

DINÂMICA POPULACIONAL DE *Amaranthus hybridus* L. E
Amaranthus viridis L.

ANGELA MARIA MALUF
Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. PAULO SODERO MARTINS

Tese apresentada à Escola Superior de
Agricultura "Luiz de Queiroz", da Uni-
versidade de São Paulo, para a obten-
ção do título de Doutor em Agronomia,
Área de Concentração: Genética e Me-
lhoramento de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Outubro-1988

DINÂMICA POPULACIONAL DE *Amaranthus hybridus* L. E
Amaranthus viridis L.

ANGELA MARIA MALUF

Aprovada em: 16.12.1988

Comissão julgadora:

Prof. Dr. Paulo Sodero Martins	ESALQ/USP
Prof. Dr. José Branco de Miranda Filho	ESALQ/USP
Prof. Dr. Paulo Roberto de Camargo e Castro	ESALQ/USP
Prof. Dr. Luiz Antonio Rochelle	ESALQ/USP
Prof. Dr. Hermógenes de Freitas Leitão Filho	IB/UNICAMP


Prof. Dr. PAULO SODERO MARTINS
Orientador

A minha família,
pelo incentivo,
DEDICO.

AGRADECIMENTOS

- Ao Prof. Dr. Paulo Sodero Martins, por sua orientação, apoio e amizade.

- À Bioplanta Tecnologia de Plantas S.A., na pessoa de seu gerente de pesquisa, Dr. Wilson Roberto Maluf, pela ajuda concedida na análise estatística de dados.

- À PqC Sílvia A. C. Chiea, do Instituto de Botânica e ao Dr. Antonio Furlan, do Departamento de Botânica da UNESP - Campus de Rio Claro, pela identificação taxonômica das espécies de *Amaranthus*.

- À Mogiana Alimentos S.A., na pessoa de seu gerente, Engº Agrº José Augusto Mendes Taveira, pelo fornecimento de substrato hortícola utilizado nos ensaios de competição.

- Aos funcionários do Departamento de Genética e em especial aos senhores João Alcine, Antonio Menucci, Ronaldo José Rabelo e Alaor de Oliveira pela colaboração prestada durante o período experimental.

- À Bibliotecária do Departamento de Genética, Sr.^a Nilce T. Puga, pela colaboração na revisão das referências bibliográficas.

- À desenhista do Instituto de Botânica, Sr.^a Sonla Regina Siqueira Gonçalves, pelas ilustrações gráficas.

- Ao Instituto de Botânica pela oportunidade de aperfeiçoamento e, em especial, às Seções de Sementes, Ornamentais e Ecologia pela permissão de utilização de estufas incubadoras para BOD durante os ensaios de germinação e à Seção de Micologia e Liquenologia pelo fornecimento de amido importado para a realização da eletroforese.

- Aos colegas da pós-graduação, em especial às amigas, Heidelinde Karla Avedekian e Maisa Pimentel Martins pela convivência, apoio e incentivo durante todo o período do curso e pela colaboração na condução dos ensaios de competição.

- Aos professores do Departamento de Genética pela colaboração e atenção dispensada.

- À CAPES pelo auxílio financeiro recebido.

- Aos amigos José Raimundo Bonadie Marques, Antonio Vander Pereira, Ailton Ribeiro, Maria Lidia S. Paterniani, Wilson Menezes Aragão, Luiz Antonio e Denise Dias, Alfredo P.M. de Andrade Neto, pela amizade, convivência e incentivo.

- A todas as demais pessoas que tornaram possível a realização deste trabalho.

S U M Á R I O

	Página
RESUMO	vi
SUMMARY	x
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1. O gênero <i>Amaranthus</i> L.....	3
2.1.1. Aspectos gerais	3
2.1.2. Recursos de germoplasma e estudos de ge nética, citogenética e melhoramento....	5
2.2. Estudos em ecologia de populações.....	12
2.2.1. Competição	14
2.2.1.1. Competição intraespecífica....	17
2.2.1.2. Competição interespecífica....	22
2.2.2. Distribuição fracionária de energia....	31
2.2.3. Germinação e dormência de sementes.....	37
2.2.4. Diversidade isoenzimática.....	49
3. MATERIAL E MÉTODOS	54
3.1. Material utilizado	54
3.1.1. Identificação dos materiais.....	54
3.1.2. Coleta e preparo dos materiais.....	55
3.2. Competição em <i>Amaranthus</i>	57
3.2.1. Competição intraespecífica.....	57

3.2.1.1. Competição intraespecífica em espécies de <i>Amaranthus</i> no local 1	57
3.2.1.2. Competição intraespecífica em espécies de <i>Amaranthus</i> no local 2	61
3.2.2. Competição interespecífica	63
3.3. Distribuição fracionária de energia em <i>Amaranthus</i>	66
3.4. Germinação de sementes de <i>Amaranthus</i>	70
3.5. Caracterização isoenzimática de <i>Amaranthus</i>	73
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	79
4.1. Competição intraespecífica em <i>Amaranthus</i>	79
4.2. Competição interespecífica em <i>Amaranthus</i>	101
4.3. Distribuição fracionária de energia em <i>Amaranthus</i>	115
4.4. Germinação de sementes em <i>Amaranthus</i>	126
4.5. Caracterização isoenzimática em <i>Amaranthus</i> ...	145
4.6. Integração das evidências obtidas.....	151
5. CONCLUSÕES	156
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	159

DINÂMICA POPULACIONAL DE *Amaranthus hybridus* L. E
Amaranthus viridis L.

Autora: ANGELA MARIA MALUF

Orientador: Prof. Dr. PAULO SODERO MARTINS

RESUMO

Os estudos em ecologia de populações e especialmente os de dinâmica populacional são de grande importância, oferecendo informações essenciais ao manejo e controle de populações. Neste contexto, o presente trabalho utilizou duas espécies invasoras de *Amaranthus*, *A. viridis* e *A. hybridus*, esta última com dois biotipos distintos, tipo verde e tipo roxo.

As espécies foram coletadas em cinco locais, na região de Piracicaba, sendo que num destes locais ocorria *A. viridis* (Av-1) associado ao *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1) e em outro, *A. viridis* (Av-2) associado aos dois biotipos de *A. hybridus*, tipo verde (Ahv-2) e tipo roxo (Ahr-2). Nos demais locais, ocorria apenas *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-3, Ahv-4 e Ahv-5).

Os objetivos específicos deste trabalho fo-

ram estudar o comportamento das espécies e biotipos, que ocorriam associados (dois locais), em competição intra e interespecífica, bem como seu padrão de alocação de energia. E ainda, para todas as espécies e biotipos dos cinco locais, estudar o efeito de temperaturas, regimes de luz e pré-tratamentos sobre a germinação das sementes e verificar a variabilidade genética através do estudo de isoenzimas, como auxílio à interpretação dos ensaios de competição.

As respostas à competição intraespecífica variaram conforme a população de uma determinada espécie (local 1 ou 2) e o tipo de propágulo inicial (sementes ou plântulas). Quando o propágulo inicial foi plântula, praticamente todas as plantas de *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1) entraram em fase reprodutiva e produziram sementes, independentemente do seu tamanho, mesmo nas maiores densidades de cultivo, o que não ocorreu para *A. viridis* (Av-1) onde apenas algumas plantas, as maiores, produziram sementes. Para Av-1 também ocorreu uma mortalidade de plantas superior à Ahv-1. A espécie Ahv-1 mostrou-se mais estrategista -r que Av-1, alocando cerca de 35-39% de biomassa para reprodução, contra 10-20% em Av-1. Por outro lado, quando partiu-se de sementes, estas mesmas espécies (Ahv-2 e Ay-2) alocaram praticamente a mesma proporção de estruturas reprodutivas (de 22 a 34% conforme a densidade) e mostraram ser mais estrategistas -r que Ahr-2 que alocou apenas 15-18%.

O aumento de densidade provocou uma diminuição da altura de planta e aumentou a desuniformidade destas alturas quando o propágulo inicial foi plântula. Quando o propágulo foi semente, nas menores densidades é que a desuniformidade foi maior.

Quando as plantas entraram em fase reprodutiva, ocorreu uma diminuição da energia alocada para folhas, em favor do desenvolvimento de estruturas para reprodução.

Sob condições de competição interespecífica, houve uma tendência de *A. hybridus* - tipo verde dominar *A. hybridus* - tipo roxo e *A. viridis*, visto que a espécie que dominou e, portanto, que contribuiu para a próxima geração foi *A. hybridus* - tipo verde. O mesmo aconteceu para *A. hybridus* - tipo roxo que dominou *A. viridis*.

A produção de estandes puros e mistos foi em muitos casos semelhante. Às vezes, a produção de folhas e de estruturas vegetativas do estande puro de *A. viridis* foi inferior ao de *A. hybridus*.

Em cultivo misto, houve casos em que as espécies estavam competindo pelos mesmos recursos ($PTR=1$) ou explorando recursos diferentes do ambiente ($PTR>1$) ou mesmo sob antagonismo mútuo ($PTR<1$).

Houve uma grande variação na porcentagem de germinação média em *A. hybridus* - tipo verde (33 a 79%). A

germinação de *A. viridis* esteve ao redor de 31% e de *A. hybridus* - tipo roxo foi de 50%. No geral, os tratamentos com luz (fotoperíodo de 12 horas) foram significativamente superiores ao escuro total, embora algumas populações como Ahv-1 e Ahv-3 tivessem comportamento mais ou menos semelhante nos dois regimes de luz. A temperatura ótima para germinação de *A. viridis* ocorreu à 30°C e para *A. hybridus* à 35°C, que muitas vezes não diferiu estatisticamente de 30°C. No entanto, Ahv-1 e Ahr-2, comportaram-se semelhantemente em todas as temperaturas (25, 30 e 35°C). Praticamente não houve efeito de pré-tratamento de sementes na germinação, apenas para Ahr-2 o choque térmico à 55°C foi benéfico.

Houve maior variação enzimática para os locos de peroxidase quando comparado aos da esterase, para a maioria das populações de *Amaranthus*. Para as populações do local 1, Ahv-1, que venceu em competição, não apresentou variação e, Av-1, a que perdeu em competição, apresentou variação. Para as populações do local 2, o nível de variação cresceu no mesmo sentido da superioridade das espécies em competição ou seja, Ahv-2 > Ahr-2 > Av-2.

POPULATION DYNAMICS OF *Amaranthus hybridus* L. AND
Amaranthus viridis L.

Author: ANGELA MARIA MALUF

Adviser: Prof. Dr. PAULO SODERO MARTINS

SUMMARY

The studies on population biology specially on population dynamics are of great importance, offering essential informations for the management and control of populations. In this context, this work analysed two weed species of *Amaranthus*, *A. viridis* and *A. hybridus*, the latter with two biotypes, green and purple.

The species were collected in five sites, in Piracicaba region, and in one of these sites, *A. viridis* (Av-1) occurred in association with *A. hybridus* green biotype (Ahv-1), and in the other, *A. viridis* was associated with the two *A. hybridus* biotypes, the green (Ahv-2) and the purple (Ahr-2). In other places, only *A. hybridus* green biotype (Ahv-3, Ahv-4, Ahv-5) occurred.

The specific objectives of this work were to study the behavior of the species and biotypes, which occurred

associated in two places, both in intra and interspecific competition, and the pattern of energy allocation. And, for both species and biotypes of the five sites, to study the effect of temperatures, light regimen and pretreatment on seed germination, and to analyse the genetic variability through the study of isozymes, as a tool for the interpretation of the competition trials.

The patterns to the intraspecific competition changed according to the population of a given species (site 1 and 2), and the type of initial propagule (seeds or seedlings). In the case of seedlings, practically all plants of *A. hybridus* green biotype (Ahv-1) started the reproductive phase, and produced seeds independently of their sizes, even in the higher plant densities. This was not observed for *A. viridis* (Av-1), where only a few plants, the larger ones, produced seeds. Av-1 showed too, a higher mortality in comparison with Ahv-1. The species Ahv-1 showed to be more r- strategist than Av-1, allocating about 35-39% of the entire biomass to reproductive structures, against 10-20% in Av-1. On the other hand, when the trials started with seeds, these same species (Ahv-2 and Av-2) allocated practically the same proportion of biomass to the reproductive structures (from 22 to 34% depending on the density), and showed to be more r- strategist than Ahr-2 which allocated only 15-18%.

The increase in density induced a decrease in plant height and increase of the variation of these heights,

when the initial propagules were seedlings. When the propagules were seeds, it was in the lower densities that the desuniformity was higher.

When the plants started the reproductive phase, a decrease in energy allocated to leaves occurred, in favor of the development of reproductive structures.

Under conditions of interspecific competition there was a tendency of *A. hybridus* green biotype to dominate *A. hybridus* purple biotype and *A. viridis*, considering that the species which dominated and, therefore contributed for the next generation was *A. hybridus* green biotype. The same occurred for *A. hybridus* purple biotype which dominated *A. viridis*.

The production of pure and mixed stands was in several cases similar. Sometimes the production of leaves and vegetative structures of the pure stands of *A. viridis* was smaller than for *A. hybridus*.

In mixed stands, there were cases in which the species were competing for the same resources ($PTR=1$), or exploring different environmental resources ($PTR>1$), or in mutual antagonism ($PTR<1$).

There was a large variation in the mean germination percentage for *A. hybridus* green biotype (33 to 79%). *A. viridis* presented germination around 31% and *A. hybridus* around 50%. In general, the light treatments (12 hours photoperiod), was significantly larger than the dark treatment, although some populations as Ahv-1 and Ahv-3 showed a more

or less similar behavior in the two light regimens. The best temperature for *A. viridis* germination was 30°C and for *A. hybridus* was 35°C, which in many instances was not significantly different from 30°C. However, Ahv-1 and Ahr-2 showed a similar behavior in all temperatures (25, 30 and 35°C). Practically, there was no pretreatment effects on seed germination, and only for Ahr-2 the heat shock of 55°C was beneficial.

Large isozyme variation was observed in peroxidase loci when compared with esterase, for most of the *Amaranthus* populations. For site 1 population, Ahv-1, which won in competition, there was no variation, and Av-1, which lost in competition, showed variation. For site 2 populations, the level of variation increased in the same direction of the species superiority in competition, namely Ahv-2 > Ahr-2 > Av-2.

1. INTRODUÇÃO

As espécies invasoras anuais como as do gênero *Amaranthus* competem com as culturas, causando sérios problemas à produção destas. Mesmo em áreas livres de sementes de espécies invasoras, uma simples contaminação do lote de sementes de uma cultura por algumas sementes de invasoras pode formar populações que dificilmente serão eliminadas totalmente, uma vez que, normalmente, estas espécies produzem grande quantidade de sementes pequenas que facilmente se dispersam no solo.

Devido à dormência nas sementes de muitas das espécies invasoras, elas podem permanecer por longos períodos no solo, até encontrarem condições favoráveis à germinação e estabelecimento das plantas. Isto ocorre exatamente na época de preparo do solo para semeadura.

Estas espécies possuem ciclo de vida curto, ou seja, maturidade sexual precoce e produzem grande quantidade de sementes (são estrategistas - r), tendo, portanto, características de pioneirismo.

Desta forma, a compreensão dos fatores que regulam as populações de invasoras anuais, são de grande importância na ecologia de populações, tanto no desenvolvimento de modelos teóricos como no estabelecimento de princípios de manejo e controle dessas populações.

Neste sentido, o presente trabalho procura estudar a dinâmica populacional de duas espécies invasoras de *Amaranthus*, *A. viridis* e *A. hybridus*, esta última com dois biotipos distintos, tipo verde e tipo roxo. Os objetivos específicos deste estudo são os seguintes:

- a. analisar o comportamento das espécies sob diversas densidades de competição intraespecífica;
- b. analisar o comportamento de cada espécie em associação com outra;
- c. determinar o padrão de alocação de energia das espécies;
- d. avaliar o efeito de diferentes temperaturas, regimes de luz e pré-tratamento de sementes sobre a germinação, como auxílio à interpretação das respostas dos ensaios de competição;
- e. verificar a existência de variabilidade genética, através do estudo de isoenzimas, e tentar interpretá-la de acordo com as respostas dos ensaios de competição.

2. REVISÃO DA LITERATURA

2.1. O gênero *Amaranthus* L.

2.1.1. Aspectos gerais

O gênero *Amaranthus* pertence à família Amaranthaceae e está amplamente disperso através das regiões tropicais, subtropicais e temperadas do mundo (NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1984).

Algumas espécies são consideradas invasoras, 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, e ornamentais que são formas de raças pigmentadas dos três pseudocereais e de *A. tricolor* (PAL & KHOSHOO, 1972; COONS, 1981a).

De acordo com o NATIONAL RESEARCH COUNCIL (1984), das 60 ou mais espécies de *Amaranthus*, apenas algumas são usadas como culturas e uma pequena parte das outras são sérias invasoras. As principais invasoras são:

A. viridis, *A. spinosus*, *A. retroflexus* e *A. hybridus* e apresentam sementes escuras com dispersão ampla. *A. retroflexus*, conhecida como "caruru" ou "erva de porco" é uma das piores invasoras mundiais. No estado de São Paulo, as espécies invasoras foram estudadas por LEITÃO FILHO (1968).

Estas espécies invasoras, bem diferentes das cultivadas, tendem a um crescimento indeterminado e produzem inflorescências em diversas partes da planta e durante um longo período. Já os tipos cultivados para grãos tendem a amadurecer num período menor e têm uma inflorescência dominante com pouca ramificação.

Como todas as espécies de *Amaranthus*, as invasoras são adaptadas a calor e intensa insolação. Suas sementes são prontamente dispersas pelo vento e pela água. Elas ocorrem frequentemente como invasoras nos pastos, culturas e ao longo de rodovias, usualmente em áreas não sombreadas, em competição com outras invasoras e gramíneas. Em áreas urbanas elas são comumente encontradas em terrenos abandonados ou nas rachaduras dos pavimentos (NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1984).

Os *Amaranthus* são plantas não gramíneas que fotossintetizam através do ciclo C_4 . Este ciclo é uma modificação do processo normal fotossintético que faz uso eficiente do CO_2 disponível no ar, concentrando-o nos cloroplastos de células especializadas que circundam os feixes vasculares das folhas. A perda do CO_2 pela fotorrespiração, a unidade básica para produção de carboidrato, é praticamente su-

primida nas plantas C_4 . Conseqüentemente, plantas que utilizam o ciclo C_4 podem converter uma maior proporção de carbono atmosférico em carboidrato de plantas, por unidade de perda de água, que aquelas que ocorrem na clássica trajetória C_3 do Ciclo de Calvin (HAUPTLI, 1977; SAUER, 1977; NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1984).

Mesmo quando seus estômatos estão parcialmente fechados, as plantas C_4 são capazes de manter taxas relativamente altas de fixação de CO_2 . Uma vez que os estômatos ficam fechados quando a planta é submetida a um estresse ambiental, como seca ou salinidade, plantas C_4 como o amarantho, têm um desempenho melhor que as C_3 , sob condições adversas. Também, a redução da abertura dos estômatos reduz a perda de água pela transpiração.

Além desta adaptação para sobreviver em período de seca, outra vantagem fisiológica da fotossíntese C_4 é a habilidade potencial de fotossintetizar em altas taxas sob altas temperaturas. Pesquisas com *A. caudatus* var. *edulis* mostraram um pico de atividade fotossintética à $40^{\circ}C$ (EL-SHARKAWY *et alii*, 1968).

2.1.2. Recursos de germoplasma e estudos de genética, citogenética e melhoramento

O gênero *Amaranthus* foi domesticado no Novo Mundo pelos Incas e Astecas, há pelo menos 2.000 anos atrás e atual-

mente está amplamente disperso em muitas regiões tropicais do mundo como uma cultura sem expressão (NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1984). Somente recentemente pesquisadores (genetistas, fisiologistas, nutricionistas) descobriram seu valor como fonte protéica na dieta. O teor de proteína nos grãos de amarantos está em torno de 15% (DOWNTON, 1973; SCHMIDT, 1977; SENFT, 1979) e nas folhas das espécies utilizadas como hortaliça, em torno de 26% (DOWNTON, 1973). Esta proteína contém níveis relativamente altos de lisina e de aminoácidos contendo enxofre, que são os aminoácidos deficientes na maior parte dos cereais. Assim, os grãos de *Amaranthus* combinados com os cereais mais comuns, podem oferecer um valor protéico satisfatório na dieta alimentar.

Existem algumas coleções de germoplasma de *Amaranthus* que reúnem uma parte da variabilidade genética existente neste gênero. Nos Estados Unidos, as coleções mantidas pela Rodale Inc. e a coleção da Universidade da Califórnia em Davis, incluem coleções do Nepal, Índia e México e pequenas coleções de algumas cidades da Ásia, África e América do Sul. Embora o amaranto seja originário do Novo Mundo, não se tem dado importância à reunião da coleção completa dos centros de origem dos Andes e Guatemala (HAUPTLI *et alii*, 1979).

No México, a distribuição dos amarantos de grãos é relativamente ampla (SAUER, 1950; SAUER, 1967): Dis-

trito Federal, Michoacan, Deserto de Sonora, Jalisco, Oaxaca e Sierra Madres. Estes locais compreendem uma área geográfica diversa e com variação de clima e foram centros de domesticação da cultura (FEINE, 1979; NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1984).

Alguns pesquisadores procuram definir os objetivos dos programas de melhoramento dos amarantos. Num trabalho desenvolvido na África do Sul, GRUBBEN (1979) apresenta os seguintes pontos que devem ser pesquisados pelos melhoristas de plantas com relação ao *Amaranthus* para consumo como verdura: a. qualidade aceitável para o consumidor, isto é, boa qualidade de cozimento, gosto bom, baixo conteúdo de ácido oxálico, folhas de cor verde (claro ou escuro), inflorescências pequenas, ramos tenros; b. hábito de crescimento adequado para ramificação (delicada ou forte), florescimento (precoce ou tardio), crescimento estacional pequeno, médio e grande, reação ao fotoperíodo (dias curtos ou indiferentes), inflorescência terminal ou axilar, maior crescimento, produtividade, alta proporção folhas/ramos; c. resistência ou tolerância a doenças, pragas e nematóides.

Para as espécies produtoras de grãos, os objetivos do melhoramento são diferentes dos apresentados anteriormente, para consumo como hortaliça. De acordo com HAUPTLI *et alii* (1979), o melhoramento para produção de grãos deve observar: a. uniformidade do tamanho das plantas, época

de florescimento, aparência; b. porte pequeno; c. sementes grandes e maior produção; d. resistência a pragas e doenças; e. isolamento reprodutivo entre as espécies cultivadas e os amarantos invasores.

Algumas pesquisas têm sido feitas no sentido de produção de híbridos entre espécies de *Amaranthus*.

Neste sentido, PAL & KHOSHOO (1972) observaram através da análise de dez híbridos experimentais envolvendo oito espécies de *Amaranthus*, a existência de inviabilidade do híbrido, fraqueza e esterilidade que ocorreu desde a provável má função do endosperma até a mortalidade das plântulas, plantas atrofiadas e deformadas com tumores nos caules e, às vezes, nas raízes, folhas semelhantes a folhas viróticas, flores deformadas e mal formadas e finalmente óvulos e pólenes estéreis.

Os autores concluíram que, devido à ausência de envolvimento com patógenos, todos estes defeitos de desenvolvimento tiveram uma base genética, indicando desarmonia gênica entre genomas paternos. Sendo assim, a crença de inexistência de barreiras de cruzamento no gênero e que a hibridação é a maior fonte de variação e de promoção de especiação, parece ser um exagero.

Posteriormente, PAL & KHOSHOO (1974) fazendo uso de cruzamentos, estabeleceram três grupos de amarantos

tos geneticamente isolados: a. *A. hypochondriacus* e *A. hybridus*; b. *A. caudatus* e *A. edulis* (cultivadas) e provavelmente *A. quitensis* (invasora com $n = 16$); c. *A. cruentus* (cultivado) e *A. powellii* (invasora com $n = 17$).

COONS (1981b) encontrou evidências de fluxo gênico entre *A. viridis* e *A. blitum* em populações naturais que ocorrem no Brasil e menciona que esta hibridação parece estar concentrada no Brasil pois nenhum híbrido da Europa ou da Grã-Bretanha encontra-se mencionado na literatura, embora as duas espécies tenham sido encontradas nessas regiões. Salienta ainda que, poucas evidências de hibridação foram encontradas em exemplares do sul da Flórida (EUA) e das Ilhas Bahamas.

Através do cruzamento interespecífico envolvendo *A. hypochondriacus* ($n = 16$), espécie cultivada dos amarantos de grãos, de sementes brancas e *A. hybridus* ($n=17$, Africano), espécie selvagem de grãos pretos, PAL *et alii* (1982) verificaram que na metáfase do híbrido, 98% das células mãe do grão de pólen tinham 15 bivalentes e 1 trivalente e as células restantes tinham 16 bivalentes e 1 univalente. A contagem dos cromossomos em 55 plantas híbridas revelaram plantas $n = 32, 33$ e 34 na proporção de 1:2:1, respectivamente. Sugeriram que o tipo $n=16$ deu origem ao tipo $n=17$, através de trissomia primária.

