_x = \frac{\bar{X}_x}{Y_x} \text{ onde } R_x = \text{produtividade relativa da espécie } x \text{ (g) e } X_x = \text{produtividade da espécie } x \text{ em mistura } g$$

A produtividade total relativa (PTR) é obtida através da soma dos valores $R_D + R_H$ nas diferentes proporções de espécies estudadas. Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983

Trat.	R_D			R_H			PTR		
	I	II	III	$\bar{R}_D$	I	II	III	$\bar{R}_H$	PTR
P ₁	0.71	1.48	0.79	0.99	0.91	0.28	1.59	0.92	1.62 1.76 2.38 1.92
P ₂	-	0.33	0.50	0.41	0.49	1.49	0.29	0.75	0.49 1.82 0.79 1.03
P ₃	0.03	0.07	0.16	0.08	1.27	1.02	0.90	1.06	1.3 1.09 1.06 1.15

Gráfico 10. Representação gráfica da média da porcentagem de sobrevivência de 3 repetições, em ensaio de densidade em vasos, de *A. hybridus* e *A. deflexus*, cujas densidades de semeadura foram 6, 12, 24, 48, 96. Piracicaba, 1983.

- Gráfico 11. Gráfico comparativo do número médio de plantas e peso médio por planta, referentes à média de 3 repetições, em ensaio de densidade em vasos, de *A. deflexus* e *A. hybridus*, cujas densidades de semeadura foram 6, 12, 24, 48, 96. Piracicaba, 1983.

Gráfico 12. Comparação gráfica da alocação de energia em porcentagem, obtida através do peso seco médio de 3 repetições, nas diferentes densidades de semeadura, em vaso, de 6, 12, 24, 48, 96, para ramos + folhas, inflorescência + sementes e raízes de *A. deflexus* e *A. hybridus*. Piracicaba, 1983.

Gráfico 13. Porcentagem de sobrevivência média de 3 repetições, ao final do ciclo em ensaio de competição em vasos de *A. deflexus* (D) e *A. hybridus* (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D \ 25\%H$, $P_2 = 50\%D \ 50\%H$, $P_3 = 25\%D \ 75\%H$, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes para cada repetição. Piracicaba, 1983.

Gráfico 14. Produtividade média de matéria seca total, em gramas, medida ao final do ciclo em ensaio de competição em vasos de *A. deflexus* (D) e *A. hybridus* (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D \ 25\%H$, $P_2 = 50\%D \ 50\%H$, $P_3 = 25\%D \ 75\%H$, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes para cada repetição. Piracicaba, 1983.

Gráfico 15. Porcentagem média da alocação de energia de 3 repetições, obtidas através do peso seco em gramas, em ensaios de competição, em vasos, entre *A. deflexus* (D) e *A. hybridus* (H), onde $P_0 = 100\%D$, $P_1 = 75\%D$ 25%H, $P_2 = 50\%D$ 50%H, $P_3 = 25\%D$ 75%H, $P_4 = 100\%H$, num total de 100 sementes para cada repetição. Piracicaba, 1983.

Gráfico 16. Comparação gráfica da produtividade total relativa (PTR), produtividade relativa de *A. hybridus* (R_x) e produtividade relativa de *A. deflexus* (R_y). Ensaio em vasos. Piracicaba, 1983.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente trabalho permitem concluir que:

a. existem semelhanças na duração do ciclo vital e época de florescimento para as espécies A. hybridus e A. retroflexus. A espécie A. viridis caracterizou-se como sendo a espécie mais precoce e a espécie A. spinosus, como a mais tardia, tanto na duração do ciclo vital como no início do florescimento;

b. os maiores esforços reprodutivos foram apresentados pela espécie mais precoce (A. viridis), enquanto os menores esforços foram da espécie mais tardia (A. spinosus);

c. existem populações naturais constituídas das espécies A. deflexus e A. hybridus. Nestas, são encontrados maiores números de indivíduos de A. hybridus do que de A. deflexus;

d. nos ensaios de densidade em vasos, a espécie A. deflexus mostrou precocidade no início da germinação, florescimento e duração do ciclo vital, em comparação com a espécie A. hybridus;