Mais recentemente, HAUPTLI & JAIN (1985) ob-

servaram o controle genético do sistema de cruzamento em amaranhos produtores de grão, através de estimativas das taxas de cruzamento entre indivíduos e sua resposta à seleção massal.

Para a estimativa de taxa de cruzamento, na geração S_0 , os autores utilizaram o loco marcador da pigmentação da planta (RR:vermelho e rr:verde). Observaram uma amplitude bastante grande (de 0 a 100%) na taxa de cruzamento na primeira geração. Em seguida, fizeram um experimento de seleção massal bidirecional iniciando com alta e baixa taxa de cruzamento. Na geração S_1 as linhas com alta taxa (H) e baixa taxa de cruzamento (L) foram estimadas usando o locus R e dois outros locos marcadores completamente dominantes (B e Gl).

Estes autores estimaram a proporção relativa dos sexos nas inflorescências monóicas das linhas selecionadas através do número de flores masculinas por glomérulo. As taxas de cruzamento foram significativamente diferentes entre as linhas H e L e a linha L mostrou maior fertilidade masculina que a linha H.

Na segunda geração (S_2) a seleção foi baseada no número de flores masculinas por glomérulo, como um índice da habilidade de cruzamento. Agora, as diferenças entre a expressão do sexo entre linhas H e L tornaram-se mais evidentes. Mais que 50% dos indivíduos L na geração S_2 tiveram uma

flor masculina por glomérulo, enquanto que os indivíduos H tiveram de 0,1 a 1 flor masculina por glomérulo.

Estes resultados mostram que o *Amaranthus* responde à seleção bidirecional para taxa de cruzamento, e, portanto, este fato teve implicações importantes na evolução das espécies e raças locais através da domesticação (HAUPTLI & JAIN, 1985).

ZANGERL & BAZZAZ (1984b) verificaram que os genótipos de *Amaranthus retroflexus* homogêneos para o loco, da fosfoglicoisomerase (PGI), ou seja, os genótipos homozigotos (bandas rápidas e bandas lentas) ocorrem normalmente em populações naturais, enquanto que o heterozigoto é raro. Isto pode servir como um indicador das altas taxas de autogamia nesta espécie.

Ainda, tem-se procurado estudar a correlação entre caracteres em *Amaranthus*. Neste sentido, MOHIDEEN & MUTHUKRISHNAN (1979) determinaram o coeficiente de correlação genotípica e fenotípica aos 25 dias após sementeira, utilizando 65 tipos de *A. tricolor* e verificaram que o peso das folhas e ramos está estreitamente associado com produção de grãos, indicando que uma alta produção de grãos deve estar associada a uma baixa proporção ramos/folhas, e vice-versa.

2.2. Estudos em ecologia de populações

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

Sob o ponto de vista energético, sabe-se que os produtos assimilados durante o período de vida de uma planta, são alocados para uma diversidade de fins como novos órgãos de assimilação, estruturas de suporte e reprodução (HARPER, 1977).

McARTHUR & WILSON (1967) desenvolveram a teoria de seleção - r e seleção - K, onde os genótipos estrategistas - r, que alocam grandes porções de seus recursos para atividades reprodutivas, são favorecidos em ambientes com mortalidade independente da densidade, enquanto que os genótipos estrategistas - K, que alocam baixa fração de seus recursos para reprodução em favor de um maior crescimento vegetativo são favorecidos em ambientes onde a mortalidade é dependente da densidade.

Este conceito foi um pouco modificado por alguns autores. Mas o importante disto é que os conceitos de

estratégia - r e - K não são absolutos e sim relativos; de uma maneira geral, os genótipos r apresentam maior número de descendentes, maturidade sexual precoce e ciclo de vida curto (PIANKA, 1970; GADGIL & SOLBRIG, 1972).

Segundo HARPER (1977), o conceito de seleção -r e -K merece um certo questionamento pois pressupõe que todas as sementes produzidas por uma planta refletem igualmente a adaptabilidade desta, e na realidade, as sementes produzidas em diferentes estádios da planta são diferentes em número e fisiologia. Baseando-se nisso, o autor sugere que as capacidades reprodutivas devam ser comparadas em tabelas vitais.

Merece certa atenção o fato que o número de sementes e o tamanho destas parecem ser alternativas na estratégia reprodutiva.

As diferenças na capacidade reprodutiva das plantas representam diferentes compromissos adaptativos e a seleção natural age de forma a otimizar estes compromissos e maximizar a adaptabilidade individual (HARPER, 1977; SOLBRIG, 1980).

Para se demonstrar o esforço reprodutivo de uma planta, tem-se utilizado o peso da biomassa para diversos órgãos (BARRIGA, 1979; SOARES, 1980; REIS, 1984; VARGAS, 1985; VIEIRA, 1987), que é considerado eficiente quando comparado ao método colorimétrico (HICKMAN & PITELKA, 1975), con

siderado por HARPER & OGDEN (1970) o que melhor estima a fração total de energia. O método colorimétrico é aconselhável para as espécies que armazenam altos teores de lipídeos nas sementes (SOARES, 1980).

Em *Amaranthus*, um dos poucos trabalhos de ecologia de populações é o de VARGAS (1985). Neste, o autor verifica os aspectos de crescimento vegetativo e reprodutivo para diversas espécies, analisa o fracionamento de energia e a competição intra e interespecífica, que serão mencionados no decorrer deste trabalho.

2.2.1. Competição

Competição é a interação biológica que ocorre entre dois ou mais indivíduos quando os recursos são limitados ou quando a qualidade dos recursos varia e a demanda é dependente da qualidade (Mc NAUGHTON & WOLF, 1973).

A competição é um processo ativo que influencia a capacidade dos competidores de sobreviver e reproduzir. O tipo de influência pode variar de acordo com a interferência direta no acesso ao recurso ou reduzindo a eficiência de exploração de um recurso.

A competição por nutrientes e/ou luz foi verificada por diversos autores como DONALD (1958) e BOOKMAN & MACK (1983), porém um dos mais importantes fatores que limitam a produção das culturas é o suprimento de água. Espera

se que culturas que fazem o uso mais eficiente da água, produzem mais em períodos de estresse de umidade do que as que não fazem (BLACK *et alii*, 1969).

Sob competição, os indivíduos que estão mais próximos são os mais vulneráveis e tanto a competição como a mortalidade dos indivíduos decorrente desta competição, têm um papel fundamental no padrão de distribuição espacial das espécies (WRIGHT, 1982).

Um dos mais importantes efeitos dependentes da densidade é a competição entre indivíduos da mesma espécie. A competição por recursos em plantas ocorre primeiramente entre indivíduos vizinhos (MACK & HARPER, 1977).

De acordo com SARUKHÁN (1976), as pressões seletivas observadas através da mortalidade em populações de plantas parecem ocorrer em dois sentidos: entre a germinação e o estabelecimento, para espécies de reprodução sexual e, em algum momento, independentemente da idade, durante a fase adulta em espécies de reprodução vegetativa.

O lugar que um indivíduo ocupa na hierarquia da população, segundo ROSS & HARPER (1972) e HARPER (1977) parece ser determinado nos estágios iniciais do seu desenvolvimento e se apresenta em função dos seguintes parâmetros: a. capital inicial (peso do embrião + algumas frações do endosperma); b. taxa relativa de crescimento (característica do genótipo do indivíduo e das condições ambientais); c. espaço de tempo no qual o crescimento se processa; d. restri-

ção ao crescimento imposto pela presença, características e arranjo da vizinhança na população.

Trabalhando com *Linanthus androsaceus*, uma espécie autógama da Família Polemoniaceae que ocorre na Califórnia, SCHMITT (1983) verificou que existe correlação entre sucesso reprodutivo e variação fenológica individual. Apesar da data do primeiro florescimento não estar correlacionada com o número de flores, as plantas que primeiro florescem num tempo intermediário, têm maior probabilidade de produzir sementes e apresentam uma grande relação entre número de sementes e número de flores, que plantas que florescem precoce ou tardiamente nesta estação. Observou também que, o fenótipo com o maior sucesso reprodutivo foi o mais frequente na população.

HARPER (1977) define dois tipos de mortalidade, a dependente e a independente da densidade. Usa os termos "self-thinning" para definir a mortalidade que ocorre em decorrência da própria população e "alien-thinning" quando o estresse de densidade de uma outra espécie é o responsável pela mortalidade. Comenta ainda que a severidade do "self-thinning" é bastante afetada pelas condições ambientais e apresenta-se associada a atividades patogênicas; este processo envolve mudanças nas taxas de assimilação de energia pelos indivíduos, sendo que as plantas que morrem são as que possuem taxas assimilatórias negativas ou baixas.

HARPER & Mc NAUGHTON (1962) mostraram que o número de plantas adultas torna-se independente do número de sementes semeadas, tanto em populações puras como mistas, a partir de uma certa densidade.

Com relação ao estresse de densidade na adaptabilidade individual e estrutura da população, HARTGERINK & BAZZAZ (1984) observaram que, em baixas densidades de cultivo, a variação na biomassa entre os indivíduos de uma população foi maior em substratos heterogêneos que em homogêneos.

2.2.1.1. Competição intraespecífica

Diversos autores como SOLBRIG (1980), WESTOBY (1981) e DIRZO & SARUKHÁN (1984) discutem o papel da competição entre indivíduos da mesma espécie ("self-thinning") na dinâmica populacional e mencionam que a capacidade de suporte do ambiente (K) deve ser expressa em função tanto do número de indivíduos como da biomassa.

A regra do "self-thinning" é conhecida como a lei do $-3/2$ que descreve a taxa com que as plantas morrem, porque a competição em estandes densos de indivíduos da mesma idade é função da taxa de acumulação de biomassa. Foi proposta por Yoda *et alii*, citado por WESTOBY (1981) e é caracterizada pela equação $w = cN^{-3/2}$, ou equivalentemente $B = wN = c N^{-1/2}$, onde w é o peso médio das plantas sobreviventes, B é a biomassa por unidade de área e c é uma constante.

Esta equação descreve a linha de competição de inclinação $-3/2$ num espaço de logaritmo de peso médio contra logaritmo da densidade, ou inclinação de $-1/2$ num espaço de logaritmo de biomassa contra logaritmo da densidade. É o chamado diagrama B-N.

A regra do "self-thinning" foi comprovada por diversos autores como WHITE & HARPER (1970), GORHAN (1979), ANTONOVICS & LEVIN (1980), PICKARD (1983) e MITHEN *et alii* (1984), em diversas plantas. E ainda, os componentes da produção (parte aérea e raízes) parecem seguir a mesma lei (WHITE & HARPER, 1970).

O "self-thinning" refere-se ao impacto de diferentes fatores na mortalidade. Quando condições sub-ótimas afetam o crescimento da planta, como, por exemplo, a baixa fertilidade do solo (WHITE & HARPER, 1970; BAZZAZ & HARPER, 1976) ou remoção da biomassa por cortes moderados (WESTOBY & BROWN, 1980), o efeito é retardar a taxa de acumulação de biomassa e assim aumentar a sobrevivência dos indivíduos. Porém, se estes fatores forem extremos, eles produzem uma mortalidade independente da densidade (WESTOBY & BROWN, 1980).

Por isso, segundo estes últimos autores, os fatores que afetam a taxa de mortalidade numa população de plantas não podem ser divididos em fatores dependentes e fatores independentes da densidade; cada fator limitante do crescimento tem um valor ambíguo, dependendo da sua severidade.

Um dos primeiros estudos de competição foi realizado por Sukatchew, citado por WHITE & HARPER (1970), utilizando *Matricaria inodora* semeada em duas densidades, em solo fertilizado e não fertilizado. A mortalidade de plantas foi maior na densidade de plantas mais alta e em solo fertilizado.

Análises dos processos de mortalidade em *Ranunculus repens* mostraram que a esperança de vida dos indivíduos decresce significativamente com o aumento da densidade das populações (SARUKHÂN & HARPER, 1973). O interessante é que as altas taxas de mortalidade não foram obtidas nas fases desfavoráveis do ambiente físico, mas foram coincidentes com a época de crescimento ativo das plantas.

Segundo estes autores, o grande risco de mortalidade envolvendo o estágio de plântulas nas plantas de reprodução sexuada, mais parece ser o resultado da carga genética dos indivíduos não adaptados do que problemas de ajustamentos metabólicos.

O prolongamento de estádios imaturos devido à escassez de alimentos ou outros recursos é uma resposta muito conhecida em muitos tipos de organismos, inclusive plantas (HARPER, 1977).

De fato, em situações onde os recursos disponíveis são escassos, as espécies respondem adiando o tempo da primeira reprodução e, reduzindo a porcentagem da coorte sobrevivente que é capaz de reproduzir (FROGNER, 1980).

Um aspecto interessante de restrição de desenvolvimento foi observado por PIELOU (1960) em populações de *Pinus ponderosa*. A autora verificou a existência de correlação positiva entre a distância do vizinho mais próximo e a soma dos diâmetros das árvores, indicando que, considerando-se uma área qualquer, quanto mais distante o vizinho, maior a soma dos diâmetros das árvores, ou seja, as plantas se desenvolvem mais, e vice-versa.

Do mesmo modo, SARUKHĀN & HARPER (1973) mostraram haver uma correlação negativa entre produção de ramos e densidade de plantas em diferentes locais, para *Ranunculus repens*. E ainda, parece existir uma correlação negativa entre densidade e tamanho de planta ou taxa reprodutiva (WATKINSON & HARPER, 1978).

Outro fator interessante é que plantas mais próximas, localizadas em pequena área, parecem morrer em maiores taxas que as plantas localizadas em áreas maiores (MITHEN *et alii*, 1984).

Esta sobrevivência e o sucesso reprodutivo de uma planta individual é melhor estimado pelo seu tamanho que pela sua idade cronológica. De fato, WERNER (1975) mostrou que o tamanho das plantas de *Dipsacum foliolosum* e não a idade é o melhor elemento para predizer o estágio de morte, sobrevivência e florescimento.

A nítida diferenciação na taxa de crescimento relativo entre plantas uniformes, levemente maiores ou menores num estande denso, gera uma ampla distribuição de tamanhos dentro de coortes da mesma idade. A grande mortalidade de classes de plantas pequenas quando o estande está perto da linha de competição, tende a eliminar coortes de plantas jovens nas coortes densas de indivíduos mais velhos (WESTOBY, 1981).

WILSON & KEDDY (1986) determinaram a habilidade competitiva de sete espécies através da medida de aumento relativo de matéria seca por planta. Encontram habilidades competitivas significativamente heterogêneas entre as espécies coletadas ao longo de um gradiente de ação de ondas, na praia do Lago Axe, em Ontário, Canadá.

Verificaram que as espécies que estavam expostas em locais pobres de nutrientes (por exemplo, *Eriocaulon septangulare*) tiveram baixa habilidade competitiva, enquanto que aquelas que cresciam em refúgios, locais ricos de nutrientes (por exemplo, *Dulichium arundinaceum*) apresentaram alta habilidade competitiva. A habilidade competitiva foi significativamente correlacionada com a posição média no gradiente de exposição.

MOORE & WILLIAMS (1983) também mostraram que a hierarquia competitiva dentro de um grupo de espécies selvagens variou com os nutrientes do solo.

Estudando o desenvolvimento fenológico em cinco espécies anuais que ocorrem em dunas, em três níveis de densidade, Symonides, citado por ANTONOVICS & LEVIN (1980), verificou que o período de emergência das plântulas e a duração da fase de plântulas dependeu das condições atmosféricas e, ainda, o aumento na densidade foi acompanhado de uma aceleração na fase de desenvolvimento que precedeu o florescimento e da diminuição do ciclo da vida.

São raros os trabalhos de competição em *Amaranthus*. Investigando a competição intraespecífica, VARGAS (1985) observou que em alta densidade de competição, *A. deflexus* alocou mais energia para estruturas reprodutivas, enquanto que *A. hybridus* alocou mais recursos para estruturas vegetativas.

2.2.1.2. Competição interespecífica

Para que ocorra competição, há necessidade de sobreposição suficiente dos nichos dos indivíduos que competem, de modo que eles utilizem os mesmos recursos.

Em estandes de uma espécie, a redução da sobrevivência e/ou mortalidade é o resultado da limitação de recursos disponíveis por indivíduo com o aumento da densidade. No entanto, a presença de uma outra espécie influenciando a regulação da população é frequentemente mal compreendida, de modo que esta competição interespecífica é muitas vezes erroneamente igualada aos efeitos dependentes da densidade.

de (ANTONOVICS & LEVIN, 1980).

Isto é facilmente visto se considerarmos a quantidade total de recursos disponíveis para dizer que a espécie A é reduzida pela presença de outra espécie, B. Isto, por si só, não é um efeito dependente da densidade, uma vez que a quantidade de recursos removidos do sistema, em nenhum caminho, se relaciona com a densidade da espécie A. O efeito da presença de duas espécies torna-se dependente da densidade somente se a intensidade de competição, isto é, o efeito proporcional da espécie B na sobrevivência e reprodução da espécie A, aumentar com o aumento da densidade de B. Caso contrário, a presença da espécie B pode simplesmente diminuir a sobrevivência e a produção relativa da espécie A, de maneira análoga à de uma densidade independente do fator abiótico. Assim, a regulação deve ser o resultado de uma dependência intraespecífica da densidade (ANTONOVICS & LEVIN, 1980).

Quando em circunstâncias competitivas, os danos que uma espécie causa nela própria são maiores que o dano que ela causa na outra espécie, elas podem coexistir. Sendo assim, espécies que são competidores completos não podem coexistir indefinidamente, de acordo com o princípio de Gause ou princípio de exclusão competitiva (Mc NAUGHTON & WOLF, 1973).

Em geral, os ecologistas consideram que a compo

tição deve ter um papel importante na organização funcional das espécies coexistentes, especialmente no que se refere ao número de espécies que podem coexistir (Mc NAUGHTON & WOLF, 1973).

Segundo estes autores, numa interação competitiva interespecífica pode ocorrer: a. a extinção de uma ou ambas as formas; b. a coexistência de cada forma. No primeiro caso, o melhor competidor ganha após o pior competidor sofrer ajustamentos ecológicos para tentar uma coexistência continuada. A coexistência pode ser mantida (segundo caso), se os organismos forem suficientemente diferentes para fornecer um refúgio exclusivo para o competidor mais fraco, ou se a habilidade competitiva mudar suficientemente rápido para nenhum competidor eliminar o outro.

Em populações naturais mistas, perpetuadas sem seleção artificial, os genótipos que sobrevivem são os que possuem grande habilidade competitiva e não os que possuem alta capacidade produtiva e boas características agrônomicas (RAJESWARA RAO & PRASSAD, 1984).

A competição entre plantas depende de várias características como morfologia da planta, capacidade de extrair água e nutrientes do solo, resposta diferencial à temperatura, entre outros. Mais especificamente, BLACK *et alii* (1969) verificaram que esta habilidade competitiva da planta depende da sua capacidade intrínseca em assimilar CO₂ e uti-

lizá-lo na fotossíntese, para aumentar suas folhas ou seu tamanho.

Estudando a habilidade competitiva em comunidades de plantas de diferentes estádios de sucessão, PARRISH & BAZZAZ (1982) verificaram que os membros mais tardios de um processo de sucessão numa comunidade experimentam uma pequena redução competitiva na presença de vizinhos heterospecíficos do que as espécies pioneiras. Esta é uma forte evidência que a redução e a separação de nicho são efetivos na redução da competição dentro de uma comunidade e que a seleção para reduzir competição deve ser mais importante na evolução de espécies de sucessão tardia que nas espécies pioneiras.

Para se testar a agressividade de uma espécie em relação à outra, pode-se usar o experimento aditivo (NAYLOR, 1972; HARPER, 1977) que consiste em duas espécies crescendo juntas, onde a densidade de uma é mantida constante e a da outra variável; a espécie que permanece constante age como um indicador comparativo da agressividade da outra espécie. Este tipo de experimento é importante no contexto agrônomico, uma vez que ele simula a situação de uma cultura sujeita a diversos níveis de infestação por invasoras (HARPER, 1977).

Outro modo de se estudar a agressividade de uma espécie em relação à outra é através dos experimentos de substituição ou experimentos em séries repassadas proposto

por De Wit, citado por HARPER (1977) e utilizado por VARGAS (1985), em *Amaranthus*. Neste caso, a frequência relativa dos competidores varia, porém, a densidade permanece constante. Pode ocorrer ou a equivalência do comportamento das duas espécies em mistura, o que indica uma demanda semelhante de recursos do ambiente pelas duas espécies e possibilita a previsão do comportamento das espécies em mistura através dos estandes puros ou uma delas ser menos eficiente na captura dos mesmos recursos do ambiente.

Quando há possibilidade de se prever, através de estandes puros, o comportamento da espécie em mistura, a agressividade de uma espécie sobre a outra pode ser medida pelo Coeficiente Coletivo Relativo que estabelece uma relação de equivalência entre as produtividades médias por planta, das espécies testadas em mistura e em estandes puros. Não havendo possibilidades desta previsão de comportamento, utiliza-se o coeficiente denominado de Produtividade Relativa (produtividade da espécie na mistura/produtividade da mesma espécie em estande puro). Somando-se as Produtividades Relativas (PR) das duas espécies tem-se a Produtividade Total Relativa (PTR) que descreve as relações mútuas das duas espécies com referência à demanda de recursos ambientais. O valor $PTR = 1$ significa que as duas espécies estão demandando os mesmos recursos limitados do ambiente; o valor de $PTR > 1$ sugere que as espécies demandam recursos diferentes do ambiente, evitando competição entre elas e/ou mostram

do alguma forma de relação simbiótica; e, $PTR < 1$ implica em antagonismo mútuo (HARPER, 1977). Esta proposta de se estudar a associação de duas espécies em mistura através da PR e PTR foi feita por DE WIT & VAN DEN BERG (1965).

Em trigo, RAJESWARA RAO & PRASSAD (1984) verificaram que a habilidade competitiva dos genótipos cresceu com a altura dos genótipos de trigo. Neste trabalho, a competição interespecífica foi benéfica à cultura, aumentando a produção e reduzindo a interação genótipo ambiente.

HARPER (1968) reconhece que a superioridade dos estandes mistos quando comparados aos estandes puros não implica em mutualismo balanceado, mas pode ser explicada em termos da reduzida interferência de um cultivar no outro.

Os experimentos de competição que iniciam com sementes não produzem necessariamente os mesmos resultados daqueles que se iniciam com transplantes. De fato, GRACE (1985) verificou que a habilidade competitiva relativa em plântulas e adultos de diversas espécies de *Typha* é dependente do tamanho da planta, sugerindo que o tipo inicial de propágulo usado nos experimentos de competição pode afetar os resultados, e que, em alguns casos, o resultado da competição pode ser dependente da densidade inicial dos propágulos, principalmente se forem sementes.

A habilidade competitiva das plantas jovens

mostrou ser bem diferente da dos adultos: no estágio juvenil, *T. dominguensis* foi melhor competidor que *T. latifolia*, mas como adulto, *T. latifolia* mostrou-se dominante, nos lagos, em setembro. Isto pôde ser explicado devido à existência da interação competitiva (em maio) que ocorreu antes do florescimento que começou em junho. Estes resultados indicaram que a habilidade competitiva em *T. dominguensis* declina conforme *T. latifolia* cresce, desenvolve e floresce.

Resultados interessantes e semelhantes aos anteriores foram observados por MARSHALL & JAIN (1967 e 1969) em populações de *Avena*.

No primeiro trabalho, em 1967, os autores estudaram a regulação natural de duas populações de aveia (*Avena fatua* e *A. barbata*) na região central da Califórnia e verificaram uma relativa abundância das duas espécies nos estádios de sementes, plântulas e adultos, tanto em populações puras como mistas. Os dados das populações mistas, indicando que a seleção natural favoreceu *A. fatua* através de um melhor estabelecimento das plântulas e *A. barbata* em termos de alta fecundidade, pareceram ser um fator importante na determinação da extensão e padrão de sua coabitação.

Em 1969, os autores estudaram o efeito da densidade na interferência entre indivíduos, em populações puras e mistas destas espécies de aveia, através de experimentos em vasos. Para as duas espécies, o aumento da densidade indu

ziu a uma maior mortalidade e à uma impressionante redução plástica no tamanho e no potencial reprodutivo dos indivíduos. No entanto, *A. barbata* mostrou uma resposta por mortalidade e plástica maior que *A. fatua*, tanto em estandes puros como em mistos. A análise da adaptabilidade relativa das duas espécies em populações mistas indicou que elas podem cohabitar com sucesso na amplitude de densidades estudadas devido à seleção dependente da frequência que favorece *A. barbata* em raridade relativa. No equilíbrio, é esperada uma proporção de 30% de *A. barbata* em baixas densidades, e menos de 10%, em altas densidades.

Pode ocorrer competição de populações de plantas por diferentes profundidades do sistema radicular. Através de experimentos de campo, BERENDSE (1982) observou que *Plantago lanceolata* em competição com outra espécie, é forçado a utilizar nutrientes das camadas mais profundas do solo, o que não acontece no caso de monocultura.

Em *Amaranthus* algumas pesquisas nesta área foram realizadas. SCHREIBER (1967), para estudar o papel da competição do *Amaranthus retroflexus* invasor, no estabelecimento da leguminosa *Lotus corniculatus* dividiu uma caixa em módulos com potencial para estudo de quatro tipos de competição, na fase inicial do desenvolvimento das plantas: ausência de competição interespecífica, competição completa (isto é, competição abaixo e acima do solo), competição por solo (competição abaixo do solo) e competição por luz (competição

acima do solo). Este estudo demonstrou que a competição da parte aérea (por luz) é mais importante que a competição por solo e que as sementes pesadas de *Amaranthus* produziram plantas em condições de sombreamento precoce e intenso, mais do que as sementes leves.

A competição de *Amaranthus retroflexus* com diversas culturas deve estar relacionada com a habilidade das mesmas de fixar o CO_2 em altas taxas. De fato, BLACK *et alii* (1969) observaram que ao meio dia, quando a intensidade de luz e temperatura atingem o máximo, espécies invasoras como *Amaranthus* devem fixar CO_2 em taxas mais altas que as culturas como soja e algodão. Já no milho que pertence ao grupo de plantas relativamente eficientes, e em culturas comparáveis ao milho em eficiência, as invasoras, diminuindo a fixação de CO_2 em altas taxas, não entram em competição severa com a cultura.

Mais recentemente, estudando a competição intra e interespecífica em duas espécies de *Amaranthus*, VARGAS (1985) observou que, sob alta densidade de competição intra-específica, *A. deflexus* alocou mais energia para estruturas reprodutivas, enquanto que *A. hybridus* alocou mais recursos para atividades vegetativas. Em competição interespecífica, *A. hybridus* apresentou um crescimento tipicamente vertical, conseguindo uma maior captura de energia solar e *A. deflexus*, em crescimento próximo ao solo, sendo sombreado pelas plantas de *A. hybridus*.

2.2.2. Distribuição fracionária de energia

A evolução de uma população de organismos depende das circunstâncias ecológicas em que ela vive. BROOKFIELD (1986) discute sobre a redução das várias teorias de seleção -r e -K em apenas uma, aquela teoria empírica que prediz que os organismos em ambientes variáveis devem possuir maiores valores de r (máxima taxa específica de crescimento de tamanho da população) que aqueles em ambientes menos variáveis.

O conceito de estratégia -r e -K reconhece que as forças seletivas agindo numa espécie que gasta a maior parte de sua vida como colonizadora é diferente daquela que sofre estresse de densidade em comunidades estáveis. As espécies colonizadoras (estrategistas -r) surgem como o resultado de seleção para alta fertilidade, de modo que estas espécies alocam grande proporção dos seus recursos disponíveis para reprodução e pouco para estruturas que permitem a elas se tornarem bem estabelecidas em suas comunidades ou evitar predação; desta forma, alta fecundidade está frequentemente associada a baixa agressividade. Em contraste, espécies de ambientes fechados ou mais estáveis (estrategistas -K), têm evoluído no sentido de alocar grande proporção dos seus recursos para estruturas que conferem vantagens aos indivíduos na luta pela sobrevivência, embora ao custo de reduzida fecundidade (SARUKHÂN, 1976).

As espécies anuais, em geral, alocam cerca de 30-40% da sua biomassa para produção de sementes, enquanto que as perenes e particularmente as de reprodução vegetativa, alocam apenas entre 5-10% (SARUKHÁN, 1976). Para HARPER(1977) estes valores são um pouco diferentes: as espécies anuais nativas alocam cerca de 15-30% do seu peso para estruturas reprodutivas, enquanto que as espécies perenes alocam cerca de 5-25%.

A distribuição de biomassa entre os diferentes tecidos ou partes da planta é diferente de acordo com o tipo de reprodução (SARUKHÁN, 1976), sexo (ZIMMERMAN & LECHOWICZ, 1982; VITALE *et alii*, 1987), condições ambientais (SMITH-HUERTA & VASEC, 1987), entre outros fatores, como pode ser confirmado a seguir.

Comparando o esforço reprodutivo de três espécies de *Ranunculus*, SARUKHÁN (1976) observou que *R. repens* é espécie de reprodução vegetativa (seleção -K) e as demais, *R. bulbosus* e *R. acris* são principalmente de reprodução sexual (seleção -r). Porém, quando comparou a quantidade de biomassa gasta na produção de propágulos, tanto por meio sexual como vegetativo, as três espécies pareceram investir as mesmas proporções de sua biomassa em estruturas necessárias à manutenção do número da população em equilíbrio.

ZIMMERMAN & LECHOWICZ (1982) observaram que os machos de *Rumex acetosella* têm vantagens sobre as fêmeas

em condições de estresse de água, apresentando maior investimento de biomassa para raízes e tecidos foliares, sendo, portanto, capazes de fixar mais carbono e explorar mais rapidamente os recursos locais de água, que as fêmeas.

Usando plantas macho, fêmea e monóica de *Spinacia oleracea*, VITALE *et alii* (1987) observaram que, principalmente em ambientes de alta salinidade, a alocação de biomassa para as raízes foi correlacionada negativamente com alocação de biomassa para partes reprodutivas nas fêmeas, enquanto que para os machos a correlação foi positiva.

Em plantas de *Clarkia unguiculata*, SMITH-HUERTA & VASEC (1987) verificaram que plantas estressadas pela seca produziram menos ramos florais que as não estressadas. Porém, o número de sementes não foi afetado pelo estresse da seca, na maioria dos anos analisados.

São raros os trabalhos que além de estimar alocação de energia, focalizam os aspectos nutricionais. De acordo com ABRAHAMSON (1982), não é prudente medir alocação de energia e assumir que isto reflete alocação de nutrientes, pois os nutrientes minerais são alocados diferentemente que a biomassa. Este autor também observou que não existe correlação entre os nutrientes existentes no solo e a composição química dos órgãos da planta de *Solidago*.

Em plantas halófitas, UNGAR (1987) comenta

que fatores como salinidade do solo, concentração, deposição e erosão pela ação da maré, nível de água, quantidade de precipitação e outras variáveis microambientais afetam a sobrevivência e, portanto, determinam a produção de biomassa e esforço reprodutivo.

Durante quatro gerações de seleção, em diversos tratamentos de umidade do solo, densidade de competidor e densidade de plantas, ZANGERL & BAZZAZ (1984a) verificaram que, em todos os casos, a seleção resultou em divergência significativa da população em relação à sua configuração inicial, no sentido de redução de variação. As mudanças ocorreram nos caracteres como taxa de fotossíntese, alocação reprodutiva, tempo de florescimento, proporção de alocação de recursos da raiz/parte aérea e na biomassa da parte aérea.

Segundo estes autores, nas duas espécies estudadas, o comportamento não foi semelhante. Para *Abutilon theophrasti*, em algumas populações, a competição intraespecífica pareceu ser o agente mais eficiente na redução de variação, enquanto que em *Amaranthus retroflexus*, este tipo de competição manteve a variação na população.

Estudos de distribuição fracionária de energia têm sido realizados em diversas espécies de plantas como as dos gêneros *Stylosanthes* (REIS, 1984; VIEIRA, 1987) e *Amaranthus* (VARGAS, 1985).

Estes autores, de acordo com a técnica de HARPER & OGDEN (1970) cultivam as plantas em vasos e no final do ciclo, realizam o fracionamento de energia, através do peso seco das diversas partes da planta (folhas, ramos, caules, flores, sementes, raízes, etc.). Muitas vezes, durante o período de amadurecimento das sementes, são feitas colheitas periódicas das sementes maduras, por planta e no final do ciclo, todas as sementes de cada planta são juntadas para fazerem parte do esforço reprodutivo.

Usando esta técnica, alguns trabalhos confirmam os conceitos de seleção -r e -K. REIS (1984) trabalhando com *Stylosanthes* observou que *S. humilis*, espécie de ciclo de vida mais curto, comportou-se como estrategista -r, ou seja, alocou grande parte de seus recursos para estruturas reprodutivas quando comparada às espécies *S. guianensis*, *S. viscosa*, *S. hamata* e *S. scabra* (estrategistas -K) que alocaram maior fração de seus recursos energéticos para atividades não reprodutivas.

Outra espécie de *Stylosanthes*, *S. angustifolia* apresentou-se como estrategista -r, alocando 41,22% da sua biomassa para estruturas reprodutivas (VIEIRA, 1987).

Em *Amaranthus*, a espécie *A. spinosus*, a mais tardia, quando comparada com *A. viridis* (a mais precoce) e com *A. hybridus* e *A. retroflexus* (Intermediárias), apresentou valores mais baixos de esforço reprodutivo, confirmando no-

vamente o conceito de seleção -r e -K (VARGAS, 1985).

Porém, HARPER (1967) propõe o estudo do fracionamento da energia da planta, durante diversas épocas do período de desenvolvimento. Com esta técnica, é possível observar a translocação de recursos de uma parte da planta para a outra, à medida que o desenvolvimento se processa.

Usando esta técnica, SARUKHÂN (1976) verificou as diferenças na alocação de energia entre três espécies de *Ranunculus* em diversas épocas do seu desenvolvimento. As comparações de esforço reprodutivo permitiram identificar a espécie de propagação vegetativa, *R. repens*, como estrategista -K e as espécies de exclusivamente ou principalmente reprodução sexuada, *R. bulbosus* e *R. acris*, como estrategistas -r. Um fato interessante foi que, a quantidade de propágulos, tanto por meio sexual como vegetativo, foi semelhante nas três espécies, mostrando que elas investiram as mesmas proporções de sua biomassa em estruturas necessárias à manutenção do número de propágulos em equilíbrio.

Investigando o padrão de alocação de energia de três espécies de *Lupinus*, PITELKA (1977) verificou que *L. nanus* (espécie anual) e *L. arboreus* (espécie arbustiva) apresentaram altas taxas de crescimento e de fotossíntese quando comparadas a *L. varilicolor* (espécie herbácea perene). Inicialmente, as três espécies tiveram um padrão de alocação de energia semelhante, que foi divergindo gradualmente duran

te a estação de crescimento. A espécie anual alocou 61% de sua energia para estruturas reprodutivas, e produziu cerca de 29% de sua energia total em sementes, enquanto que as espécies perene e arbustiva, que só se reproduziram no segundo ano, tiveram um esforço reprodutivo de apenas 18% e 20%, produzindo apenas 5% e 6% de sua energia total em sementes, respectivamente.

Como era de se esperar, a espécie anual foi pior competidor em ambientes estáveis de modo que somente foi encontrada em ambientes perturbados. A arbustiva que alocou cerca de 50% de energia para ramos foi um competidor superior em habitats de sucessão e a perene que alocou 40% de sua energia para o sistema radicular (onde armazenou energia para seu futuro crescimento), ocorreu em ambientes estáveis.

2.2.3. Germinação e dormência de sementes

Após a produção de sementes, a capacidade germinativa destas pode mudar na planta mãe ou após a dispersão no solo (BASKIN & BASKIN, 1983, 1984, 1985). As sementes não perdem sua viabilidade, mas entram em alguma forma de dormência primária ou secundária.

TEMPLETON & LEVIN (1979) sugerem que os bancos de sementes agem como um filtro evolutivo, determinando quais genótipos podem sobreviver sob as condições ambientais

aos quais são expostos, num determinado ano. O banco de sementes é a única fonte de recrutamento de novas populações quando uma população morre devido ao aumento do estresse ambiental. Ele armazena informações genéticas através de diversas gerações.

O banco de sementes das halófitas anuais parece ser adaptativo; ele fornece múltiplas oportunidades de germinação das sementes que podem prevenir extinção local quando o estresse ambiental aumenta (UNGAR, 1987).

Tem-se mostrado que as diferenças no tamanho das sementes e no tempo de germinação entre sementes de uma única planta afeta a ecologia de população da progênie, como resultado das diferenças de habilidade competitiva, sobrevivência e taxa reprodutiva (CIDECIYAN & MALLOCH, 1982; CAVERS & STEEL, 1984).

HARPER (1977) acredita que o polimorfismo de sementes é uma vantagem seletiva das plantas que crescem em ambientes instáveis, porque ele permite que estas espécies aloquem recursos para diferentes morfologias de semente, como resposta direta às alterações das condições ambientais. Nestas condições, a planta pode alterar a morfologia dos frutos. Tal fato foi observado por VIEIRA (1987) em *Stylosanthes angustifolia* onde o fruto é um lomento biarticulado; porém, na

região de Piracicaba, ocorreu frequentemente apenas com um artícuo, o artícuo apical.

Às vezes, o tamanho ou o peso das sementes pode estar correlacionado com a posição das flores na planta. MAUN & CAVERS (1971) verificaram que as flores das axilas principais produzem sementes maiores que as das porções terminais do ramos.

No entanto, THOMPSON (1981) não encontrou correlação entre tamanho de semente e estação de maturação da semente, nível de dormência ou posição das sementes na inflorescência de *Silene dioica*.

E ainda, a diferença na cor do tegumento em sementes de *Stylosanthes hamata* e *S. humilis* está associada às diferenças na porcentagem de germinação (REIS, 1984).

As diferenças no nível de dormência entre formas de sementes assegura a germinação sob diversas condições ambientais, num período de tempo bastante longo (SILVERTOWN, 1984).

Às vezes, o diformismo de sementes parece estar relacionado com diferenças no comportamento de sementes e não com diferentes níveis de dormência, taxas de crescimento ou habilidade competitiva das plântulas (SORENSEN, 1978).

Em algumas plantas halófitas que produzem fog

mas de sementes com vários graus de dormência, as sementes pequenas são significativamente mais dormentes que as grandes e, portanto, são as responsáveis pela manutenção do banco de sementes levando ao sucesso da manutenção da população no local (KHAN e UNGAR, 1984; PHILIPUPILLAI & UNGAR, 1984).

A dormência de sementes é influenciada pelas condições ecológicas durante o desenvolvimento das sementes. De fato, SAWHNEY & NAYLOR (1979) observaram que altas temperaturas durante a maturação das sementes de algumas populações de *Avena fatua* reduziram grandemente a duração da dormência primária; em outras, este efeito foi relativamente suave.

Por outro lado, substâncias como a calose (do grupo das hemiceluloses) devem ter um papel muito importante na impermeabilidade de sementes, como no caso da leguminosa *Sesbania punicea* (BEVILACQUA *et alii*, 1987). As poucas sementes que germinam na natureza são permeáveis à água na região da lente (MANNING & VAN STADEN, 1987); a lente da semente regula a entrada inicial da água e, a taxa de absorção de água afeta o vigor das sementes e das plântulas.

A alocação de recursos para o embrião é controlada pela planta mãe (YOKOYAMA & SCHAAL, 1985) e isto tem um papel importante na determinação de como o embrião produz pressão suficiente para emergir através da testa. O tamanho

das plântulas, que é importante na determinação da habilidade competitiva da progênie, também está relacionado com o tamanho do embrião.

Diversos trabalhos envolvendo diversas espécies de plantas têm se utilizado dos estudos de germinação e dormência para entender a variabilidade ecológica de populações; inclusive o sucesso de estabelecimento de algumas populações em determinadas áreas (BASKIN & BASKIN, 1972; HARPER, 1977; NAYLOR, 1980; PHILIPUPILLAI & UNGAR, 1984; CHEAM, 1986; HESTER & MENDELSSOHN, 1987).

Em *Bromus diandrus*, a duração da dormência de sementes devido a tegumento duro foi correlacionada positivamente com a duração dos períodos livres de chuvas de verão nos locais das coleções (GILL & BLACKLOW, 1985).

Para a investigação da herança da dormência de sementes é necessário um controle ambiental bastante rigoroso, pois a dormência em linhas puras de *Avena fatua*, de acordo com JAIN *et alii* (1979) é muito influenciada pelo ambiente, sendo portanto uma característica que possui grande plasticidade.

JAIN (1982) encontrou baixas herdabilidades de dormência com *Avena barbata* e *Bromus mollis* e alta em *Trifolium hirtum*.

Em *Avena fatua*, apesar das diferenças no grau

de dormência de sementes de várias populações, JANA & NAYLOR (1980) determinaram uma herdabilidade quase idêntica em todas as populações, e ao redor de 50% e em *Desmodium*, VEASEY (1987) encontrou herdabilidades superiores a 80%. Porém, nas populações de *Stylosanthes angustifolia* estudadas por VIEIRA (1987) houve pouca variação de natureza genética.

As grandes amplitudes de temperaturas para a germinação de sementes e a variabilidade na dormência encontradas em *Desmodium* (VEASEY, 1987), *Bromus diandrus* (CHEAM, 1986) e *Amaranthus retroflexus* (Mc WILLIAMS *et alii*, 1968), devem ser as responsáveis pela suas amplas distribuições e adaptações a diversos ambientes.

Em *Amaranthus*, diversos trabalhos envolvendo germinação e dormência foram realizados, a maioria deles tentando associar os resultados com as condições ecológicas a que estes materiais são expostos nas populações naturais.

Alguns pré-tratamentos nas sementes de *Amaranthus* têm sido feitos, como a estratificação a 5°C durante um mês, nas sementes de *A. retroflexus* (ZANGERL & BAZZAZ, 1984a), antes dos ensaios de germinação.

ONWUEHE & ADEGOROYE (1975) na tentativa de elucidarem as condições que o *Amaranthus caudatus* requer para a germinação no campo, realizaram um ensaio envolvendo semeadura em diversas profundidades e estresse de calor após

semeadura. Verificaram que o maior retardamento na emergência aconteceu quando o estresse de calor foi dado no dia da semeadura. E, o estresse de calor tendeu a ser maior com o aumento da profundidade de semeadura.

Esta espécie de *Amaranthus* (*A. caudatus*) para ser induzida a florescer, em dias curtos, necessita de um período sensitivo que ocorre aproximadamente aos 30 dias após a germinação. Depois deste período, dois dias são suficientes para iniciar o primórdio da inflorescência. No entanto, esta espécie também é induzida a florescer em dias longos, de aproximadamente 18 horas de duração, aproximadamente 60 dias após germinação; mas um desenvolvimento contínuo da inflorescência só ocorre em dias curtos (ZABKA, 1961).

BIALOSKORSKI & MARTINS (1981) verificaram que as melhores condições para germinação dos amarantos ocorrem à 25°C e na ausência de luz, quando comparada a presença de luz contínua (por 24 horas).

A grande maioria dos trabalhos de germinação foram realizados com *A. retroflexus*, uma das mais sérias invasoras de culturas do mundo.

BASKIN & BASKIN (1977) observaram que o pico de germinação de *A. retroflexus* ocorre no fim da primavera e no início do verão, quando a temperatura começa a ficar mais alta. A presença de luz, quando comparada ao escuro, favore-

ce a germinação das sementes. Um fato interessante é que as sementes que não germinam nas primeiras temperaturas favoráveis entram em dormência secundária, a qual vai sendo quebrada durante os meses de verão.

O peso de sementes de populações de *Amaranthus retroflexus* depende mais da disponibilidade de água que do comprimento da estação de crescimento. Assim, SCHIMPF (1977) sugere que as sementes grandes, associadas aos ambientes mais secos têm capacidade de estabelecer plântulas em horizontes de solos mais profundos onde a umidade é mais segura. Mas, as populações das regiões irrigadas não apresentaram sementes menores que as de regiões não irrigadas. Este autor acredita que isto aconteceu devido à grande dispersão das sementes através dos sistemas de irrigação.

Mc WILLIAMS *et alii* (1968) trabalhando com diversas populações de *A. retroflexus* de diversas regiões verificaram que o tamanho das sementes decresce do Norte para o Sul dos Estados Unidos e que as populações do Norte (sementes grandes) germinam significativamente mais que as do Sul (sementes menores) em temperaturas baixas de 20°C; isto deve ser uma vantagem seletiva das populações do Norte onde esta espécie anual tem que completar seu ciclo numa estação de crescimento pequena. No entanto, todas as populações germinaram melhor à 35°C.

Estes autores não encontraram correlação en-

tre porcentagem de germinação à 35^oC e latitude, mas houve uma ampla variação na germinação entre as populações, em cada temperatura utilizada, evidenciando uma diferenciação ecológica entre as populações. No geral, as populações das partes mais secas tenderam a mostrar maior dormência.

Estudando a germinação de diversas coleções de *Amaranthus retroflexus* e de duas formas distintas de *A. powellii*, uma das quais é confundida com *A. retroflexus*, FROST & CAVERS (1975) observaram que existe pouca variação na germinação entre as coleções de *A. retroflexus*, porém grande variação entre as de *A. powellii*. As sementes de *A. retroflexus* armazenadas de 5 a 20 semanas antes do teste, germinaram mais que 75% em todos os testes, exceto no de escuro total em temperaturas alternadas de 30-18^oC onde germinaram 56 a 63%. No entanto, as sementes de *A. powellii* variaram de 19 a 95% na amplitude dos regimes utilizados e das coleções examinadas.

Neste trabalho, numa coleção de *A. powellii*, a alternância de luz com escuro resultou em melhor germinação que no escuro total, enquanto que em outra coleção, ocorreu o inverso. Neste último caso, as sementes entraram em dormência secundária quando foram colocadas para germinar em regime de luz alternado com escuro.

As sementes de genótipos de *Amaranthus retroflexus*, homogêneos para o loco da fosfoglicoisomerase (PGI)

foram estudados quanto à sua capacidade germinativa, ao longo de um gradiente de umidade de solo e numa amplitude de concentrações de oxigênio por ZANGERL & BAZZAZ (1984b). A germinação dos dois tipos de genótipos (bandas lenta e rápida) diferiu substancialmente, principalmente sob baixas concentrações de oxigênio: o homozigoto rápido germinou melhor que o lento. Do mesmo modo, a performance dos genótipos foi diferente conforme o nível de umidade: os rápidos se saíram melhor em altas umidades do solo, enquanto que os lentos foram melhores em umidades moderadas.

Como se pode verificar pelos trabalhos citados, as características de germinação dos amarantos não são bem definidas, sendo que algumas populações germinam melhor no escuro enquanto que outras o fazem na presença da luz, por exemplo.

Nos estudos de germinação e dormência de sementes, diversos parâmetros podem ser utilizados para demonstrar as diferenças nas capacidades germinativas dos materiais estudados.

LABOURIAU (1983b) encara o estudo da fisiologia da germinação como um processo cinético que é decorrente de uma velocidade que depende da temperatura de incubação das sementes. Devido às diferenças em relação à velocidade de germinação, as sementes de uma população germinam em épocas diferentes. O tempo necessário para se atingir uma por-

centagem máxima de germinação varia com a temperatura, muito embora as sementes de uma certa espécie consigam germinar numa grande amplitude de temperaturas.

Neste trabalho, LABOURIAU (1983b) discute os vários tempos médios de germinação propostos para o estudo da velocidade de germinação e aponta o melhor como sendo a média ponderada dos tempos de germinação (\bar{t}) associado ao desvio padrão (s_t) ou à variância (s_t^2). VEASEY (1987) e VIEIRA (1987) utilizaram estes parâmetros nos estudos de biologia de sementes.

A fórmula de \bar{t} proposta por LABOURIAU (1970 a 1983a) é a seguinte:

$$\bar{t} = \frac{\sum n_i \cdot t_i}{\sum n_i}, \quad \text{onde}$$

\bar{t} = média ponderada dos tempos individuais de germinação das sementes.

t_i = número de dias entre o início do experimento e sua i -ésima observação.

n_i = número de sementes germinadas no tempo t_i (não o número acumulado, mas o número referente à i -ésima observação).

A velocidade de germinação é o recíproco do tempo médio de germinação: $\bar{v} = \frac{1}{\bar{t}}$.

No entanto, as fórmulas de variância apresen-

tadas por LABOURIAU (1970 a 1983a) são diferentes, como pode ser observado a seguir:

$$a. \quad s_t^2 = \frac{\sum [n_i (t_i - \bar{t})^2]}{[\sum (n_i) - 1] \cdot \sum (n_i)} \quad (\text{LABOURIAU, 1970})$$

$$b. \quad s_t^2 = \frac{\sum n_i (t_i - \bar{t})^2}{(-1 + \sum n_i)} \quad (\text{LABOURIAU, 1983a})$$

As fórmulas de \bar{t} e s_t^2 apresentadas não se aplicam quando ocorre zero de germinação durante o período do experimento. Neste caso, o \bar{t} seria infinito e a variância negativa (fórmula b) ou infinitiva (fórmula a). Além do mais, o \bar{t} não leva em consideração o número de sementes germinadas (considerando-se a germinação apenas no primeiro dia, por exemplo, o \bar{t} é o mesmo se germinar somente uma ou todas as sementes); por isso ele tem que estar associado ao s_t ou s_t^2 .