e. a severidade do "self-thinning" é mais acentuada para o A. hybridus em condições de crescentes pressões intraespecíficas em vasos, do que para o A. deflexus;

f. a espécie A. deflexus responde ao stress intraespecífico alocando maiores quantidades de biomassa para atividades reprodutivas, enquanto o A. hybridus responde alocando frações maiores de sua biomassa para atividades vegetativas;

g. a severidade do "self-thinning" em condições de competição interespecífica em vasos, é mais intensa para o A. deflexus;

h. as espécies A. deflexus e A. hybridus demandam, para sua sobrevivência, de diferentes recursos limitantes do ambiente,

i. no que se refere à captação da energia solar, as duas espécies se posicionam espacialmente de tal forma que o A. hybridus ocupa estratos superiores, através de um marcante crescimento vertical e o A. deflexus, um posicionamento próximo ao solo e crescimento do tipo radial, que permite uma menor captura da energia solar.

LITERATURA CITADA

- ABRAHAMSON, W. G., 1979 - Patterns of resource allocation in wild flower populations of fields and woods. *American Journal of Botany*, 66, 71-79.
- ABRAHAMSON, W. G. e M. GADGIL, 1973 - Growth form and reproductive effort in golden rods (*Solidago*, Compositae). *American Naturalist*, 107, 651-661.
- BARRIGA, J. P., 1979. Autoecologia de *Stylosanthes humilis* HBK: Avaliação da variabilidade morfológica e estudos de biologia da semente. Piracicaba, ESALQ, 90 p. (Dissertação de mestrado).
- BERENDSE, F., 1981 - Competition between plant population with different rooting depths II. Pot. Experiments. *Oecologia*, 48, 334-341.
- BIALOSKORSKI, S. e P. S. MARTINS, 1981 - Influência de alguns fatores ecológicos na germinação de espécies de *Amaranthus*. Relatório Científico do Departamento de Genética - ESALQ - Piracicaba, 15, 29-34.

- BRADSHAW, A. D., M. J. CHADWICK, D. JOWETT e R. W. SNAYDON, 1964 - Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. IV.J. Ecol., 52, 665-676.
- CLEMENTS, F. E. e G. W. GOLDSMITH, 1924 - The phytometer method in ecology. Carnegie Inst. Wash. Publ., 356, 1 - 106.
- CLEMENTS, F. E. e J. E. WEAVER, 1924 - Experimental vegetation. Carnegie Inst. Wash. Publ. 355, 1 - 172.
- COONS, M. P., 1981 - O gênero Amaranthus em Minas Gerais. Experientiae, 27, 115-158.
- DONALD, C. M., 1951 - Competition among pasture plants. I Intra-specific competition among annual pasture plants. Aust. J. Agric. Res., 2, 355-376.
- DOWNTON, W. J., 1973 - Amaranthus edulis a high lysine grain amaranth. World. Crops, 25 (1), 20.
- ELIAS, J., 1977 - Food value of amaranth greens and grains. In Proceedings of the First Amaranth Seminar, Maus., Pennsylvania, EUA. Rodale Press, p. 17-31.
- ELLERN, S. J., J. L. HARPER e G. R. SAGAR, 1970 - A comparative study of the distribution of the roots of Avena fatua e A. strigosa in mixed stands using a ¹⁴C labelling technique. J. Ecol. 58, 865-868.
- EVANS, G. C., 1972 - The quantitative analyses of plant growth Univ. Calif. Press, p. 734.
- GADGIL, M. e O. T. SOLBRIG, 1972 - The concept of r and k

selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. American Naturalist, 106, 592-597.

GAINES, M. S.; K. J. VOGHT; J. L. HAMRICK e J. CALDWELL, 1974 - Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (Helianthus). American Naturalist, 108, 889-894.

GIBSON, I. A. S., 1956 - Sowing density and damping-off in pine seedlings. E. Afr. Agric. J., 21, 183-188.

GOMES, P. F., 1978 - Curso de Estatística Experimental, 8a. ed. Piracicaba - Livraria Nobel S/A, 430 p.