No entanto, o índice de velocidade de emergência (IVE) proposto por POPINIGS (1977) e o índice de brotamento (IB) utilizado por MALUF (1978) parecem ser mais adequados pois são aplicáveis em qualquer caso, mesmo quando a germinação é zero e levam em consideração o dia da germinação e o número de sementes germinadas, como pode ser observado a seguir:

$$IVE = \sum \left(\frac{n_i}{t_i} \right)$$

$$IB = \sum [(D - t_i) \times n_i] / N \quad \text{onde:}$$

D = número de dias de ensaio mais um.

N = número total de sementes colocadas para germinar.

n_i = número de sementes germinadas no tempo t_i (o número referente à i -ésima observação).

t_i = número de dias entre o início do experimento e sua i -ésima observação.

2.2.4. Diversidade isoenzimática

A presença de variabilidade genética dentro da espécie é que torna possível a adaptação da mesma às mudanças ambientais e permite à espécie evoluir.

A variabilidade genética existente em populações naturais têm sido atualmente estudada através de proteínas que são a expressão quase direta dos genes.

Nos últimos anos tem-se dado muita ênfase à identificação de espécies, variedades e cultivares de plantas através da análise enzimática usando a técnica de eletroforese (DAMANIA *et alii*, 1983; COLLINS *et alii*, 1984; ATKINSON *et alii*, 1986; HUSSAIN *et alii*, 1986 e 1987). E ainda, tem-se procurado relacionar padrões de variação eletroforética com variação morfológica da planta (RITLAND & JAIN, 1984; SCHWAEGERLE *et alii*, 1986; MARCON, 1988).

Em *Amaranthus*, alguns trabalhos têm sido feitos neste sentido, usando a eletroforese para o estudo do polimorfismo em diversas populações e espécies.

JAIN *et alii* (1980) observaram altos níveis de polimorfismo morfológico nos *Amaranthus* cultivados, tanto do tipo de folhas como de grãos, da Índia, contrastando com locos alozimáticos monomórficos. Encontraram polimorfismo apenas para os locos da esterase, enquanto que os locos para ADH, LAP, ACPH e GOT mostraram-se monomórficos. No entanto, os alelos alozimáticos fixados distinguiram consistentemente os tipos de folhas dos de grãos.

Apesar da seleção humana e natural para diversidade morfológica dos *Amaranthus* na Índia, sua introdução recente e a rápida dispersão das populações, retiveram o monomorfismo enzimático (JAIN *et alii*, 1980). Estes resultados são de grande importância na elucidação das teorias de migração e diferenciação racial em espécies cultivadas.

Também, procurando elucidar as relações evolutivas entre as espécies selvagens, invasoras e cultivadas dos amarantos graníferos, HAUPTLI & JAIN (1984) analisaram as variações alozimáticas para nove sistemas (XDH, GDH, GOT, LAP, ACPH, MDH, SDH, PGI e ADH) em materiais oriundos da América Latina, Índia (três espécies cultivadas) e Estados Unidos.

As três espécies domesticadas (*A. caudatus*, *A. quitensis* e *A. retroflexus*), segundo estes autores, estão geneticamente mais próximas entre si que os materiais selvagens. Isto implica num evento de domesticação simples envol-

vendo *A. hybridus* como ancestral comum, antes de três eventos separados de domesticação.

Esta afirmação pode ser explicada através da baixa variação enzimática encontrada nos materiais cultivados da Índia, em relação aos materiais do Novo Mundo que também tiveram uma heterosigozidade baixa (0 a 44% de locos polimórficos nas diferentes populações). O interessante é que os alelos mais comuns encontrados nas populações do norte da Índia são os mesmos das raças mexicanas.

Os autores observaram, ainda, algumas evidências de introgressão recente e/ou segregação de híbridos de espécies cultivadas e invasoras (*A. caudatus* e *A. retroflexus*), através da observação de formas raras de indivíduos, em populações cultivadas (indivíduos com genótipo alozimático da cultura com um único alelo homozigoto selvagem).

Em trabalho anterior, as populações dos amarantos graníferos do centro de origem do Novo Mundo apresentaram padrões de variação alozimática que sugerem que a maior parte das variedades locais são uma mistura de genótipos altamente homozigotos (HAUPTLI & JAIN, 1983).

Comparando-se os padrões alozimáticos com diversos caracteres quantitativos, estes autores observaram que estas populações variaram na quantidade de polimorfismo para locos marcadores e exibiram pouca heterozigosidade. Por

outro lado, a análise de variância para as características quantitativas mostrou diferenças significativas entre as populações para cada um dos caracteres observados. Estes resultados sugeriram a existência de altos níveis de homozigose dentro das raças locais, sendo que a variação nos caracteres quantitativos foi concordante com os padrões de variação alométricos.

ZANGERL & BAZZAZ (1984a) encontraram respostas diferenciais na germinação de sementes de genótipos de *A. retroflexus* homogêneos para o locus da fosfoglicoisomerase (PGI). Quando estes genótipos foram submetidos a quatro ciclos de seleção sob diversos tratamentos de estresse ambiental (densidade de plantas, densidade de competidores e umidade do solo), ZANGERL & BAZZAZ (1984b) verificaram que, apesar da divergência destas populações experimentais com o estoque original, em uma ou mais características fisiológicas, morfológicas ou eletroforéticas, foi encontrada pequena divergência no comportamento ecológico. Os valores de largura de nicho, apesar de indicarem algumas tendências, não foram suficientemente diferentes para concluir que ocorreram mudanças significativas.

Segundo estes autores, a discrepância entre o nível de divergência de caracteres e divergência ecológica poderá ser reduzida se for permitida a seleção, agir em maior número de gerações ou se um método mais aprimorado para medi

da de nichos for descoberto.

Neste trabalho, os genótipos homozigotos mais lentos para PGI produziram relativamente mais sementes em altas umidades e relativamente menos em moderadas e baixas umidades que os genótipos homozigotos mais rápidos. Este padrão foi consistente com as mudanças de frequências alélicas nos três níveis de umidade. Desta forma, parece existir uma boa evidência que a divergência entre os níveis de umidade, pelo menos em parte, é o resultado de seleção (ZANGERL & BAZZAZ, 1984b).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material utilizado

3.1.1. Identificação dos materiais

Foram utilizadas duas espécies de *Amaranthus* L., *A. viridis* L. e *A. hybridus* L., sendo que esta última espécie apresentava dois biotipos distintos (planta verde ou planta roxa). As coletas foram realizadas em cinco locais, sendo que no local 1, duas espécies estavam associadas (*A. viridis* e *A. hybridus* - tipo verde), no local 2, ocorria *A. viridis* e os dois biotipos de *A. hybridus* (tipo verde e tipo roxo) e nos locais 3, 4 e 5, apenas o biotipo verde de *A. hybridus* ocorria. Os materiais encontram-se depositados no Herbário do Instituto de Botânica, em São Paulo e no Setor de Genética Ecológica do Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba.

Para facilidade de identificação dos materiais nos diversos estudos realizados neste trabalho, denominaremos cada um deles por uma sigla com duas letras (iniciais da espécie) e um número que se refere ao local de coleta. No caso da espécie *A. hybridus*, a sigla conterá ainda a letra v ou r indicando o biotipo verde ou roxo, respectivamente. Ainda, eles serão designados, no decorrer

do trabalho, por populações, uma vez que este termo engloba comparações entre espécies diferentes e entre os biotipos verde e roxo de *A. hybridus*.

A relação das espécies, suas denominações, local de coleta, época de colheita de sementes e número de indivíduos coletados por população, encontram-se discriminados na Tabela 1.

O número de plantas coletadas variou conforme o tamanho da população e a frequência de ocorrência da espécie, sendo que quando havia poucos indivíduos na população, eles apresentavam grande desenvolvimento e eram mais produtivos.

Nos ensaios de competição e no ensaio de distribuição fracionária de energia, utilizaram-se apenas as populações dos locais 1 e 2, Av-1, Ahv-1, Ahv-2, Av-2 e Ahr-2, ou seja, populações em associação. Por outro lado, nos ensaios de germinação e eletroforese, todas as populações foram utilizadas (Tabela 1).

3.1.2. Coleta e preparo dos materiais

Foram coletados glomérulos com sementes maduras, de plantas individuais. Estas foram colocadas em sacos de papel e secas ao sol e/ou em estufa com circulação de ar forçada, à 27-28°C.

Tabela 1 - Características das populações de *Amaranthus* L., utilizadas nos experimentos

População (espécie ou biotipo)	Espécie	Nº	Local de coleta		Época de colheita	Nº de indi- víduos coletados
			Discriminação	Colheita coletados		
Av-1	<i>A. viridis</i> L.	1	Estação Experimental do Anhembi, Piracicaba-SP.	março 1987	48	
Ahv-1	<i>A. hybridus</i> L. (tipo verde)	1	Estação Experimental do Anhembi, Piracicaba-SP.	março 1987	11	
Ahv-2	<i>A. hybridus</i> L. (tipo verde)	2	ESALQ, Piracicaba-SP. Campo de leguminosas forrageiras	dezembro 1987	15	
Av-2	<i>A. viridis</i> L.	2	ESALQ, Piracicaba-SP. Campo de leguminosas forrageiras	dezembro 1987	11	
Ahv-2	<i>A. hybridus</i> L. (tipo roxo)	2	ESALQ, Piracicaba-SP. Campo de leguminosas forrageiras	dezembro 1987	14	
Ahv-3	<i>A. hybridus</i> L. (tipo verde)	3	ESALQ, Piracicaba-SP. Campo de tomate	fevereiro 1987	27	
Ahv-4	<i>A. hybridus</i> L. (tipo verde)	4	Fazenda Areão, Piracicaba-SP. Área abandonada de horta	janeiro 1987	10	
Ahv-5	<i>A. hybridus</i> L. (tipo verde)	5	ESALQ, Piracicaba-SP. Campo de milho	janeiro 1987	17	

Em seguida as sementes foram beneficiadas e acondicionadas em sacos de papel, em galpão, à temperatura e umidade ambiente, até serem utilizadas nos ensaios.

Todos os ensaios, exceto os de eletroforese, foram realizados com "bulks". Estes "bulks" foram feitos misturando-se, proporcionalmente, sementes de todos os indivíduos da população.

3.2. Competição em *Amaranthus*

3.2.1. Competição intraespecífica

3.2.1.1. Competição intraespecífica em espécies de *Amaranthus* no local 1

Em junho de 1987, em casa de vegetação, no Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba - SP., foram instalados dois ensaios de competição intraespecífica, em vasos de 2,5 litros de capacidade.

Os ensaios foram realizados com materiais coletados na Estação Experimental do Anhembi, no Município de Piracicaba - SP (local 1), conforme descrição na Tabela 1. Desta forma, um deles foi realizado com *A. viridis* (Av-1) e o outro com *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1).

Foram utilizadas cinco densidades iniciais de plântulas (N_0), que foram conseguidas através da semeadura

ra de maior número de sementes (50% a mais em cada densidade) e posterior desbaste. As densidades foram as seguintes: 15, 30, 45, 60 e 75 plantas por vaso.

O substrato dos vasos constou da mistura de duas partes de terra de alta fertilidade mais uma parte de areia média. As sementes foram misturadas em aproximadamente 3 ml de areia e distribuídas na superfície dos vasos contendo o substrato, sem nenhuma outra cobertura.

Durante todo o período experimental os vasos foram irrigados uma ou duas vezes ao dia, conforme a necessidade, com mangueira adaptada a um distribuidor (bico) de jatos finos e uniformes. Este cuidado é importante para evitar o grande deslocamento das sementes pela água.

A partir do primeiro mês após sementeira, os vasos foram irrigados, a cada 20 dias, com 200 ml de solução nutritiva (solução de Steinberg modificada 1:5, descrita por FOY *et alii*, 1967); foram feitas um total de três irrigações com solução nutritiva.

Na época da colheita, que ocorreu aos 90 dias após sementeira, quando as plantas estavam em plena produção de sementes e perdendo e/ou amarelecendo as folhas mais velhas, mediram-se as seguintes características:

- número total de plantas por vaso (NTP).
- número de plantas com sementes, por vaso (NPS).

- número de plantas com sementes e flores, ou somente flores, por vaso (NPSF).
- altura de planta, em centímetros (AP): medida do colo da planta até a inserção da última folha para as plantas que não haviam entrado em fase reprodutiva ou até o ápice da inflorescência principal, para as plantas que estavam em fase reprodutiva.
- número de folhas (NF): medida do nº de folhas ou de cicatrizes foliares existentes no caule principal. As folhas mais jovens, com menos de um centímetro, quando as plantas estavam com inflorescência, não foram consideradas.
- estágio de desenvolvimento (ED): estabeleceu-se um sistema de notas para quantificar o estágio de desenvolvimento (1: plantas apenas em fase vegetativa; 2: plantas em fase reprodutiva, porém sem sementes maduras; 3: plantas em fase reprodutiva, com pelo menos uma semente madura).

Para AP, NF e ED calculou-se a média e o desvio padrão das médias (SD) por vaso (SDAP, SDNF, SDED). Cada um destes desvios foi considerado como uma característica para ser interpretada.

Após as determinações mencionadas acima, as plantas foram colocadas em sacos de papel e secas em estufa com circulação forçada de ar, à 75°C, até peso constante. Em seguida, foi quantificada a distribuição fracionária de energia, através da obtenção do peso seco das diferentes par

tes da planta, de acordo com a metodologia de HARPER & OGDEN (1970). Desta forma, foram determinados:

- peso seco, em gramas, de folhas + ramos + caule, ou seja, da biomassa vegetativa (V).
- peso seco, em gramas, de inflorescências + sementes, ou seja, da biomassa reprodutiva (R).
- produção total por vaso: é a soma de R e V ($PT = R + V$).

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados, com quatro repetições por densidade de plantas. Desta forma, cada experimento constou de 20 parcelas experimentais.

As contagens dos números de plantas, NTP, NPS e NPSF, foram transformadas em porcentagem da densidade inicial de plântulas N_0 e as produções de matéria seca, V e R, foram transformadas em porcentagem da produção total (PT) para se obter a porcentagem de alocação de energia para cada parte da planta.

Todos os dados foram interpretados apenas em termos de média e desvio padrão, a não ser os de produção (R, V e PT) onde foram feitas as análises de variância em blocos ao acaso e os testes de Tukey para comparação de médias e calculados os coeficientes de variação experimental (CV%), de acordo com PIMENTEL GOMES (1981). Realizaram-se todas as correlações simples entre as características, incluindo os desvios padrões (SDAP, SDNF, SDED) e os dados transformados

(STEEL & TORRIE, 1980).

3.2.1.2. Competição intraespecífica em espécies de *Amaranthus* no local 2

Em março de 1988, em casa de vegetação, no Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba - SP, foram instalados três ensaios de competição intraespecífica, em vasos de 0,5 litro de capacidade.

Os ensaios foram realizados com os materiais coletados na ESALQ, campo de leguminosas forrageiras (local 2), conforme descrição na Tabela 1. São eles: *A. viridis* (Av-2), *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-2) e *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr-2).

Foram utilizadas cinco densidades iniciais de sementes por vaso ($D_0 = 10, 20, 30, 40$ e 50) contendo 0,5 litro de substrato hortícola produzido pela Mogiana de Alimentos S.A.

Não foram efetuados desbastes (a coorte inicial foi de sementes e não de plântulas como em 3.2.1.1.) e nem irrigação com solução nutritiva pois os materiais tiveram um desenvolvimento bastante satisfatório neste substrato. As irrigações com água foram semelhantes às descritas em 3.2.1.1.

A colheita ocorreu aos 57 dias após sementeira

para Ahv-2 e Av-2 e aos 63 dias para Ahr-2.

Além das características já descritas em 3.2.1.1., NTP, NPS, NPSF, AP, NF, ED, SDAP, SDNF, SDED, V, R e PT, foram determinadas algumas outras, pois neste caso, os ensaios se iniciaram com sementes e não com plântulas. São elas:

- número de plantas aos 10 dias (N_{10}): número de plantas estabelecidas aos 10 dias após sementeira.
- número de plantas aos 20 dias (N_{20}): número de plantas estabelecidas aos 20 dias após sementeira.

Ainda, a produção de matéria seca de estruturas vegetativas foi fracionada da seguinte forma, para separar as estruturas de sustentação da parte foliar:

- peso seco, em gramas, de folhas (V_1).
- peso seco, em gramas, de ramos + caules (V_2).

Desta forma, $V = V_1 + V_2$ e $PT = V_1 + V_2 + R$

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados, com quatro repetições por densidades de sementes. Desta forma, cada experimento constou de 20 parcelas experimentais.

As contagens dos números de plantas, N_{10} , N_{20} , NTP, NPS e NPSF, foram transformadas em porcentagem da densi

dade inicial de sementes por vaso (D_0) e as produções de matéria seca, V_1 , V_2 , V e R , foram transformadas em porcentagem da produção total (PT), para se obter a porcentagem de alocação de energia para cada parte da planta.

A interpretação e análise dos dados foram as mesmas já descritas em 3.2.1.1.

3.2.2. Competição interespecífica

Em março de 1988, em casa de vegetação do Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba - SP, foram instalados quatro ensaios de substituição, para se medir a agressividade de uma espécie em relação à outra (De Wit, citado por HARPER, 1977).

Os materiais utilizados nestes ensaios foram os dos locais 1 e 2 (Tabela 1) onde pelo menos duas espécies ocorriam associadas.

Assim, para as duas espécies do local 1, foi instalado o ensaio Ahv-1:Av-1 e para as duas espécies (três biotipos) do local 2, foram instalados outros três ensaios: Ahv-2:Av-2, Ahv-2:Ahr-2 e Av-2 e Ahr-2.

Convém observar que no caso do ensaio envolvendo Ahv-2:Ahr-2, na realidade, é uma competição intrabiotípica e, portanto, intraespecífica. No entanto, para designar qualquer ensaio de substituição, no decorrer do trabalho, usaremos

o termo competição interespecífica, para não confundir com os ensaios de densidade, de competição intraespecífica, descritos em 3.2.1.

Foram utilizadas cinco proporções de sementes das duas espécies (0:24; 6:18; 12:12; 18:6; 24:0) e não foi feito o desbaste de plântulas; a competição partiu do estágio de sementes.

As sementes das duas espécies foram misturadas (total de 24 sementes - D_0) e semeadas na superfície de vasos de 0,5 l de capacidade, contendo substrato hortícola produzido pela Mogiana Alimentos S.A.

As irrigações com água foram feitas à sementeira das descritas em 3.2.1.1. e não foi feita irrigação com solução nutritiva.

A colheita ocorreu aos 57 dias após semeadura para os ensaios Ahv-1:Av-1, Ahv-2:Av-2 e Ahv-2:Ahr-2 e aos 63 dias para Av-2:Ahr-2.

Além das características N_{10} , N_{20} , NPT, NPS, NPSF, AP, NF, ED, SDAP, SDNF, SDED, V_1 , V_2 , V, R e PT já descritas em 3.2.1.2., foram observadas outras que tentam quantificar e qualificar a resposta de acordo com a espécie dominante. São elas:

- Índice de espécie total (IET): com relação à todas as plan

tas presentes no vaso, definiu-se o valor +1 para cada uma das plantas de uma espécie e o valor de -1 para as plantas da outra espécie e calculou-se o IET pela somatória dos valores de cada planta, dividido pelo nº total de plantas.

- Índice de espécies com sementes (IES): fez-se o mesmo cálculo anterior, porém apenas com as plantas que tinham pelo menos uma semente madura. Neste caso, o divisor da somatória é o número de plantas com sementes.
- Índice de espécie com sementes e flores ou somente flores (IESF): neste caso, atribuiu-se os valores para as plantas que tinham entrado em fase reprodutiva, ou seja, com flores e sementes ou somente flores.

Os valores atribuídos às espécies, nos diferentes ensaios de substituição foram os seguintes:

Ensaio	Biotipos - valores	
Ahv-1:Av-1	Ahv-1=+1	; Av-1 =-1
Ahv-2:Av-2	Ahv-2=+1	; Av-2 =-1
Ahv-2:Ahr-2	Ahv-2=+1	; Ahr-2=-1
Av-2 :Ahr-2	Av-2 =+1	; Ahr-2=-1

Para os dados de produção, em gramas, V_1 , V_2 , R e PT, foram calculados, através dos totais das quatro repetições por proporção, as produtividades relativas de cada espécie -PR (produtividade da espécie na mistura/produtividade

de da espécie em estande puro) e a produtividade total relativa - PTR, que é a soma das PR de cada espécie (DE WIT & VAN DEN BERGH, 1965). Para os estandes puros (0:24 e 24:0) considerou-se $PTR=1$, situação onde as plantas demandam os mesmos recursos do ambiente.

O delineamento experimental utilizado nos ensaios foi o de blocos casualizados com quatro repetições por proporções. Desta forma, cada experimento constou de 20 parcelas experimentais.

As contagens dos números de plantas, N_{10} , N_{20} , NPT, NPS, NPSF foram transformadas em porcentagem da densidade inicial de semeadura ($D_0 = 24$ sementes por vaso) e as produções de matéria seca, V_1 , V_2 , V e R, foram transformadas em porcentagem da produção total (PT), para se obter a porcentagem de alocação de energia para cada parte da planta.

As interpretações e análise dos dados, foram semelhantes às descritas em 3.2.1.1.

3.3. Distribuição fracionária de energia em *Amaranthus*

O experimento para determinação da distribuição fracionária de energia, entre as diversas estruturas da planta, durante seu período de desenvolvimento (SARUKHÂN, 1976), foi instalado em março de 1988, em casa de vegetação com irrigação automática para manter a umidade relativa do ar ao

redor de 80%, no Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, em São Paulo - SP.

Foram utilizadas as populações de *Amaranthus* colhidas nos locais 1 e 2, conforme Tabela 1, as mesmas utilizadas nos ensaios de competição (Ahv-1, Av-1, Ahv-2, Av-2, Ahr-2).

Foi feito um ensaio fatorial épocas x populações, em delineamento em parcelas subdivididas ("split-plot"), onde: parcelas = épocas e subparcelas = populações.

Para obtenção das mudas utilizadas no ensaio, foram semeadas cerca de dez sementes por vaso de 0,5 litro de capacidade. As sementes foram semeadas na superfície do solo, sem nenhuma cobertura. Quando pelo menos uma das plantas de cada vaso atingia uma altura de aproximadamente dez centímetros, era feito o desbaste das demais plantas, deixando apenas esta planta no vaso.

O substrato utilizado para semeadura foi solo misturado com esterco de curral e matéria orgânica vegetal decomposta, na proporção de 2:1:2.

Quarenta dias após semeadura, quando o estado das plantas estava mais ou menos uniforme (isto foi conseguido através de algumas substituições de vasos) iniciaram-se as colheitas. A partir desta data, a cada 14 dias era realizada a colheita de uma parcela qualquer (20 plantas).

O ensaio durou 115 dias, quando procedeu-se a sexta e última colheita. Nesta época, as plantas estavam perdendo sementes maduras, devido à grande deiscência de frutos.

Por causa do frio bastante intenso que ocorreu em alguns dias, nos últimos 40 dias do ensaio, conforme a necessidade, foram acionados os dispositivos de aquecimento e circulação de ar quente na casa de vegetação.

A cada colheita foram medidas as seguintes características:

- altura de planta (AP), em centímetros: medida do colo da planta até a inserção da última folha, nas plantas que não haviam entrado em fase reprodutiva ou até o ápice da inflorescência principal, para as plantas que estavam em fase reprodutiva.
- número de folhas (NF): medida do nº de folhas ou de cicatrizes foliares existente no caule principal. As folhas mais jovens, com menos de um centímetro, quando as plantas estavam com inflorescência, não foram consideradas.
- estágio de desenvolvimento (ED): estabeleceu-se um sistema de notas para quantificar o estágio de desenvolvimento (1: plantas apenas em fase vegetativa; 2: plantas em fase reprodutiva, porém sem sementes maduras; 3: plantas em fase re-

produtiva, com pelo menos uma semente madura).

Em seguida, as plantas foram cortadas na região do colo, o sistema radicular foi lavado através do mergulho dos vasos em baldes contendo água. Evitou-se movimentos bruscos do sistema radicular dentro dos baldes para diminuir a perda de raízes. Quando as raízes estavam limpas elas eram enxugadas em flanela e colocadas para secar, juntamente com a parte aérea, em sacos de papel, em estufa com circulação forçada de ar, à 75°C, até peso constante.