GREEN, J. O., H. J. LANGER e T. E. WILLIAMS, 1952 - Sources and magnitudes of experimental errors in grazing trials. In: Proceedings of the VI International Grassland Congress, State College, Penn, V. a, p. 1374.

GREEN, R. F., 1980 - A note on k-selection. American Naturalist, 116, 291-296.

GRIME, J. P. e D. W. JEFREY, 1965 - Seedling establishments in vertical gradients of sun light. J. Ecol. 53, 621-642.

GRIME, J. P. e R. HUNT, 1969 - Relative growth rate comparisons for plant ecology. American Naturalist, 102, 595-597.

GRUBBEN, G. J. H., 1976 - The cultivation of amaranth as a tropical leaf vegetal with special reference to South Dohomey. Amsterdan, Netherland, Dept. of Agricultural Research. Koninklijk. Instituut voor de Tropen, 207 p. (Communication 67).

- HARPER, J. L., 1961 - Approaches to the study of plant competition. Symp. Soc. Exp. Biol., 15, 1-39.
- HARPER, J. L. e D. GADGIL, 1961 - Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed. Weeds Res. 1, 91-104.
- HARPER, J. L. e J. OGDEN, 1970 - Reproductive strategy of higher plants. The concept of strategy with special reference to Senecio vulgaris L. J. Ecol. 58, 681-698.
- HARPER, J. L., 1977 - Population Biology of plants. American Press, 862 p.
- HAUPTLI, H. e S. K. JAIN, 1978 - Byosystematics and agronomic potential of some weedy and cultivated amaranth. Theor. Appl. Genet. 52, 177-185.
- HAUPTLI, H. e S. K. JAIN, 1980 - Potential of Amaranth as human and animal food. Western Chapter Meeting
- HICKMAN, J. C., 1975 - Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual Polygonum cascadenae (Polygonaceae). J. Ecol. 63, 689-701.
- HICKMAN, J. C. e L. F. PITELKA, 1975 - Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy of plants. Oecologia, 21, 117-121.
- HOLLIDAY, R. J., 1960 - Plant population and crop yield. Fld. Crop Abstr. 13, 159-167.
- HIROI, T. e M. MONSI, 1966 - Dry-matter economy of Helianthus annuus communities grown at varying densities and light intensities. J. Fac. Sci. Univ. of Tokyo, 9, 241-285.

- HUNZIKER, A. T., 1943 - Las especies alimenticias de Amaranthus y Chenopodium cultivadas por los indios da América. Revista Argent. Agron., 10, 297-355.
- KIRA, T., H. OGAWA e K. SHINOZAKI, 1953. Intraespecific competition among higher plants. I. Competition - density - yield inter-relationships in regularly dispersed populations. J. Inst. Polytech. Osaka, Cy. Univ. 4, 1-16.
- KOYAMA, h. e T. KIRA, 1956 - Intraspecific competition among higher plants. VIII Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. J. Inst. Polytech. Osaka Cy. Univ. 7, 73-93.
- LEITÃO FILHO, H., 1968 - Espécies de Amaranthus que ocorrem como invasoras no município de Campinas. Bragantia 27, 477-491.
- McARTHUR, R. H. e E. O. WILSON, 1967 - The teory of Island Biogeography, Princepton University Press, 149-150.
- McGILCHRIST, C. A., 1965 - Analyses of competition experiments. Biometrics, 21, 975-985.
- McGILCHRIST, C. A. e B. R. TRENBATH, 1971 - A revised analyses of competition experiments. Biometrics, 27, 659-671.
- MARTINS, P. S. e N. A. VELLO. 1983. Performance and variability of agronomic characters in populations of Stylosanthes guianensis (Aubl). S. W. In. Proceedings of the XIV International Grassland Congress, Lexington, Kentucky, 196-198.