Em seguida, a planta foi dividida em diversas partes e pesada, para se verificar a distribuição fracionária de energia, de acordo com metodologia de HARPER(1967). Desta forma, foram medidos:

- peso seco, em gramas, de folhas incluindo os pecíolos (V_1).
- peso seco, em gramas, de ramos + caules (V_2).
- peso seco, em gramas, de raízes (V_3).
- peso seco, em gramas, de estruturas reprodutivas (biomassa reprodutiva), isto é, inflorescência + frutos + sementes (R).

Com estes dados foram calculadas a biomassa de estruturas vegetativas ($V' = V_1 + V_2 + V_3$) e a produção total ($PT = V' + R$). Os valores de V_1 , V_2 , V_3 e R foram transformados em porcentagem da produção total (PT), para se obter a porcentagem de alocação de energia para cada parte da planta.

A única característica que necessitou de transformação de dados, de acordo com o teste de BARLETT (STEEL & TORRIE, 1980) foi a NF (transformada em \sqrt{NF}).

Para todas as características medidas foram feitas as análises de variância em delineamento em parcelas subdivididas ("split plot") e o teste de Tukey para comparação das médias e calculou-se o coeficiente de variação experimental (CV%), conforme PIMENTEL GOMES (1981). Foram realizadas todas as correlações simples possíveis entre as características (STEEL & TORRIE, 1980).

3.4. Germinação de sementes de *Amaranthus*

Os ensaios de germinação foram instalados em estufas incubadoras para BOD, no Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, em São Paulo, SP , em março de 1988.

Foram utilizadas oito populações de *Amaranthus*, referentes a cinco locais de coleta, conforme descrição na Tabela 1.

As sementes beneficiadas, foram submetidas a três pré-tratamentos, antes da instalação dos ensaios: testemunha (sem nenhum pré-tratamento); frio (choque frio, à 6°C, por 15 dias, em refrigerador) e quente (choque térmico, à 55°C, em estufa com circulação forçada de ar). Para a es-

colha destas temperaturas tomou-se como base os limites de temperatura que podem ocorrer no solo, nos meses em que a semente fica dormente no banco de sementes (ALFONSI, 1979).

Em seguida, as sementes foram tratadas com fungicida Captan (pulverização a seco) e colocadas para germinar em três temperaturas (25°C, 30°C e 35°C), em caixas de germinação, sobre papel de filtro umedecido com água destilada, em dois regimes de luz (L:fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro; E:escuro por 24 horas). Estes regimes de luz foram escolhidos para simular a situação de sementes na superfície do solo e sementes enterradas.

Para se manter a umidade nas caixas, utilizou-se quatro camadas de papel absorvente, recobertas com duas folhas de papel de filtro.

Em cada uma das estufas incubadoras para 800 (três temperaturas) foram colocadas duas repetições de 50 sementes, de cada uma das oito populações, nos três pré-tratamentos e dois regimes de luz. Isto foi possível encapando-se as caixas de germinação com papel alumínio, para os tratamentos de escuro por 24 horas.

Desta forma, o ensaio constou de 144 tratamentos (8 populações x 3 temperaturas x 3 pré-tratamentos x 2 regimes de luz) repetidos duas vezes, perfazendo um total de 288 parcelas experimentais.

O ensaio durou 20 dias, e, diariamente, depois de 24 horas da instalação, eram feitas as contagens das sementes germinadas que eram removidas do ensaio. Foram consideradas sementes germinadas aquelas que apresentavam radícula igual ou superior a dois milímetros.

As caixas de germinação dos tratamentos de escuro por 24 horas foram abertas em sala sem luz direta, para contagem diária das sementes germinadas.

O papel de filtro foi mantido bem úmido, com a adição de água destilada, sempre que necessário. As camadas de papel absorvente colocadas abaixo dos papéis de filtro, funcionaram como dreno do excesso de umidade, mantendo o papel de filtro com uma umidade bastante satisfatória.

No final do ensaio foram contadas as sementes mortas, isto é, o número de sementes atacadas por fungos. As demais sementes que não germinaram foram consideradas vivas.

Foram calculados: .

- porcentagem de germinação: G

$$G = (\sum n_i) \times 2$$

- Índice de velocidade de emergência: IVE (POPINIGS, 1977)

$$IVE = \sum \left(\frac{n_i}{t_i} \right)$$

- índice de brotamento: IB (MALUF, 1978)

$$IB = [\sum (21 - t_i) \times n_i] / N$$

onde

n_i = nº de sementes germinadas no i-ésimo dia.

t_i = tempo, em dias, para germinação.

N = nº total de sementes colocadas para germinar.

Os dados de porcentagem de germinação foram transformados em arc sen $\sqrt{\% \text{ germinação} / 100}$ (GT) de acordo com STEEL & TORRIE (1980), para aproximação à curva normal.

Para IVE, IB e GT foram realizadas as análises de variância em delineamento em parcelas sub-subdivididas ("split split plot"), em blocos casualizados, com duas repetições, onde: parcelas principais = temperaturas, subparcelas = combinações populações x regimes de luz e sub-subparcelas = pré-tratamentos.

Foram realizadas todas as correlações simples possíveis entre as características, de acordo com STEEL & TORRIE (1980).

3.5. Caracterização isoenzimática de *Amaranthus*

O trabalho foi realizado no Laboratório de Genética Ecológica do Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba, de janeiro a abril de 1988.

Foi utilizada a técnica de eletroforese de

gel de amido, migração horizontal, para detectar o nível de variação isoenzimática existente entre os indivíduos das oito populações de *Amaranthus*, descritas na Tabela 1, para dois sistemas enzimáticos, esterase e peroxidase. Testes preliminares indicaram a inexistência de atividade enzimática para catalase e malato desidrogenase nos materiais estudados.

Para a confecção do gel, de espessura de 2 mm e concentração de 12%, utilizaram-se os tampões A e B de SCANDALIOS (1969), na proporção de 1A:9B e pH 8,3. Utilizaram-se dois tipos de amido: 2/3 de amido nacional das Refinações de Milho Brasil, Penetrose 30 e 1/3 de amido importado da marca Schiapparelli.

O gel foi feito com 125 ml de tampão, 10 g de amido nacional e 5 g de amido importado. Esta solução foi colocada num kitasato que foi mantido sobre o fogo, em movimentos rotativos contínuos, até ocorrer um aumento da densidade e posterior alteração da cor leitosa para translúcida. Neste momento, o gel foi retirado do fogo, colocado em canaletas de vidro com 17,0 cm x 15,0 cm x 0,2 cm e coberto com uma placa de vidro. Foi esfriado à temperatura ambiente, sendo posteriormente resfriado à 4°C, para receber os extratos das amostras homogeneizadas.

À semelhança do trabalho de HAUPTLI & JAIN (1984), o material utilizado foi constituído de plântulas com as duas primeiras folhas definitivas abertas. As sementes individuais de

cada população (Tabela 1) foram colocadas para germinar em estufas incubadoras para BOD, à 30°C, na presença de luz, sob papel de filtro umedecido com água destilada, conforme já descrito em 3.4. O número de indivíduos amostrados por população foi o seguinte:

População	Nº de indivíduos amostrados
Ahv-1	9
Ahv-2	10
Ahv-3	15
Ahv-4	10
Av-1	10
Av-2	12
Ahr-2	8
	14

Os extratos de cada uma destas plantas foram obtidos pela maceração das mesmas com o auxílio de um bastão de vidro de extremidade esmerilhada, sobre placas de acrílico com escavações arredondadas, onde a planta foi colocada. Cada amostra ao ser macerada recebia 0,01 ml do tampão do gel. Todas as etapas do processo, desde a homogeneização até a revelação das enzimas foram feitas em ambiente ou anteparo de contato frio (4°C a 8°C).

Cada extrato foi absorvido em dois papéis de filtro com dimensões de 2 mm x 1,5 mm, um para ser usado para revelação da esterase e outro para peroxidase.

A aplicação das amostras no gel foi feita retirando-se a placa do vidro que cobria o gel e cortando - o com um pente de 25 dentes. Nos orifícios, eram inseridos os

papéis das amostras.

Para as peroxidases, as amostras foram aplicadas a 5 cm da ponte do polo (-) e para as esterases, a 3 cm da ponte do polo (-), pois as duas enzimas apresentaram bandas anódicas.

Nas extremidades das aplicações, no 1º e 25º dente do pente, foi colocada uma gota de azul de bromofenol para marcar a linha de frente da migração, que permitia saber quando interromper a corrida eletroforética e calcular a migração relativa (R_m).

A migração (corrida eletroforética) foi realizada em geladeira, à 4°C, em cubas horizontais próprias. O tampão das cubas com os eletródios foi o tampão A de SCANDALIOS (1969) com pH 8,3. Foi mantida uma distância uniforme de 12 cm entre as pontes catódica e anódica. A corrida eletroforética foi feita com uma diferença de potencial de 1mA/cm e 10v/cm em corrente contínua. A migração foi interrompida quando a linha de frente atingiu 7 cm para peroxidase e 9 cm para esterase, isto aconteceu cerca de 14 horas após o início da corrida.

Após a corrida eletroforética foi feita a revelação, ou seja, a coloração do gel, para possibilitar a análise através dos zimogramas.

O sistema das peroxidases foi revelado pela

técnica de BREWBAKER *et alii* (1968), modificada:

Etanol (95%).....	35 ml
Tampão fosfato.....	14 ml
O-dianisidina.....	100 mg
H ₂ O ₂ (1%).....	1 ml

Tampão fosfato (pH 6 - 1 M)

KH ₂ PO ₄	109,0 g
K ₂ HPO ₄	34,8 g
H ₂ O	até 1000 ml
Ajustar o pH 6 com NaOH..	

No sistema das esterases a revelação foi feita pela técnica de SCANDALIOS (1969) modificada.

H ₂ O	20 ml
Tampão C.....	25 ml
Tampão D	5 ml
Fast blue RR (sal).....	40 mg
α-naftil acetato.....	1 ml

Tampão C: fosfato (pH 4,3 - 0,2 M)

NaH ₂ PO ₄	27,8 g
H ₂ O	até 1000 ml

Tampão D: fosfato (pH 9,2 - 0,2 M)

Na ₂ HPO ₄	53,63 g
H ₂ O	até 1000 ml.

O α -naftil acetato foi dissolvido em etanol e água na proporção de 1 g do sal, 50 ml de etanol e 50 ml de água.

Os géis foram deixados em solução reveladora por uma hora, em temperatura ambiente, no escuro.

Após a revelação, os géis foram lavados e fixados em solução de água, álcool metílico e ácido acético na proporção 5:5:1, por cerca de 15 minutos. Em seguida, foram lavados em água destilada, envoltos em plástico, etiquetados (identificados) e guardados em geladeira por 24 horas antes de serem analisados.

A "leitura" do gel, ou seja, a análise do sistema enzimático, foi esquematizada em papel milimetrado, anotando as bandas pela sua migração relativa (R_m). O R_m de cada sistema enzimático foi obtido pela divisão da distância migrada por uma molécula enzimática qualquer pela distância migrada pela linha de frente (azul de bromofenol).

O R_m permite fazer a homologia das bandas presentes em indivíduos diferentes ou diferentes tecidos de um mesmo organismo, entre condições ambientais, populações e períodos diferentes em que é feita a análise.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Competição intraespecífica em *Amaranthus*

As médias de altura de planta (AP), número de folhas (NF), estágio de desenvolvimento (ED) e de seus respectivos desvios padrão (SDAP, SDNF e SDED) para as cinco populações de *Amaranthus* dos locais 1 e 2 descritas na Tabela 1, encontram-se na Tabela 2 (Ahv-1 e Av-1) e na Tabela 3 (Ahv-2, Av-2 e Ahr-2).

A análise da Tabela 2 (populações do local 1) mostra que o Ahv-1 tem uma média de altura de planta superior à de Av-1 e que decresce com o aumento da densidade de plântulas. Para Av-1, não ocorre o decréscimo da altura com o aumento da densidade; somente a menor densidade (15 plântulas/vaso) apresentou uma altura superior às demais.

Analisando-se o SDAP observa-se que, no geral, eles são maiores nas maiores densidades de semeadura, sendo que na densidade de 75 plantas/vaso, para Av-1 ele foi muito grande, indicando uma desuniformidade bastante grande de altura de planta dentro do vaso. O mesmo ocorre para o desvio do SDAP; isto reflete variação entre as repetições.

Tabela 2 - Médias de altura de planta (AP), número de folhas (NF), estágio de desenvolvimento (ED) e de seus respectivos desvios padrão (SDAP, SDNF e SDED) para duas populações de *Amaranthus* no local 1, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1) e *A. viridis* (Av-1), submetidas a cinco densidades de plântulas por vaso, em ensaios independentes.

Densidade	AP	SDAP	NF	SDNF	ED	SDED
Ahv-1						
15	35,55±6,61	7,50±3,18	12,78±1,25	1,07±0,29	3,00±0,00	0,00±0,00
30	32,09±4,51	11,57±2,59	11,94±0,63	1,45±0,69	3,00±0,00	0,00±0,00
45	26,42±2,72	13,01±1,82	10,85±0,64	1,42±0,48	2,98±0,02	0,15±0,17
60	22,11±1,56	13,40±1,19	9,98±0,59	1,58±0,19	2,95±0,06	0,22±0,25
75	21,93±2,15	14,22±3,40	9,74±0,30	1,69±0,50	2,84±0,08	0,51±0,11
Av-1						
15	16,35±8,98	9,28±6,16	10,03±1,54	2,55±0,50	2,00±0,37	7,82±0,16
30	9,77±2,61	6,69±1,43	9,03±0,72	2,84±0,30	1,34±0,11	5,36±0,07
45	8,37±2,79	8,53±2,24	8,03±1,57	3,03±1,27	1,18±0,09	5,01±0,11
60	10,60±3,28	11,86±3,70	9,47±0,77	6,88±2,19	1,21±0,10	5,65±0,14
75	7,86±5,29	2,02.10 ⁵ ±4,04.10 ⁵	11,53±0,97	10,89±2,64	1,20±0,06	5,28±0,10

Tabela 3 - Médias de altura de planta (AP), número de folhas (NF), estágio de desenvolvimento (ED) e de seus respectivos desvios padrão (SDAP, SDNF e SDED) para três populações de *Amaranthus* do local 2, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-2), *A. viridis* (Av-2) e *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr-2) submetidas a cinco densidades de sementes por vaso, em ensaios independentes.

Densidade	AP	SDAP	NF	SDNF	ED	SDED
Ahv-2						
10	55,63±13,48	39,10±5,15	14,71±1,64	3,96±1,11	2,68±0,02	5,40±0,04
20	41,03±4,38	36,43±13,60	12,13±0,97	4,67±2,92	2,40±0,27	6,74±0,22
30	27,15±4,74	25,90±3,65	10,82±1,00	3,70±0,52	2,23±0,21	6,86±0,13
40	20,95±1,77	26,07±2,28	8,74±0,46	4,08±0,40	1,89±0,17	8,37±0,03
50	19,79±3,91	23,87±4,78	9,04±0,85	3,78±0,76	2,08±0,11	7,51±0,15
Av-2						
10	25,02±6,09	21,43±5,30	9,47±1,22	3,17±1,02	2,14±0,30	0,98±0,10
20	24,35±4,41	20,78±3,41	9,90±0,83	2,68±0,44	1,97±0,35	0,80±0,26
30	26,44±2,93	20,50±2,84	9,72±0,41	3,00±0,60	2,11±0,14	0,91±0,05
40	16,69±1,80	17,68±0,82	8,42±0,45	2,99±0,15	1,64±0,18	0,91±0,05
50	20,12±6,28	18,52±1,06	8,85±1,28	2,71±0,27	1,98±0,43	0,90±0,05
Ahr-2						
10	32,40±15,40	29,86±10,23	14,50±3,08	6,64±0,55	1,76±0,36	9,14±0,23
20	23,98±2,07	23,44±3,68	12,31±0,79	5,06±0,95	1,56±0,06	8,66±0,06
30	21,49±2,45	22,52±2,69	11,14±0,61	4,87±0,17	1,54±0,10	8,60±0,07
40	19,33±3,91	20,94±3,98	10,49±1,36	4,71±0,64	1,45±0,20	7,63±0,10
50	19,90±2,84	20,79±3,78	10,79±0,70	4,47±0,53	1,48±0,08	7,89±0,33

Para número de folhas, Ahv-1 parece apresentar uma diminuição com o aumento da densidade, o que não é evidente para Av-1. Como no caso de SDAP, o SDNF, para a maior densidade de Av-1 é superior aos demais, indicando grandes diferenças na quantidade de folhas existentes nos indivíduos que competem.

Uma característica muito interessante de ser observada nesta mesma tabela (Tabela 2) é o estágio de desenvolvimento que dá uma idéia do número de plantas que estão produtivas: para Ahv-1 praticamente todas as plantas entraram em fase reprodutiva, mesmo nas mais altas densidades, o que não aconteceu em nenhuma densidade para Av-1. Desta forma, os SDED foram nulos ou muito baixos para Ahv-1, em comparação com Av-1.

Os diferentes estádios de desenvolvimento em plantas, de acordo com WERNER (1975) são melhores estimados pelo tamanho das plantas do que pela idade.

Porém, isto parece não se aplicar para Ahv-1, onde mesmo as plantas bem pequenas, com cerca de 5 a 10 centímetros, entraram em fase reprodutiva. Já no caso de Av-1, somente as plantas mais altas entraram em fase reprodutiva. Este fato deve ser analisado em termos da maior plasticidade fenotípica existente em Ahv-1, que faz com que inclusive plantas muito pequenas produzam sementes. Segundo BAKER (1965) esta é uma das características fundamentais de espécies es-

trategistas -r, que entram em atividade reprodutiva com um mínimo de biomassa.

A análise da Tabela 3 (populações do local 2) mostra que, quando os ensaios se iniciaram com sementes e não com plântulas, como no caso anterior, as respostas não foram as mesmas. De um modo geral, houve uma diminuição de altura de planta com o aumento da densidade de semeadura e os SDAP tenderam a ser superiores na menor densidade (10 sementes/vaso). O número de folhas foi mais ou menos uniforme nas densidades para Av-2, enquanto que para Ahv-2 e Ahr-2 ele diminuiu com o aumento da densidade. Quanto ao estágio de desenvolvimento, para Ahv-2 ele foi superior na maior densidade de semeadura; para as demais espécies, Av-2 e Ahr-2, ele foi mais ou menos semelhante em todas as densidades.

Esta resposta diferencial nos resultados conforme o tipo de propágulo inicial (sementes ou plântulas) também foi observada por GRACE (1985) em *Typha* pois a habilidade competitiva destes dois tipos de propágulos é diferente.

E, a redução plástica do tamanho e potencial reprodutivo observado em diversas populações de *Amaranthus* em densidades altas está de acordo com as respostas de MARSHALL & JAIN (1969) em *Avena*.

Como a capacidade de suporte de ambiente deve

agir tanto no número de indivíduos como na biomassa produzida (SOLBRIG, 1980; WESTOBY, 1981 e DIRZO & SARUKHÂN, 1984) é de se esperar que em populações densas os indivíduos restringam o seu tamanho, como foi observado nos ensaios de vasos realizados com *Amaranthus*. Este fato também foi observado por PIELOU (1960) em populações de *Pinus ponderosa*.

Nesta mesma tabela (Tabela 3) a observação dos desvios mostra que SDAP tendem a ser maiores nas menores densidades onde a competição não é tão intensa, para Ahv-2 e Ahr-2. Quanto ao SDNF e SDED, apenas para Ahr-2 eles pareceram ser maiores nas menores densidades; para Ahv-2, SDED foi maior nas maiores densidades. Estes dados mostram que os desvios (SD) não seguem uma mesma tendência, mostrando uma desuniformidade grande dentro e entre parcelas experimentais, que pode ser devido em grande parte à desuniformidade de germinação das sementes.

Na Tabela 4 encontram-se as características número total de plantas por vaso (NTP), número de plantas com sementes (NPS) e número de plantas com sementes e flores ou somente flores (NPSF), expressas em percentagens da densidade inicial de plântulas (N_0), para as introduções do local 1. Na Tabela 5, além de NTP, NPS e NPSF para as populações do local 2 encontram-se as características número de plântulas aos 10 dias (N_{10}) e número de plântulas aos 20 dias (N_{20}), todas expressas em porcentagem da densidade inicial de sementes (D_0).

Tabela 4 - Médias de número total de plantas (NTP), número de plantas com sementes (NPS) e número de plantas com sementes e flores ou somente flores (NPSF), expressas em porcentagem da densidade inicial de plântulas (N₀), para duas populações de *Amaranthus* do local 1, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1) e *A. viridis* (Av-1), submetidas a cinco densidades de plântulas por vaso, em ensaios independentes.

Densidade	%		
	NTP	NPS	NPSF
15	98,33 ± 3,33	Ahv-1 98,33 ± 3,33	98,33 ± 3,33
30	100,00 ± 0,00	100,00 ± 0,00	100,00 ± 0,00
45	100,00 ± 0,00	98,89 ± 1,28	98,89 ± 1,28
60	94,58 ± 10,84	93,33 ± 10,28	93,33 ± 10,28
75	98,33 ± 0,67	90,33 ± 5,03	90,33 ± 5,03
15	86,67 ± 18,86	Av-1 31,67 ± 30,00	56,67 ± 12,77
30	92,50 ± 8,77	3,33 ± 4,71	22,50 ± 16,86
45	100,00 ± 0,00	5,56 ± 2,87	12,78 ± 6,88
60	91,67 ± 11,78	7,92 ± 5,16	10,42 ± 5,99
75	87,33 ± 9,40	5,33 ± 2,88	11,67 ± 2,52

Tabela 5 - Médias de número de plantas aos 10 dias (N₁₀), número de plantas aos 20 dias (N₂₀), número total de plantas (NTP), número de plantas com sementes (NPS) e número de plantas com sementes e flores ou somente flores (NPSF), expressas em porcentagem da densidade inicial de sementes (D₀), para três populações de *Amaranthus* do local 2, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-2), *A. viridis* (Av-2) e *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr-2), submetidas a cinco densidades de sementes por vaso, em ensaios independentes.

Densidade	%				
	N ₁₀	N ₂₀	NTP	NPS	NPSF
	Ahv-2				
10	47,50±20,62	45,00±23,80	47,50±20,62	32,50±15,00	47,50±20,62
20	45,00±24,49	47,00±22,54	45,00±24,49	23,75±14,36	42,50±24,66
30	46,67±3,85	53,33±9,03	46,67±4,71	17,50±1,67	39,17±4,19
40	45,00±2,79	53,12±10,68	47,50±4,53	13,75±2,50	27,50±5,77
50	38,00±16,33	46,50±13,10	42,50±13,10	11,50±5,97	31,50±7,72
	Av-2				
10	42,50±9,57	90,00±8,16	65,00±19,15	32,50±5,00	37,50±5,00
20	41,25±12,50	65,00±7,07	61,25±34,73	17,50±13,23	27,50±9,57
30	40,83±4,19	66,67±29,06	45,00±4,30	22,50±6,87	28,33±4,30
40	37,50±14,58	81,25±11,27	48,13±8,98	14,38±5,54	17,50±8,16
50	34,50±12,15	75,00±14,65	37,50±12,37	10,00±5,42	18,50±4,44
	Ahr-2				
10	50,00±14,14	65,00±20,82	57,50±25,00	22,50±9,57	25,00±10,00
20	51,25±20,97	71,25±7,50	62,50±11,90	13,75±2,50	21,25±6,29
30	59,17±11,98	69,17±1,67	55,83±7,39	12,50±1,57	17,50±6,31
40	52,50±8,42	65,63±9,44	45,63±5,54	7,50±2,04	12,50±5,40
50	51,50±8,37	52,50±7,19	43,00±3,46	7,50±1,00	13,00±2,58

Analisando-se a Tabela 4 observamos que as menores porcentagens de nº total de plantas (NTP%) e principalmente de nº de plantas com sementes (NPS%) e nº de plantas com sementes e flores ou somente flores (NPSF%) encontram-se na espécie Av-1, indicando um maior grau de mortalidade de plântulas e plantas durante o ciclo de vida e grande quantidade de plantas que não entram em florescimento e/ou frutificação, principalmente nas grandes densidades. E, mesmo na menor densidade (15 plântulas/vaso), o NPS (%) foi de 31,67 e o NPSF (%) foi de 56,67, bem menores que para Ahv-1 (98,33). Para as demais densidades, o NPS (%) variou de 3,33 a 7,92 e o NPSF (%) de 10,42 a 22,50. No entanto, para Ahv-1 (Tabela 4) os valores foram sempre superiores a 90%, indicando uma mortalidade de plântulas muito baixa (menor que 10%) e bem maior porcentagem de plantas que entram em fase reprodutiva e produzem sementes, ou seja, quase todas ou todas as plantas sobreviventes chegam até a fase reprodutiva.

Em populações de plantas de reprodução sexual, alta taxa de mortalidade ocorre principalmente entre a germinação e o estabelecimento, conforme as observações de SARUKHÂN (1976), pois esta é a fase mais vulnerável do desenvolvimento; é nela que as plantas são mais sensíveis à competição, ao estresse ambiental, etc.

Na Tabela 5 observa-se que o NPS (%) é sempre inferior ao NPSF (%), que por sua vez também é inferior ao

NPT(%), porém a diferença entre estes valores varia conforme a espécie ou biotipo. O NPS (%) é semelhante para Ahv-2 e Av-2 e superior ao de Ahr-2 em todas as densidades consideradas.

É interessante notar que, a partir de uma certa densidade, no caso 20 a 30 sementes por vaso, o número de plantas com sementes é praticamente o mesmo em cada uma das três populações, confirmando os resultados de HARPER & Mc NAUGHTON (1962), onde o número de plantas adultas é independente do número de sementes semeadas, a partir de certa densidade, tanto em populações puras como em populações mistas.

Estas observações são de grande importância nos estudos de demografia e em especial de dinâmica populacional pois mostram que não é o tamanho do banco de sementes do solo que está regulando o tamanho populacional e sim a capacidade de suporte do ambiente (K). Este fato é de grande importância em espécies invasoras, como os amarantos, que produzem uma quantidade muito grande de sementes que após germinação vão competir com as culturas. Este fato explica que, em solos ricos, sem cobertura vegetal, prontos para semeadura de culturas, os amarantos germinam e se estabelecem prontamente, competindo com vantagens com a cultura; nestes locais a capacidade de suporte do ambiente é bem maior que em solos mais pobres. Esta germinação em épocas oportunas ocor-

re devido à quebra de dormência de parte das sementes existentes no banco de sementes, pela alteração das condições ambientais.

Mas, a capacidade de suporte do ambiente deve ser analisada também em função da biomassa e não só através do número de indivíduos, de acordo com SOLBRIG (1980), WESTOBY (1981) e DIRZO & SARUKHÂN (1984). A seguir, quando forem apresentados os dados de produção, esta característica será discutida.

A observação do número de plantas aos 10 dias (N_{10}) e do número de plantas aos 20 dias (N_{20}) indica que o número de sementes germinadas no período entre 10 e 20 dias de semeadura é bem pequeno para Ahv-2, intermediário para Ahr-2 e muito alto para Av-2, indicando uma desuniformidade crescente na germinação de sementes neste mesmo sentido (Ahv-2, Ahr-2 e Av-2).

Porém, em qualquer situação, o N_{10} (%) está sempre mais próximo ao NPS (%) e NPSF (%) que o N_{20} (%), indicando que as plantas que germinam mais rapidamente são as que têm chance de se estabelecer e deixar descendentes, vencendo em competição com as outras que germinam mais tardiamente. Isto pode ser comprovado nos estudos de correlação entre características onde as maiores correlações (positivas e significativas) forem encontradas para N_{10} (%) com NPS (%) e NPSF (%) e não para N_{20} .

Esta relação encontrada entre N_{10} (%) e NPS (%) e NPSF (%), indicando que as sementes que germinam antes são as que têm maiores chances de chegar até a fase reprodutiva está de acordo com as observações de ROSS & HARPER (1972) e HARPER (1977).

As análises de variância e as médias de biomassa vegetativa (V), biomassa reprodutiva (R) e produção total (PT = V + R) para estes ensaios encontram-se nas Tabelas 6 e 7 para as populações do local 1 (Ahv-1 e Av-1) e nas Tabelas 8 e 9 para as populações do local 2 (Ahv-2, Av-2 e Ahr-2).

Para as duas populações do local 1, não houve diferenças significativas para biomassa reprodutiva (R) e produção total (PT) entre as densidades de plântulas utilizadas (Tabela 6). Apenas a biomassa vegetativa (V) foi significativamente diferente entre as densidades pelo teste F, indicando que pelo menos uma das médias diferiu das demais. No entanto, o teste de Tukey (Tabela 7) mostrou diferenças significativas ($\Delta=0,05$) entre as médias da menor (15 plântulas/vaso) e da maior densidade (75 plântulas/vaso) para todas as características (R, V e PT), para Ahv-1; para Av-1, o teste de Tukey não apresentou diferenças entre as médias ($\Delta=0,05$).

Ainda, a observação da Tabela 6 mostra que os coeficientes de variação (CV%) foram altos, especialmente para biomassa reprodutiva (R) de Av-1, que foi de 82,77%, indi

Tabela 6 - Análises de variância para biomassa vegetativa (V: peso seco, em gramas, de caules + ramos + flores), biomassa reprodutiva (R: peso seco, em gramas de inflorescências + sementes) e produção total (PT = V + R) para duas populações de *Amaranthus* do local 1, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1) e *A. viridis* (Av-1), submetidas a cinco densidades de plântulas por vaso, em ensaios independentes.

Fonte	GL	Quadrados médios		
		V	R	PT
Ahv-1				
Repetição	3	3,1288 ^{ns}	0,7289 ^{ns}	6,7652 ^{ns}
Densidade	4	20,5350*	8,4293 ^{ns}	54,3850 ^{ns}
Erro	12	6,2241	2,9731	17,4850
CV(%)		27,94	33,94	29,85
Av-1				
Repetição	3	20,1110**	3,2374**	39,1220**
Densidade	4	7,2595*	1,2466 ^{ns}	12,2460 ^{ns}
Erro	12	2,1431	0,7410	5,0954
CV(%)		31,02	82,77	39,19

Tabela 7 - Médias de biomassa vegetativa (V: peso seco, em gramas, de caules + ramos + folhas), biomassa reprodutiva (R: peso seco, em gramas, de inflorescências + sementes) e produção total (PT = V + R), para duas populações de *Amaranthus* do local 1, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1) e *A. viridis* (Av-1), submetidas a cinco densidades de plântulas por vaso, em ensaios independentes.

Densidade	V	R	PT
Ahv-1			
15	6,14	3,34	9,48
30	7,88	4,95	12,83
45	8,68	4,54	13,22
60	9,72	5,24	14,96
75	12,24	7,33	19,57
¹ Δ 5% =	5,62	3,89	9,43
Δ 1% =	7,28	5,03	12,21
Av-1			
15	3,84	1,52	5,38
30	3,83	0,34	4,17
45	3,64	0,55	4,19
60	5,66	1,24	6,90
75	6,63	1,54	8,17
¹ Δ 5% =	3,30	1,94	5,09
Δ 1% =	5,84	2,51	6,52

¹

Δ 5% = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

Δ 1% = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 9 - Médias de produção de matéria seca, em gramas, para folhas (V_1), caules + ramos (V_2), biomassa vegetativa ($V = V_1 + V_2$), biomassa reprodutiva (R) e produção total de matéria seca ($PT = V + R$), para três populações de *Amaranthus* do local 2, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-2), *A. viridis* (Av-2) e *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr-2), submetidas a cinco densidades de sementes por vaso, em ensaios independentes.

Densidade	V_1	V_2	V	R	PT
Ahv-2					
10	1,78	4,04	5,82	2,39	8,21
20	1,90	3,65	5,55	2,52	8,07
30	2,24	3,30	5,55	1,94	7,49
40	2,22	3,66	5,88	2,31	8,20
50	2,55	4,88	7,43	2,44	9,87
¹ $\Delta_{5\%}$	0,64	1,41	1,91	0,80	2,56
$\Delta_{1\%}$	0,83	1,83	2,47	1,03	3,32
Av-2					
10	0,64	1,58	2,22	1,12	3,34
20	0,95	2,37	3,32	1,34	4,66
30	1,28	3,57	4,85	1,82	6,67
40	1,41	2,80	4,21	1,20	5,42
50	1,23	2,84	4,07	1,98	6,04
¹ $\Delta_{5\%}$	0,54	1,38	1,79	0,85	2,34
$\Delta_{1\%}$	0,69	1,79	2,32	1,10	3,03
Ahr-2					
10	2,15	3,56	5,71	1,26	6,97
20	2,10	3,66	5,76	1,19	6,95
30	2,16	3,67	5,84	1,10	6,94
40	2,16	3,74	5,90	1,07	6,98
50	2,80	4,40	7,20	1,26	8,46
¹ $\Delta_{5\%}$	0,94	1,74	2,61	0,83	3,31
$\Delta_{1\%}$	1,21	2,26	3,38	1,07	4,28

¹ $\Delta_{5\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

$\Delta_{1\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

cando excessiva desuniformidade na produção entre as repetições, que pode ser explicada principalmente pelos altos desvios padrão da média encontrados para nº de plantas com sementes (NPS%), conforme apresentado na Tabela 4.

Os dados de produção (R e V), em porcentagem de alocação de energia, ou seja, em porcentagem da produção total (Figura 1), vemos que Ahv-1 alocou maior quantidade de energia para as estruturas reprodutivas (cerca de 35-39% de esforço reprodutivo) do que Av-1 (cerca de 10-20%), mostrando ser uma planta mais estrategista-r que Av-1.

As análises de variância dos dados de produção de matéria seca, em gramas, para as diferentes partes da planta para as populações do local 2 (Tabela 8), observamos que para Ahv-2 houve diferenças significativas, pelo teste F, entre as densidades de sementes para as estruturas vegetativas V_1 (folhas), V_2 (ramos + caules) e V (biomassa vegetativa) e não para as estruturas reprodutivas R (biomassa reprodutiva) ou produção total PT. Para Av-2, houve diferenças para todas as características (V_1 , V_2 , V, R e PT) enquanto que para Ahv-2 não houve diferenças para nenhuma das características.

Neste caso, quando os ensaios se iniciaram com sementes, os coeficientes de variação (CV%) não foram tão altos (Tabela 8), mostrando que não ocorreu uma grande desuniformidade na produção entre as repetições, como no caso dos

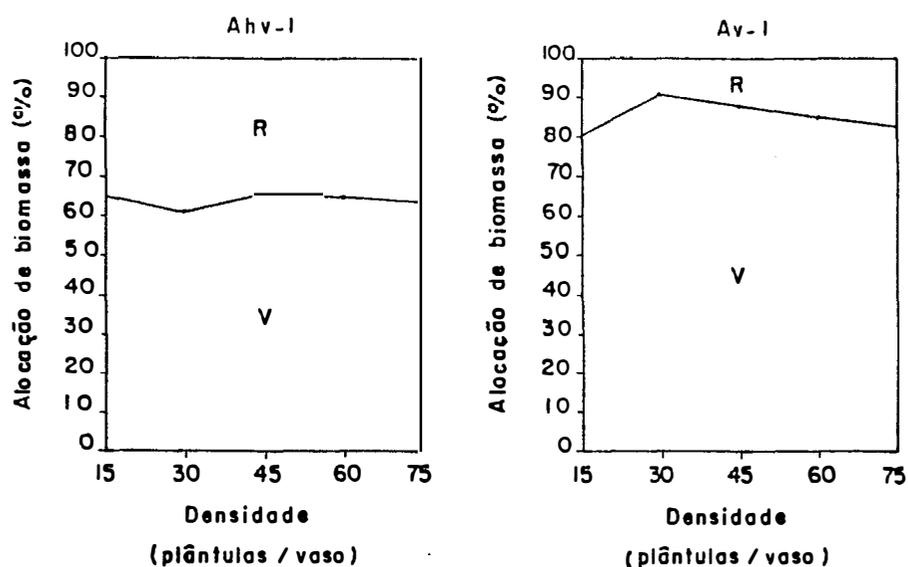


Figura 1 - Porcentagem de alocação de biomassa para ramos + caules + folhas (V=biomassa vegetativa) e inflorescências + sementes (R=biomassa reprodutiva) para duas populações de *Amaranthus* do local 1, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1) e *A. viridis* (Av-1), submetidas a cinco densidades de plântulas por vaso, em ensaios independentes.

ensaios que se iniciaram com plântulas. Inclusive os CV (%) mais baixos foram encontrados em Ahv-2, a população que teve a germinação mais uniforme.

Estes resultados podem ser visualizados na Tabela 9, de médias de V_1 , V_2 , V, R e PT, para estas três populações do local 2.

Apesar de terem sido encontradas diferenças significativas pelo teste F (Tabela 8) para Ahv-2, nas carac-

terísticas V_1 , V_2 e V , o teste de Tukey mostrou diferenças entre as médias das densidades de sementes apenas para V_1 e V_2 . Para V_1 (folhas), não houve diferenças ($\Delta=0,05$) entre as densidades de 10 a 40 sementes/vaso; a densidade de 50 sementes/vaso produziu mais folhas e não diferiu das densidades 30 e 40. Para V_2 (ramos + caules) apenas a densidade de 30 sementes/vaso foi inferior à de 50 sementes/vaso. De um modo geral, para Av-2 (Tabela 9) o teste de Tukey mostrou que apenas a menor densidade de semeadura (10 sementes/vaso) teve uma média inferior à maior média, para todas as características. Isto indica que, a partir de uma certa densidade (no caso, 20 sementes/vaso) a produção não é alterada, permanecendo mais ou menos constante.

Se considerarmos estas médias de produção para Ahr-2 (Tabela 9) vemos que elas são semelhantes em todas as densidades, indicando também que, o acréscimo de sementes por vaso (a partir de 10 sementes/vaso) não interferiu na produção.

Como se pode observar, além do nº de plantas estabelecidas ser o mesmo a partir da densidade de 20 a 30 sementes por vaso (Tabela 5), como já foi discutido anteriormente, a biomassa seca produzida pelas diversas partes da planta também foi semelhante em praticamente todas as densidades analisadas; às vezes, a densidade de 10 sementes por vaso produziu uma média inferior à da maior densidade. Desta

forma, considerando-se a capacidade de suporte do ambiente em termos de nº e de biomassa (SOLBRIG, 1980; WESTOBY, 1981 e DIRZO & SARUKHÂN, 1984) pode-se generalizar que já a partir de cerca de 20 sementes por vaso, a produção permanece mais ou menos constante.

Quando observamos os dados de produção (V_1 , V_2 e R) em porcentagem de alocação de energia (Figura 2) vemos que as populações Ahv-2 e Av-2 alocaram recursos semelhantes (22 a 34%) para V_1 , V_2 e R, quando se partiu de densidades de sementes por vaso, ao contrário do que se observou quando os ensaios partiram de densidades de plântulas por vaso (Figura 1), onde Ahv-1 produziu maior quantidade de biomassa reprodutiva (35 a 40% de esforço reprodutivo) que Av-1 (10 a 20%). E ainda, se compararmos Ahr-2 com as demais populações (Ahv-2 e Av-2), vemos que esta população é a que alocou menor quantidade de energia para biomassa reprodutiva (15 a 18%) sob condições de competição (Figura 2).

Resultados diferentes foram obtidos nos ensaios de competição intraespecífica realizados por VARGAS (1985), onde o biotipo verde de *A. hybridus*, em altas densidades, alocou mais recursos para estruturas vegetativas quando comparado com *A. deflexus*.

As análises de correlações entre características mostram que para Ahv-1, quanto maior a altura de planta -AP, maior o nº de folhas -NF ($r=0,96^{**}$), mas não o estágio

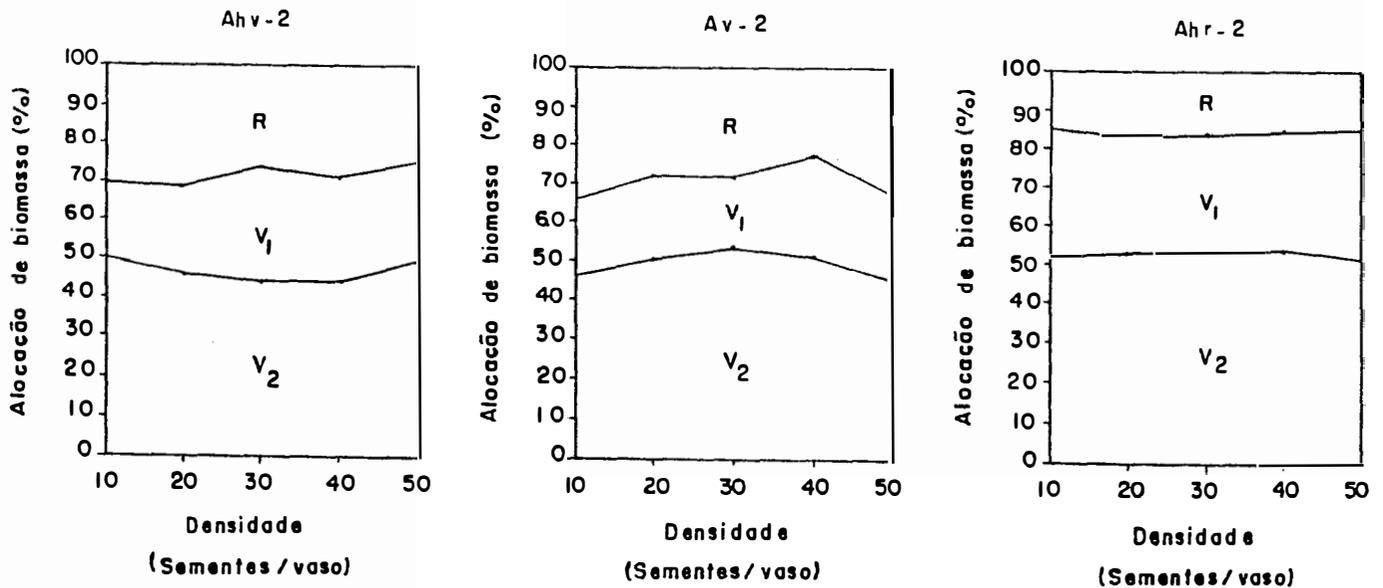


Figura 2 - Porcentagem de alocação de biomassa para folhas (V_1), ramos + caules (V_2) e inflorescências + sementes (R), para três populações de *Amaranthus* do local 2, *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-2), *A. viridis* (Av-2) e *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr-2), submetidas a cinco densidades de sementes por vaso, em ensaios independentes.

de desenvolvimento -ED ($r=0,51^*$), indicando que as plantas mais altas têm maior número de folhas, mas esta maior altura não implica em apenas as plantas altas estarem produzindo flores e/ou sementes; tanto plantas altas como baixas florescem e produzem sementes, ou seja, a plasticidade fenotípica desta população, nos ensaios que foram iniciados com plântulas deve ser bastante grande quando comparada à de Av-1.

As correlações de N_0 (densidade inicial de plântulas) com AP, NF e ED foram altas e negativas ($r=-0,73$ a $-0,86^{**}$), indicando que com o aumento da densidade inicial de plântulas, as plantas crescem e se desenvolvem menos.

Para Av-1, as correlações importantes e significativas foram diferentes: quanto maior AP, maior ED ($r=0,80^{**}$) e não existe correlação de AP com NF ($r=0,27^{NS}$). Ainda, AP tem alta correlação positiva e significativa com (%) NPS ($r=0,86^{**}$), (%) NPSF ($r=0,73^{**}$) e R ($r=0,76^{**}$), indicando que as plantas mais altas é que conseguem florescer e produzir sementes. Neste caso, as correlações de N_0 com AP ($r=-0,42^{NS}$), NF ($r=0,31^{NS}$) e ED ($r=-0,69^{**}$) não tiveram valores tão altos e seguiram sentidos (+ ou -) diferentes.

Quando partiu-se de estandes uniformes de sementes (densidade de sementes/vaso) as correlações encontradas foram diferentes das descritas anteriormente, para os ensaios partindo de densidades de plântulas por vaso: para as três populações consideradas, Ahv-2, Av-2 e Ahr-2, AP correlacionou-se positivamente com ED e NF, indicando que as plantas mais altas, estavam mais desenvolvidas (atingindo fase reprodutiva) e apresentavam maior número de folhas.

Embora a correlação não tenha sido bastante alta em alguns casos, o NPS (%) e NPSF (%) tiveram maiores correlações com N_{10} que com N_{20} para Ahv-2 e Av-2. Já, para Ahr-2, a correlação foi maior com N_{20} não indicando, portanto,

que as plantas que germinam primeiro e se estabelecem é que são as que vão produzir mais descendentes.

As correlações de D_0 (densidades de sementes) com AP, NF e ED foram negativas e significativas ($r = -0,77$ a $-0,87^{**}$) para Ahv-2, baixas e não significativas para Av-2 e médias para Ahr-2 ($r = -0,47^*$ a $-0,65^{**}$).

As poucas correlações de D_0 significativas com produção ocorreram para V_1 (foram positivas), indicando que quanto maior a densidade inicial de sementes, maior a produção de folhas.

4.2. Competição interespecífica em *Amaranthus*

As médias de altura de planta (AP), número de folhas (NF), estágio de desenvolvimento (ED) e de seus respectivos desvios padrão (SDAP, SDNF e SDED) para duas populações de *Amaranthus* do local 1 e para três populações do local 2, em ensaios de substituição (competição interespecífica) envolvendo as populações de cada local, estão na Tabela 10.

Para o ensaio de substituição, ou seja, de competição interespecífica entre as populações do local 1, Ahv-1 : Av-1, as maiores alturas de planta (AP) foram encontradas nas proporções 6:18 e 12:12, mostrando que os cultivos mistos onde Av-1 entra em no mínimo 50%, são os que produzem as maiores AP. Quanto aos desvios (SDAP) eles são menores em estan-

Tabela 10 - Médias de altura de planta (AP), número de folhas (NF), estágio de desenvolvimento (ED) e de seus respectivos desvios padrão (SDAP, SDNF e SDED) para *Amorpha canescens*, em quatro ensaios de substituição independentes envolvendo as duas populações do local 1 (Ahv-1:Av-1) e as três populações do local 2 (Ahv-2:Av-2; Ahv-2:Ahr-2; Av-2:Ahr-2).

Proporções	AP	SDAP	NF	SDNF	ED	SDED
Ahv-1:Av-1						
0:24	27,65±5,08	26,85±3,06	8,74±0,65	3,36±0,66	2,13±0,19	1,00±0,06
6:18	34,64±6,86	39,57±0,90	10,63±1,30	4,81±1,18	2,01±0,20	0,96±0,12
12:12	35,46±6,32	40,95±3,27	11,01±1,41	5,24±0,78	1,96±0,26	0,83±0,10
18:6	24,22±3,29	34,33±8,16	9,08±0,68	5,18±0,98	1,72±0,23	0,87±0,10
24:0	26,36±3,22	30,13±3,53	10,23±1,34	4,42±0,62	2,00±0,34	0,83±0,22
Ahv-2:Av-2						
0:24	16,53±9,69	17,76±9,27	8,06±1,67	3,40±0,89	1,60±0,39	0,97±0,28
6:18	26,93±9,83	29,88±3,37	9,82±2,08	4,92±0,53	2,10±0,49	0,88±0,12
12:12	30,41±6,76	29,36±2,92	10,80±1,78	3,55±1,14	2,21±0,40	0,72±0,24
18:6	32,23±5,41	28,16±3,62	11,30±1,20	4,98±2,10	2,25±0,21	0,75±0,24
24:0	29,80±7,99	26,38±4,23	12,14±1,58	4,05±0,66	2,26±0,17	0,57±0,03
Ahv-2:Ahr-2						
0:24	22,09±6,15	33,50±7,93	9,86±0,67	6,88±1,34	1,36±0,19	0,69±0,23
6:18	25,76±5,87	30,35±7,99	11,18±0,99	5,42±0,69	1,71±0,24	0,80±0,06
12:12	37,35±8,37	37,14±3,10	12,75±1,39	5,35±1,05	1,79±0,49	0,86±0,03
18:6	26,93±6,36	32,00±6,66	10,72±1,02	5,39±0,78	1,87±0,16	0,85±0,16
24:0	31,33±4,48	31,53±3,42	11,03±0,62	4,29±0,48	2,30±0,05	0,73±0,04
Av-2:Ahr-2						
0:24	33,26±4,79	34,61±7,07	14,17±1,60	6,94±2,01	1,77±0,12	0,89±0,08
6:18	38,64±6,80	46,83±3,75	14,04±1,94	9,70±0,79	1,67±0,10	0,97±0,09
12:12	20,93±12,88	31,40±20,55	9,91±1,92	6,84±3,01	1,46±0,41	0,61±0,44
18:6	17,40±12,27	96,40±158,78	8,84±2,71	5,44±2,62	1,36±0,35	0,51±0,42
24:0	19,81±10,42	24,37±11,92	8,09±1,50	4,56±1,84	1,61±0,45	0,82±0,33

des puros. O nº de folhas (NF) e o estágio de desenvolvimento (ED) bem como seus desvios (SDNF e SDED) não apresentaram nenhuma tendência marcante (Tabela 10).