- MARX, J. L., 1977 - Amaranth: a comeback for the food of the Aztecs? Science, 198, 40.
- NAYLOR, R. E. L., 1972 - Aspects of the population dynamics of the weed Alopecurus myosuroides. Huds. in winter cereal crops. J. Appl. Ecol., 9, 127-139.
- OBEID, M.; D. MACHIN e J. L. HARPER, 1967. Influence of density on plant to plant variation in Fiber Flax, Linum usitatissimum L. Crop Science, 7, 471-473.
- OGDEN, J., 1970 - Plant population structure and productivity Proc. N. Z. Ecol. Soc. 17, 1-9.
- OGDEN, J., 1974 - The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of Tussilago farfara L. Journal of Ecology, 62, 291-324.
- PAL, M. F., 1972 - Evolution and improvement of cultivated amaranthus. I Breeding system and inflorescence structure Proc. Indian Natl. Sci. Acad. 38-B, 28-37.
- PAL, M. e T. N. KHOSHOO, 1973 - Evolution and improvement of cultivated amaranth. VI Cytogenetic relationships in grain types. Theor. Appl. Genetics, 43, 242-251.
- PAL, M. e T. N. KHOSHOO, 1974 - Evolutionary studies in world crops: diversity and change in Indian Sub. continent. J. B. Hutchinson. Ed. Cambridge Univ. Press p. 129-137.
- PARSONS, R. F., 1968 - The significance of growth rate comparisons for plant ecology. American Naturalist, 102, 595-597.

- PIANKA, E. R., 1970 - On r and k selection. American Naturalist, 104, 592-597.
- PITELKA, L. F., 1974 - Comparative energy allocation in annual and perennial lupines (lupinus: leguminosae) PhD. Dissertation, Stanford University.
- SAKAI, K. I., 1953 - Studies on competition in plants. I analyses of the competition variance in mixed plant population. Jap. J. Bot. 14, 161-168.
- SAKAI, K. I., 1955 - Competition in plants and its relation to selection. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20, 137-157.
- SAUER, J. D., 1950 - The grain Amaranth: a survey of their history and classification. Ann. Mo. Bot. Gard., 37, 561-623.
- SAUER, J. D., 1967 - The grain Amaranths and their relatives: a revised taxonomic and geographic survey. Ann. Mo. Bot. Gard., 54, 103-137.
- SCHAFFER, M. W., 1974 - Optimal reproductive effort in fluctuating environments. American Naturalist, 108, 782-817.
- SHINOZAKI, K. e KIRA, T., 1956 - Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-G effect. J. Int. Polytech Osaka, Cy Univ. 7, 35-72.
- SOARES, R. S., 1980 - Ecologia de populações de Stylosanthes guianensis (Aubl.) S. W. (Leguminosae - Papilionoideae). Piracicaba, ESALQ, 96 p. (Dissertação de doutorado).

- STANDLEY, P. C., 1917 - *Amaranthus* North Amer. Flora 21
(pt 2), 99-119.
- SMITH, L. B. e R. J. DOWNS, 1972 - Amarantáceas. Em Reitz, R.
ed. Flora Ilustrada Catarinense. Pt I. AMAR. Itajaí,
110 p.
- SUKATSCHEV, W. N., 1928 - Plant communities. Nauk, Moscow.
- THELLUNG, A., 1914 - *Amaranthus*. Em Ascherson, P. e Graeber, P.
Eds. Synopsis DER. Mitteleuropäischen Flors 5 (1),
255-356.
- TREMBATH, B. R. e J. L. HARPER, 1973 - Neighbour effects in
the genus *Avena*. I. Comparison of crop species. J. Appl.
Ecol., 10, 379-400.
- WILLIAMS, E. J., 1962 - The analyses of competition
experiments. Aust. J. Biol. Sci. 15, 509-525
- WIT, C. T. de, 1960 - On competition. Versl. Landbouwk.
Ouderz, 66, 1-82.
- WIT, C. T. de; P. G. TOW e G. C. ENNIK, 1966 - Competition
between legumes and grasses. Versl Landbouwt Ouderz,
687, 3-30
- YODA, K., T. KIRA, H. OGAWA e K. HOZUMI, 1963 - Self thinning
in overcrowded pure stands under cultivated and natural
conditions. J. Biol. Osaka Cy. Univ. 14, 107-129.