Já, para o ensaio de competição interespecífica envolvendo as populações do local 2, as respostas foram bem diferentes. No ensaio de Ahv-2:Av-2, de um modo geral, os dados mostram que, AP, NF e ED foram menores para a proporção 0:24 que para as demais onde o Ahv-2 entra em alguma proporção. E ainda, a observação dos desvios (SDAP) não evidencia a tendência dos estandes puros serem menos variáveis que os mistos, pois apenas na densidade 0:24 ele foi menor.

No caso do ensaio Ahv-2:Ahr-2 (Tabela 10) os maiores AP e NF foram encontrados na proporção 12:12, porém, o maior ED foi encontrado na proporção 24:0. Ainda, comparando-se as proporções 0:24 e 24:0 observa-se que o Ahv-2 (24-0) tem maior AP, NF e ED que o Ahr-2 (0-24), indicando que o Ahv-2 cresceu mais e que maior número de plantas deste biotipo conseguiu chegar à fase reprodutiva durante o período experimental; o biotipo roxo tem um ciclo de vida mais longo.

Para o ensaio de substituição Av-2:Ahr-2, a proporção 0:24 foi superior a 24:0 para AP e ED, sendo que os valores foram decrescendo progressivamente à medida que se aumentava a proporção de Av-2, indicando que Ahr-2 se desenvolve mais que o Av-2.

De um modo geral, os desvios SDAP, SDNF e SDED, para os três ensaios de substituição, não tiveram uma tendência marcante, ficando portanto, quase impossível a sua interpretação.

A Tabela 11 mostra os índices de espécie total (IET), índice de espécie com sementes (IES) e índice de espécie com sementes e flores ou somente flores (IESF) para os mesmos ensaios de substituição já descritos anteriormente.

A análise da Tabela 11 mostra que no ensaio de substituição envolvendo Ahv-1:Av-1, em todas as proporções onde entrou Ahv-1, mesmo nas que ela se apresenta em minoria, ela predomina, visto que os valores de IET, IES e IESF variaram de +0,45 a +1,00.

Do mesmo modo, para Ahv-2: Av-2, se considerarmos IES e IESF que dão idéia das plantas que estão em fase reprodutiva e, portanto, as maiores responsáveis pela próxima geração, novamente Ahv-2 ganha de Av-2, o mesmo acontecendo com Ahv-2:Ahr-2. Se considerarmos Av-2:Ahr-2, o Ahr-2 é que domina sobre o Av-2, ou seja, se estabelece melhor.

De uma maneira geral, podemos supor a seguinte sequência decrescente em termos de sucesso em competição: *A. hybridus* - tipo verde > *A. hybridus* - tipo roxo > *A. viridís*. No entanto, quando em competição interespecífica Av-2 entra em maior proporção (proporção 6:18 de Ahv-2:Av-2 e pro-

Tabela 11 - Índice de espécie total (IET), índice de espécie com sementes (IES) e índice de espécie com sementes e flores ou somente flores (IESF) para *Amaranthus*, em quatro ensaios de substituição independentes envolvendo as duas populações do local 1 (Ahv-1:Av-1) e as três populações do local 2 (Ahv-2:Av-2; Ahv-2:Ahr-2; Av-2:Ahr-2).

Proporções	IET ¹	IES ¹	IESF ¹
Ahv-1:Av-1			
0:24	-1,00±0,00	-1,00±0,00	-1,00±0,00
6:18	+0,45±0,35	+0,56±0,32	+0,51±0,16
12:12	+0,84±0,21	+0,88±0,25	+0,78±0,26
18:6	+1,00±0,21	+1,00±0,00	+1,00±0,00
24:0	+1,00±0,00	+1,00±0,00	+1,00±0,00
Ahv-2:Av-2			
0:24	-1,00±0,00	-0,75±0,50	-1,00±0,00
6:18	-0,64±0,19	-0,39±0,20	-0,41±0,18
12:12	-0,03±0,37	+0,04±0,38	+0,11±0,31
18:6	+0,89±0,12	+1,00±0,00	+1,00±0,00
24:0	+1,00±0,00	+1,00±0,00	+1,00±0,00
Ahv-2:Ahr-2			
0:24	-1,00±0,00	-0,75±0,50	-1,00±0,00
6:18	-0,31±0,28	-0,16±0,84	+0,38±0,06
12:12	+0,32±0,21	+0,13±0,83	+0,59±0,33
18:6	+0,61±0,12	+1,00±0,00	+0,80±0,27
24:0	+1,00±0,00	+1,00±0,00	+1,00±0,00
Av-2:Ahr-2			
0:24	-1,00±0,00	-1,00±0,00	-1,00±0,00
6:18	-1,00±0,00	-1,00±0,00	-1,00±0,00
12:12	-0,56±0,56	-0,58±0,50	-0,23±0,59
18:6	+0,68±0,11	+0,33±0,47	+0,28±0,48
24:0	+1,00±0,00	+0,75±0,50	+1,00±0,00

¹ Valores das espécies, base para o cálculo de IET, IES e IESF.

Proporção	Valores	
Ahv-1:Av-1	Ahv-1= +1	Av-1= -1
Ahv-1:Av-2	Ahv-2= +1	Av-2= -1
Ahv-2:Ahr-2	Ahv-2= +1	Ahr-2= -1
Av-2:Ahr-2	Av-2 = +1	Ahr-2= -1

porção 18:6 de Av-2:Ahr-2) ela domina, uma vez que os índices (IET, IES e IESF) possuem os valores referentes a esta espécie; em qualquer outra proporção ela não domina. Desta forma, podemos supor uma situação semelhante à observada em *Avena* por MARSHALL & JAIN (1969), onde a análise da adaptabilidade relativa de *A. fatua* e *A. barbata* em populações mistas indicou que elas podem cohabitar com sucesso apenas quando *A. barbata* está em raridade relativa, ou seja, na proporção de 30% em baixas densidades e de 10% em altas densidades. No caso dos *Amaranthus*, o Av-2 cohabita com Ahv-2 ou Ahr-2 somente se a proporção de sementes de *A. viridis* no solo for maior que a de *A. hybridus*, de forma que *A. viridis* consiga se estabelecer. Este fato deve estar relacionado, em grande parte, com a capacidade germinativa destas espécies, pois como será discutido em capítulo posterior, o *A. viridis* tem uma capacidade germinativa inferior à de *A. hybridus*, de forma que ela só se estabelecerá se estiver competindo com maior proporção de sementes (para suprir sua mais baixa germinação).

O número de plantas existentes nas diversas fases do desenvolvimento para os quatro ensaios de substituição de *Amaranthus* estão apresentados na Tabela 12.

A análise da Tabela 12 mostra que houve um acréscimo na germinação do 10º ao 20º dia (N_{10} e N_{20}), porém o nº total de plantas (NTP) na época da colheita é inferior ao N_{20} , e o número de plantas que entram em fase reprodutiva

Tabela 12 - Número de plantas aos 10 dias (N_{10}), nº de plantas aos 20 dias (N_{20}), nº total de plantas (NTP), nº de plantas com sementes (NPS) e nº de plantas com sementes e flores ou somente flores (NPSF), expressos em porcentagem da densidade de semeadura ($D_0=24$), para *Amaranthus*, em quatro ensaios de substituição independentes, envolvendo as duas populações do local 1 (Ahv-1:Av-1) e as três populações do local 2 (Ahv-2:Av-2 ; Ahv-2:Ahr-2; Av-2:Ahr-2).

Proporção	N_{10}	N_{20}	NTP	NPS	NPSF
Ahv-1:Av-1					
0:24	23,96± 9,24	66,67±13,18	45,83±10,21	23,96± 3,99	27,08± 7,22
6:18	25,00± 9,00	63,54±14,58	37,50± 9,00	15,62± 3,99	21,87± 7,12
12:12	33,33± 9,00	73,96± 2,08	42,71± 3,99	13,54± 3,99	27,08± 5,38
18: 6	34,37±22,92	77,08±13,82	60,42±16,14	17,71±10,96	27,08±11,02
24: 0	57,29±13,76	83,33± 0,00	75,00± 5,89	29,17± 5,89	45,83±18,94
Ahv-2:Av-2					
0:24	11,46±11,48	78,12± 9,24	38,54± 9,24	9,38± 9,24	13,54± 6,25
6:18	19,79±11,97	71,87±12,90	42,71±11,97	19,79± 7,12	23,96± 9,24
12:12	28,12±14,58	60,42± 5,38	40,63± 6,25	17,71± 3,99	31,25±12,50
18: 6	28,12± 7,12	55,21± 9,23	36,46± 5,24	15,62± 3,99	30,21± 9,84
24: 0	40,62±13,76	43,75±13,82	44,79±14,97	13,54± 3,99	41,67±13,18
Ahv-2:Ahr-2					
0:24	15,62± 7,12	62,50± 5,89	38,54±10,96	5,21± 3,99	8,33± 3,40
6:18	38,54± 5,24	70,83± 9,00	50,00± 5,89	10,42± 2,40	23,96± 7,89
12:12	37,50±11,78	53,12±14,58	35,42±12,03	12,50± 5,89	23,96± 7,12
18: 6	41,67±22,31	55,21±14,18	46,87±19,06	12,50± 4,81	26,04± 7,12
24: 0	45,83± 5,89	55,21± 3,99	52,08± 5,38	22,92± 2,40	44,79± 3,99
Av-2:Ahr-2					
0:24	23,96±10,96	58,33± 6,80	34,37± 9,24	9,38± 3,99	17,71± 7,12
6:18	12,50± 5,89	52,08±17,51	23,96± 3,99	7,29± 2,08	8,33± 0,00
12:12	6,25± 2,41	64,58±12,95	35,42± 5,38	5,21± 5,24	9,38± 9,24
18: 6	11,46±20,23	76,04±15,73	46,87±20,23	4,17± 5,89	11,46±12,44
24: 0	4,17± 3,40	72,92±16,84	29,17±13,18	5,21± 3,99	8,33± 3,40

(NPS e NPSF) e, portanto, têm maior chance de deixar descendentes é menor ainda. Deste modo, parece que a germinação tagdai vai afetar muito pouco a produção, visto que o NPS e o NPSF são inferiores inclusive ao N_{10} , confirmando novamente a idéia de ROSS & HARPER (1972) e HARPER (1977).

As análises de variância para os dados de produção das diferentes partes da planta, estão na Tabela 13 e as médias para produção, em gramas, na Tabela 14.

Observando-se a Tabela 13 vemos que no ensaio Ahv-1:Av-1, apenas para a produção de folhas (V_1) houve diferenças significativas entre as proporções no teste F. As comparações de médias pelo teste de Tukey (Tabela 14) evidenciam que apenas a proporção 0:24 foi inferior às demais para V_1 . Isto mostra que a presença de Ahv-1 em qualquer proporção, bem como em estande puro, ofereceu uma produção de V_1 semelhante; esta produção foi superior ao estande puro de Av-1. Para as demais características, não houve diferenças entre os tratamentos (Tabelas 13 e 14).

No caso do ensaio Ahv-2:Av-2 (as mesmas populações do caso anterior, coletadas em outro local) os resultados foram um pouco diferentes, mas com a mesma tendência. O teste F (Tabela 13) mostrou diferenças significativas para produção de folhas (V_1), biomassa reprodutiva (R) e produção total (PT), para as proporções e a comparação destas médias pelo teste de Tukey (Tabela 14) mostrou que, novamente, apenas a proporção 0:24 foi inferior às demais para V_1 e R

Tabela 13 - Análises de variância para produção de matéria seca, em gramas, para folhas (V_1), caules + ramos (V_2) biomassa vegetativa ($V=V_1+V_2$), biomassa reprodutiva (R) e produção total ($PT=V+R$), para *Amaranthus*, em quatro ensaios de substituição independentes, envolvendo as duas populações do local 1 (Ahv-1:Av-1) e as três populações do local 2 (Ahv-2:Av-2; Ahr-2:Ahr-2; Av-2:Ahr-2).

Fonte		Quadrados médios				
		V_1	V_2	V	R	PT
Ahv-1:Av-1						
Repetição	3	0,6531**	0,6519 ^{ns}	1,5473 ^{ns}	4,4385 ^{ns}	10,2210 ^{ns}
Proporção	4	1,7414**	0,2460 ^{ns}	2,5654 ^{ns}	4,5603 ^{ns}	11,6450*
Resíduo	12	0,1400	0,5384	0,9184	2,2666	4,3090**
CV(%)		16,63	19,21	15,79	55,55	23,67
Ahv-2:Av-2						
Repetição	3	0,3524*	0,5972	0,3349 ^{ns}	0,1836 ^{ns}	0,5504 ^{ns}
Proporção	4	1,5515**	1,6244 ^{ns}	5,8234	1,9905**	14,2620*
Resíduo	12	0,0666	1,7935	2,2772	0,1270	2,9009
CV(%)		15,00	53,36	35,67	20,25	28,43
Ahv-2:Ahr-2						
Repetição	3	0,5480*	1,2447 ^{ns}	3,3885*	0,4580*	5,9721**
Proporção	4	0,3263*	0,3428 ^{ns}	0,8626 ^{ns}	1,0738**	2,5157 ^{ns}
Resíduo	12	0,951	0,4514	0,8296	0,1303	1,3790
CV(%)		14,62	18,46	15,84	22,28	15,93
Av-2:Ahr-2						
Repetição	3	2,3535 ^{ns}	2,6632 ^{ns}	9,4681 ^{ns}	1,4155 ^{ns}	16,2420 ^{ns}
Proporção	4	4,2026 ^{ns}	10,9500**	28,5670 ^{ns}	1,3601 ^{ns}	38,5010 ^{ns}
Resíduo	12	1,7384	3,1157	9,2106	0,9184	14,6530
CV(%)		52,95	51,76	51,44	70,46	52,65

Tabela 14 - Médias de produção de matéria seca, em gramas, para folhas (V_1), caules + ramos (V_2), biomassa vegetativa ($V=V_1+V_2$), biomassa reprodutiva (R) e produção total ($PT=V+R$), para *Amaranthus*, em quatro ensaios de substituição independentes envolvendo as duas populações do local 1 (Ahv-1:Av-1) e as três populações do local 2 (Ahv-2:Av-2; Ahv-2:Ahr-2; Av-2:Ahr-2).

Proporção	V_1	V_2	V	R	PT
Ahv-1:Av-1					
0:24	1,15	3,57	4,72	1,30	6,01
6:18	2,24	4,04	6,28	4,30	10,58
12:12	2,48	4,08	6,56	2,59	9,14
18:6	2,47	3,56	6,03	2,58	8,61
24:0	2,90	3,83	6,74	2,79	9,52
¹ $\Delta_{5\%}$	0,84	1,65	2,16	3,39	4,68
$\Delta_{1\%}$	1,09	2,14	2,80	4,40	6,06
Ahv-2:Av-2					
0:24	0,66	1,66	2,32	0,54	2,87
6:18	1,77	2,87	4,64	2,00	2,63
12:12	2,03	2,52	4,54	1,06	6,40
18:6	1,87	2,17	4,04	2,04	6,08
24:0	2,28	3,32	5,61	2,37	7,98
¹ $\Delta_{5\%}$	0,58	3,02	3,40	0,80	3,24
$\Delta_{1\%}$	0,75	3,91	4,40	1,04	4,97
Ahv-2:Ahr-2					
0:24	1,83	3,42	5,25	1,02	6,27
6:18	2,25	3,63	5,88	1,36	7,24
12:12	2,06	4,12	6,18	1,44	7,62
18:6	1,87	3,38	5,25	1,99	7,24
24:0	2,52	3,64	6,16	2,31	8,47
¹ $\Delta_{5\%}$	0,70	1,52	2,05	0,81	2,65
$\Delta_{1\%}$	0,90	1,96	2,66	1,05	3,43
Av-2:Ahr-2					
0:24	3,06	4,08	7,14	1,28	8,42
6:18	3,47	5,25	8,72	2,30	11,03
12:12	3,09	4,36	7,45	1,29	8,74
18:6	1,80	2,04	3,83	0,70	4,53
24:0	1,05	1,33	2,38	1,23	3,61
¹ $\Delta_{5\%}$	2,97	3,98	6,84	2,16	8,63
$\Delta_{1\%}$	3,85	5,15	8,86	2,80	11,18

¹ $\Delta_{5\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

$\Delta_{1\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

e foi inferior à 24:0 para PT; as proporções 0:24 e 24:0 diferiram entre si e não diferiram das demais proporções para PT.

Para Ahv-2:Ahr-2 houve diferenças entre as proporções pelo teste F (Tabela 13) para V_1 e R, porém, o teste de Tukey (Tabela 14) mostrou diferenças apenas para R, onde a medida que se aumentava a proporção de Ahv-2, aumentava-se o R, indicando que este biotipo produz mais biomassa reprodutiva que o Ahr-2.

Considerando-se a combinação Av-2:Ahr-2, o teste F da análise de variância (Tabela 13) apontou diferenças entre as proporções apenas para produção de ramos + caules (V_2), porém o teste de Tukey para comparação de médias (Tabela 14) não detectou diferenças entre estas proporções, apesar das médias de V_1 , V_2 , V e PT mostrarem a tendência de Ahr-2 produzir mais biomassa vegetativa que Av-2, indicando que Ahr-2 é mais estrategista -K que Av-2.

Este estudo não mostrou a superioridade dos estandes mistos de *Amaranthus*, quando comparados aos estandes puros. No entanto, os estandes mistos de trigo (RAJESWARA RAO & PRASSAD, 1984) produziram mais grãos que os estandes puros. Para HARPER (1968), a superioridade dos estandes mistos quando comparado aos estandes puros não implica em mutualismo balanceado, mas pode ser explicada em termos da reduzida interferência de um cultivar no outro, o que não deve ter ocorrido no caso dos *Amaranthus*.

A análise da Figura 3, da produção total relativa (PTR) para V_1 , V_2 , R e PT mostra que para os ensaios de substituição envolvendo Ahv-1:Av-1 e Ahv-2:Ahr-2, a PTR em todas as populações utilizadas foram semelhantes (estandes mistos semelhantes aos estandes puros), visto que os desvios do valor 1 foram bem pequenos, indicando que as populações estão demandando recursos semelhantes do ambiente (HARPER, 1977).

Para Ahr-2:Av-2, a resposta foi diferente (Figura 3). Considerando-se todas as características, nas proporções 6:18 e 12:12, parece que as populações estão utilizando recursos diferentes do ambiente, evitando competição (HARPER, 1977). Somente na proporção 18:6 é que elas competem entre si.

Analisando-se o último ensaio, Av-2:Ahr-2, para todas as características, na proporção 18:6, parece existir um antagonismo mútuo entre as espécies, visto que PTR foi inferior a 1. Neste caso, quando consideramos a produção isolada de biomassa reprodutiva (R), ocorreu uma resposta muito diferente das outras características (V_1 , V_2 e PT) na proporção 6:18 que talvez possa ser interpretada como as populações estarem demandando os mesmos recursos para formação de biomassa vegetativa e utilizando estratégias metabólicas diferentes de translocação de nutrientes das estruturas vegetativas para as de reprodução.

Nestes ensaios de competição interespecífica,

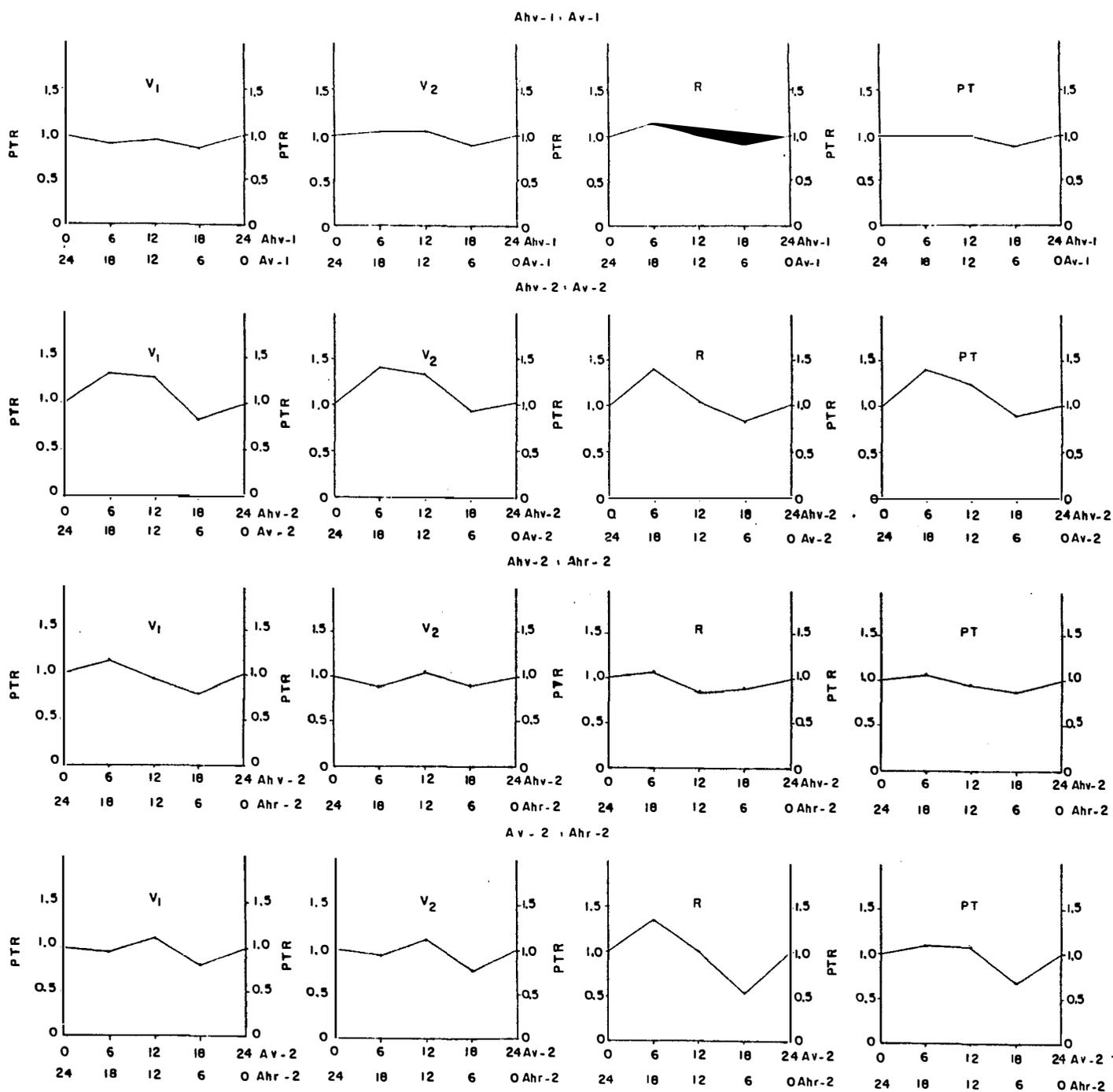


Figura 3 - Produção total relativa (PTR) de folhas (V_1), ramos + caules (V_2), biomassa reprodutiva (R) e produção total (PT) para *Amaranthus*, em quatro ensaios de substituição independentes, em blocos casualizados, com quatro repetições, envolvendo as duas populações do local 1 (Ahv-1:Av-1) e as três populações do local 2 (Ahv-2:Av-2; Ahv-2:Ahr-2; Av-2:Ahr-2).

ã semelhança dos de competição intraespecífica (ambos partindo de densidades de sementes por vaso), as análises de correlação simples entre caracteres mostra que altura de planta (AP) se correlaciona com número de folhas (NF) e estágio de desenvolvimento (ED).

As correlações de AP com produção (R, V e PT) foram baixas e não significativas para Ahr-1:Av-1 e significativas ao redor de 0,5 a 0,7 para os ensaios de substituição envolvendo as populações do local 2.

No geral, as correlações dos índices (IET, IES e IESF) com os dados de produção (R, V₁, V₂, V e PT) não foram altas na maioria dos casos.

É interessante ressaltar que a correlação de nº total de plantas (NTP%) é maior com nº de plantas estabelecidas aos 10 dias (N₁₀%) que com nº de plantas estabelecidas aos 20 dias (N₂₀%), o mesmo acontecendo para nº de plantas, com sementes (NPS%) e nº de plantas com sementes e flores ou somente flores (NPSF), como aconteceu na maior parte dos ensaios de competição intraespecífica, evidenciando que, em competição, as plantas que germinam rápido é que se estabelecem e conseguem chegar até a fase reprodutiva, como já demonstrado por ROSS & HARPER (1972) e HARPER (1977).

4.3. Distribuição fracionária de energia em *Amaranthus*

As análises de variância para altura de planta, em centímetro (AP), número de folhas (NF) transformado em \sqrt{NF} e estágio de desenvolvimento (ED) do ensaio de distribuição fracionária de energia em *Amaranthus*, encontram-se na Tabela 15.

Tabela 15 - Análises de variância para altura de planta (AP), número de folhas transformado (\sqrt{NF}) e estágio de desenvolvimento (ED) para cinco populações de *Amaranthus*, em ensaio de distribuição fracionária de energia.

	GL	Quadrados médios		
		AP	\sqrt{NF}	ED
Época (E)	5	8936,1000	3,3905	11,7730
Repetição (R)	3	66,4000	0,0880	0,0556
População (P)	4	1493,4000**	0,7462**	0,3000 ^{ns}
E x P	20	115,2300**	0,1523**	0,1400 ^{ns}
Resíduo	87	46,4120	0,0240	
CV(%)		18,29	4,16	13,70

Observando-se os resultados apresentados nesta tabela, verifica-se que houve diferenças altamente significativas no teste F para população e para a interação época x população, tanto para altura de planta (AP) como para n.º de folhas transformado (\sqrt{NF}), o que não ocorreu para estágio de desenvolvimento (ED), indicando respostas diferentes das popu-

lações conforme a época analisada.

Através da Tabela 16, que mostra as médias destes caracteres para cada população, pode-se ver que as maiores médias de altura foram obtidas para Ahv-1 e Ahv-2, seguidas de Ahr-2 e Av-1. Av-2 apresentou a menor média e não diferiu estatisticamente pelo teste de Tukey ($\Delta=0,05$) de Av-1.

Tabela 16 - Médias de altura de planta (AP), número de folhas transformado (\sqrt{NF}) e estágio de desenvolvimento para cinco populações de *Amaranthus*, em ensaio de distribuição fracionária de energia.

População	AP	\sqrt{NF}	ED
Av-1	31,96	3,49	2,04
Ahv-1	44,69	3,78	2,17
Ahv-2	46,02	3,78	2,29
Av-2	27,98	3,63	2,04
Ahr-2	35,60	3,96	2,04
<hr/>			
¹ $\Delta_{5\%}$	5,49	0,12	0,12
$\Delta_{1\%}$	6,62	0,15	0,15

¹

$\Delta_{5\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

$\Delta_{1\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

Apesar de maior AP e ED ocorrer em Ahv-1 e Ahv-2, o maior \sqrt{NF} foi encontrado em Ahr-2, que no ápice do ramo principal, antes da formação da inflorescência forma uma roseta de folhas. Quanto às demais populações, a tendência de AP foi a mesma que a de NF, o que explica a alta cor-

relação entre AP e NF ($r=0,77^{**}$). Ainda uma correlação bem alta ($r=0,89^{**}$) foi encontrada para AP e ED.

Na Tabela 17 encontram-se as análises para os dados de produção de matéria seca, em gramas, das diferentes partes da planta (alocação de energia), nos ensaios de distribuição fracionária de energia.

Observa-se que para todas as características de produção, peso seco de folhas (V_1), peso seco de ramos + caules (V_2), peso seco de raízes (V_3), biomassa vegetativa (V'), biomassa reprodutiva (R) e produção total (PT), o teste F mostrou-se significativo tanto para população como na interação época x população, evidenciando uma plasticidade fenotípica alta nas populações analisadas.

No entanto, quando a análise de variância foi feita para os dados expressos em porcentagem da produção total (Tabela 18) observa-se que não houve diferenças entre as populações para V_2 (caules + ramos) e V_3 (raízes). Do mesmo modo, não houve interação significativa ($\Delta=0,05$) entre época x população para V_1 , V_2 e V_3 .

O efeito destas observações podem ser vistos na Tabela 19, de médias de alocação de energia para as diversas partes da planta, ou seja, produção de matéria seca, em gramas e em porcentagem.

Tabela 17 - Análises de variância para peso seco de folhas (V₁), peso seco de ramos + caules (V₂), peso seco de raízes (V₃), biomassa vegetativa (V' = V₁ + V₂ + V₃) biomassa reprodutiva (R) e produção total (PT = V' + R), expressos em gramas, para cinco populações de *Amaranthus*, em ensaio de distribuição fracionária de energia.

Fonte	GL	Quadrados médios					
		V ₁	V ₂	V ₃	V'	R	PT
Época (E)	5	0,1456	0,073	0,1645	3,0805	1,6043	8,3758
Repetição (R)	3	0,0132	0,0283	0,0118	0,1372	0,0214	0,2310
Populações (P)	4	0,1643**	0,2632**	0,1944**	1,7212**	0,1286**	2,5772**
E x P	20	0,0205**	0,0231*	0,0187**	0,1254*	0,0389**	0,1800*
Resíduo	87	0,0082	0,0136	0,0079	0,0647	0,0085	0,0987
CV (%)		28,30	32,39	32,92	26,50	41,90	26,62

Tabela 18 - Análises de variância para peso seco de folhas (V₁), peso seco de ramos + caules (V₂), peso seco de raízes (V₃), biomassa vegetativa (V' = V₁ + V₂ + V₃) e biomassa reprodutiva (R), expressos em porcentagem da produção total (PT), para cinco populações de *Amatula thus*, em ensaio de distribuição fracionária de energia.

Fonte	GL	Quadrados médios				
		% V ₁	% V ₂	% V ₃	% V'	% R
Época (E)	5	3580,1000	1035,5000	701,3900	3521,3000	3521,3000
Repetição (R)	3	62,7800	10,8830	82,2260	27,5680	27,5680
População (P)	4	412,9400**	55,6610 ^{ns}	113,4200 ^{ns}	162,2000**	162,2000**
E x P	20	46,4290 ^{ns}	28,5410 ^{ns}	61,1560 ^{ns}	40,8910**	40,8910**
Resíduo	87	46,6600	23,0970	49,5160	12,9730	12,9730
CV (%)		19,89	17,07	28,15	4,12	28,79

Tabela 19 - Alocação média de energia, em gramas e em porcentagem, para folhas (V₁), ramos + caules (V₂), raízes (V₃), biomassa vegetativa (V' = V₁ + V₂ + V₃), biomassa reprodutiva (R) e produção total (PT = V' + R), para cinco populações de *Amaranthus*, em ensaio de distribuição fracionária de energia.

População	V ₁	V ₂	V ₃	V'	R	PT
Av-1	0,25	0,26	0,17	0,68	0,17	0,85
Ahv-1	0,37	0,43	0,32	1,13	0,28	1,41
Ahv-2	0,34	0,47	0,31	1,13	0,31	1,44
Av-2	0,24	0,24	0,19	0,62	0,14	0,80
Ahv-2	0,43	0,41	0,37	1,21	0,21	1,42
¹ Δ _{5%}	0,07	0,09	0,07	0,20	0,07	0,25
Δ _{1%}	0,09	0,11	0,09	0,25	0,09	0,30
				gramas		
Av-1	38,28	28,39	21,39	88,05	11,95	-
Ahv-1	30,81	28,60	25,79	85,20	14,80	-
Ahv-2	29,08	30,26	25,34	84,68	15,32	-
Av-2	35,90	27,32	25,26	88,49	11,51	-
Ahv-2	37,62	26,18	27,24	91,04	8,96	-
				porcentagem		
¹ Δ _{5%}	5,51	3,87	5,67	2,90	2,90	
Δ _{1%}	6,63	4,67	6,83	3,49	3,50	

¹ Δ_{5%} = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

Δ_{1%} = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

A análise da Tabela 19 mostra que, de um modo geral, para todas as características (V_1 , V_2 , V' , R e PT), expressos em gramas, as populações Av-1 e Av-2 produziram significativamente ($\Delta=0,05$) menos que as populações Ahv-1, Ahv-2 e Ahr-2.

Para todas as populações observadas, as melhores produtoras de biomassa, em gramas, para estruturas vegetativas (V_1 , V_2 , V_3 e V') também foram as melhores produtoras de biomassa reprodutiva (R) (Tabela 19), indicando que as plantas que possuem mais estruturas vegetativas e portanto folhas, fotossintetizam mais, acumulam mais reservas e portanto vão produzir maior quantidade de sementes.

Quando os dados de produção são analisados em termos de porcentagem da produção total (esforço reprodutivo e esforço vegetativo), como mostrado na Tabela 19, observa-se que, de um modo geral, as populações melhores produtoras de biomassa reprodutiva (R) são as que, na época da colheita, estavam com menor quantidade de folhas (V_1) e vice-versa, uma vez que para ramos + caules (V_2) e raízes (V_3) as diferenças entre as populações analisadas foram bem menos evidentes que para folhas (V_1); para ramos + caules (V_2), apenas Ahv-2 foi superior à menor média e para raízes (V_3), Ahr-2 foi superior à menor média ($\Delta=0,05$). Isto confirma que, as plantas que produziram maior quantidade de biomassa reprodutiva, produziram maior quantidade de folhas, fotossintetizaram mais e acumularam maior quantidade de nutrientes que foram translocados

das folhas para as estruturas de reprodução.

Como no caso dos ensaios de competição intraespecífica (Figura 2), aqui (Tabela 19) o Ahr-2 produziu menos biomassa reprodutiva que as demais espécies, sendo portanto uma espécie (ou biotipo) mais estrategista -K. A mesma tendência dos ensaios de competição (Figura 1) ocorreu nos ensaios de distribuição fracionária de energia (Tabela 19) para as espécies do local 1, Ahv-1 e Av-1; Ahv-1 mostrou-se mais estrategista -r que Av-1 quando os ensaios partiram de plântulas. No entanto, quando os ensaios se iniciaram com sementes (populações do local 2), Ahv-2 e Av-2 produziram praticamente a mesma quantidade de biomassa reprodutiva (Figura 2), o que não aconteceu nos ensaios de distribuição fracionária de energia (Tabela 19) onde Ahv-2 produziu maior quantidade de biomassa reprodutiva que Av-2.

De fato, a observação da Figura 4, que relaciona a porcentagem de alocação de energia para as diferentes partes da planta com as épocas de colheita, para as cinco populações de *Amaranthus*, confirma estas observações.

Estas diferenças em alocação de energia para estruturas reprodutivas e vegetativas entre diversas espécies também foram observadas em *Stylosanthes*. REIS (1984) observou que, *S. humilis*, espécie de ciclo de vida mais curto, comportou-se como estrategista -r, ou seja, alocou grande parte dos seus recursos para estruturas reprodutivas quando comparada às es-

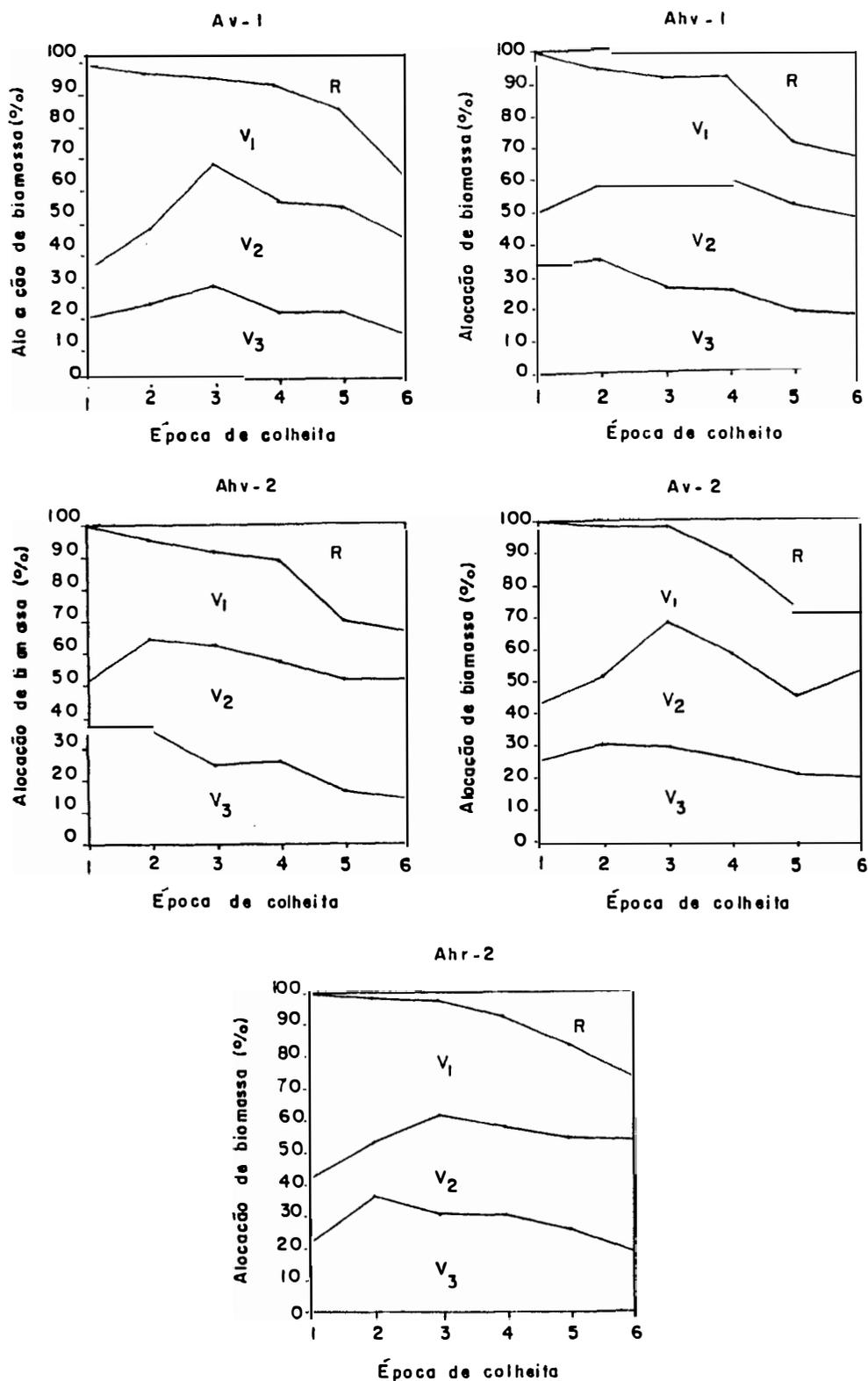


Figura 4 - Porcentagem de alocação de biomassa para folhas (V₁), ramos + caules (V₂), raízes (V₃) e inflorescências + sementes (R), para cinco populações de *Amaranthus* (Ahv-1, Av-1, Ahv-2, Av-2 e Ahr-2), em seis épocas de colheita do ensaio de distribuição fracionária de energia.

pêcies *S. guianensis*, *S. viscosa*, *S. hamata* e *S. scabra*, estrategistas -K, que alocaram maior fração de seus recursos energéticos para estruturas não reprodutivas. Para *S. angustifolia*, espécie de ciclo curto, VIEIRA (1987) observou grande produção de biomassa para estruturas reprodutivas, cerca de 41%.

Em *Amaranthus*, VARGAS (1985) observou que a espécie *A. spinosus*, a mais tardia quando comparada com *A. viridis* (a mais precoce) e com *A. hybridus* e *A. retroflexus* (intermediárias), apresentou valores mais baixos de esforço reprodutivo.

Os resultados obtidos neste trabalho e os encontrados por REIS (1984), VARGAS (1985) e VIEIRA (1987) confirmam o conceito de seleção -r e -K. Eles são de grande importância na compreensão da dinâmica populacional das espécies invasoras (estrategistas -r) que competem com as culturas com sucesso muito grande, pelo fato de terem um ciclo de vida muito curto, uma plasticidade fenotípica para produzir sementes numa amplitude bastante grande de ambientes e ainda produzirem grande quantidade de estruturas reprodutivas. Nas espécies pioneiras esta característica é muito importante, garantindo o seu sucesso de estabelecimento em áreas livres de competição.

Em todas as populações (Figura 4), quando as plantas começam a entrar em fase reprodutiva, diminuiu a alo-

cação de energia para as folhas, ou melhor, há uma translocação de energia das folhas para as estruturas reprodutivas. A quantidade de transferência de energia para estruturas reprodutivas variou conforme a população analisada, sendo que a Av-2 e Ahr-2 foram as mais lentas.

Ainda, existiu uma tendência de diminuição mais drástica da alocação de energia para folhas quando as plantas estão em fase de desenvolvimento da inflorescência e crescimento dos frutos (populações Av-1 e Ahr-2). Quando praticamente todas as sementes já estão maduras (populações Ahv-1, Ahv-2 e Av-2) a biomassa para folhas não diminui tanto e sim permanece mais ou menos constante.

Pela observação da Figura 4, através da porcentagem de alocação de energia para estruturas reprodutivas, pode-se observar que as populações mais tardias foram *A. viridis* (Av-2) e *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr-2). No entanto, para VARGAS (1985), *A. viridis* foi a mais precoce.

O fato das populações mais tardias como Ahr-2 terem produzido menor quantidade de sementes, também foi observado por HAUPTLI & JAIN (1983) em *Amaranthus*.

Este ensaio de distribuição fracionária de energia, instalado em 30/03/88, em São Paulo, devido à alta umidade relativa na casa de vegetação (UR ar \approx 80%), aliada principalmente à diminuição do fotoperíodo e temperatura, quando compa-

rado aos ensaios de competição intra e interespecífica realizados em Piracicaba e instalados 21 dias antes, em 09/03/88, em casa de vegetação, em altas densidades de semeadura, com irrigação de no máximo duas vezes ao dia nos dias mais quentes, durou praticamente o dobro do período (115 dias vs. \pm 60 dias) e as plantas não amareleceram e nem perderam as folhas mais velhas como no caso dos ensaios de competição.

Apesar das condições ambientais dos dois tipos de ensaios terem sido muito diferentes, talvez a resposta aqui obtida possa ser considerada semelhante à de ANTONOVICS & LEVIN (1980), onde o aumento da densidade foi acompanhado de uma aceleração da fase de desenvolvimento.

4.4. Germinação de sementes em *Amaranthus*

As análises de variância do ensaio de germinação para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB) e porcentagem de germinação transformada em $\text{arc sen } \sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT), encontram-se na Tabela 20 e as médias de populações para estas características e para porcentagem de germinação, na Tabela 21.

Observa-se que para as três características analisadas, a análise de variância mostrou diferenças significativas pelo teste F (PIMENTEL GOMES, 1981) para populações, regimes de luz e pré-tratamentos (Tabela 20).

Tabela 20 - Análise de variância de ensaio de germinação envolvendo oito populações de *Amaranthus*, três pré-tratamentos de sementes, dois regimes de luz e três temperaturas, para índice de velocidade e emergência (IVE), índice de brotamento (IB) e porcentagem de germinação transformada em arc sen $\sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT).

Fonte	GL	Quadrados médios		
		IVE	IB	GT
Temperatura (T)	2	352,4700	108,4400	0,3417
Repetição (R)	1	10,8300	5,2488	0,0055
População (P)	7	918,7900**	369,9800**	1,2840**
Luz (L)	1	3677,1000**	1804,0000**	7,6979**
P x L	7	95,8270**	96,6690**	0,5707**
P x T	14	52,7050**	21,1350**	0,1123**
L x T	2	369,5700**	143,6300**	0,6456**
P x L x T	14	36,4300**	10,4500**	0,0344*
Erro (a)	47	6,6884	3,3145	0,0157
Pré- tratamento(E)	2	6,7284*	10,2950**	0,0574**
T x E	4	12,3740**	5,7560**	0,0130 ^{ns}
P x E	14	8,6340**	3,9157**	0,0176**
L x E	2	11,6800**	4,0089 ^{ns}	0,0099 ^{ns}
P x L x E	14	2,7433 ^{ns}	1,2455 ^{ns}	0,0063 ^{ns}
P x T x E	28	4,9677**	1,7990 ^{ns}	0,0070 ^{ns}
L x T x E	4	2,6874 ^{ns}	3,0950 ^{ns}	0,0235**
P x L x T x E	28	2,6733 ^{ns}	1,2644 ^{ns}	0,0057 ^{ns}
Erro (b)	96	1,8871	1,2968	0,0062
CV (%) - Erro (a):		28,54	23,83	17,40
CV (%) - Erro (b):		15,16	14,90	10,94

Tabela 21 - Médias das oito populações de *Amaranthus* em ensaio de germinação envolvendo três pré-tratamentos, dois regimes de luz e três temperaturas, para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB), porcentagem de germinação transformada em $\text{arc sen } \sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT) e porcentagem de germinação (G).

População	IVE	IB	GT	G
Av-1	4,10	4,65	0,56	31,56
Ahv-1	19,98	14,43	1,11	79,28
Ahv-2	10,96	8,72	0,79	50,33
Av-2	5,00	5,00	0,52	31,00
Ahr-2	10,21	8,88	0,79	50,28
Ahv-3	6,80	5,95	0,63	35,61
Ahv-4	6,18	5,56	0,60	33,00
Ahv-5	9,28	7,89	0,74	45,28
¹ $\Delta 5\%$	1,94	1,36	0,09	
$\Delta 1\%$	2,30	1,62	0,11	

¹

$\Delta 5\%$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

$\Delta 1\%$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

A análise da Tabela 21, das médias das populações para IVE, IB, GT e G, mostra que houve uma variação bastante grande entre as populações de *A. hybridus* - tipo verde (Ahv-1, Ahv-2, Ahv-3, Ahv-4 e Ahv-5), sendo que o biotipo Ahv-1 foi o que mostrou os maiores valores ($\Delta=0,05$), seguidos do Ahv-2 e Ahv-5, que mostraram valores semelhantes ao do biotipo *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr-2). Quanto às populações de *A. viridis* (Av-1 e Av-2) elas apresentaram um comportamento semelhante

e tiveram os menores valores e não diferiram ($\Delta=0,05$) de Ahv-3 e Ahv-4.

Convém ressaltar que esta dormência diferencial entre as populações de *A. hybridus* - tipo verde não reflete ou pelo menos, não reflete totalmente o tempo de armazenamento das sementes antes do ensaio de germinação (Tabela 1) pois a população Ahv-1 que apresentou os maiores valores de IVE, IB e GT (Tabela 21) foi colhida depois das populações Ahv-3, Ahv-4 e Ahv-5 (Ahv-3 e Ahv-4 apresentaram os menores valores para a espécie).

Talvez as condições climáticas a que a planta mãe foi submetida na época de formação e maturação das sementes seja a causa mais importante da dormência. Tal fato foi comprovado em *Avena fatua*, por SAWHNEY & NAYLOR (1979), onde as temperaturas altas durante a maturação das sementes de algumas populações reduziu grandemente a duração da dormência primária. E, em *Bromus diandrus*, GILL & BLACKLOW (1985) verificaram que a duração da dormência de sementes duras foi correlacionada positivamente com a duração dos períodos livres de chuva.

Comparando-se, na Tabela 21, as populações do mesmo local de coleta, ou seja, de mesmo número (Av-1 e Ahv-1; Ahv-2, Av-2 e Ahr-2) observa-se que o Ahv-1 é superior (germina melhor) ao Av-1, o mesmo acontecendo com Ahv-2 e Av-2. Nes

te último local (local 2) o Ahv-2 foi semelhante ao Ahr-2.

Estes resultados parecem estar relacionados às respostas obtidas nos ensaios de competição interespecífica, onde, de um modo geral, *A. hybridus* - tipo verde teve desempenho superior ao *A. hybridus* - tipo roxo, que por sua vez também teve desempenho superior ao *A. viridis*, para diversas das características analisadas, apesar de em algumas delas, as diferenças entre as populações não terem sido tão evidentes.

Esta melhor germinação obtida no *A. hybridus* - tipo verde e *A. hybridus* - tipo roxo deve ter influenciado bastante nas respostas dos ensaios de competição interespecífica como já foi dito. E ainda, deve ter grande importância no estabelecimento das populações no campo. De fato, no período de coleta de sementes para início dos trabalhos (janeiro a dezembro de 1987) foram observadas muitas populações com uma única espécie, ou seja, com *A. hybridus* - tipo verde e nenhuma com apenas *A. hybridus* - tipo roxo ou *A. viridis*. Outro fato interessante é que no local 2, onde as três populações ocorriam associadas (Ahv-2, Av-2 e Ahr-2), no próximo ciclo, no campo, só ocorreram os biotipos Ahv-2 e Ahr-2, que estavam em fase reprodutiva em junho-julho. Em agosto, ocorreu a germinação de apenas alguns poucos indivíduos do biotipo Ahv-2.

Este fato está de acordo com as respostas dos ensaios de competição interespecífica e também com os de ger-

minação: o genótipo mais bem sucedido em competição é o que germina mais prontamente e o que domina na maior parte das épocas, no campo.

A Tabela 22 apresenta as médias dos regimes de luz e a Tabela 23, a dos pré-tratamentos utilizados no ensaio de germinação, para as características observadas.

Tabela 22 - Médias de regimes de luz (L: fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro; E: escuro por 24 horas), em ensaio de germinação de *Amaranthus*, para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB), porcentagem de germinação transformada em $\arcsin \sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT) e porcentagem de germinação (G).

Regimes de luz	IVE	IB	GT	G
E	5,49	5,13	5,53	30,71
L	12,64	10,14	8,80	58,37
¹ $\Delta 5\%$	0,61	0,43	0,03	
$\Delta 1\%$	0,81	0,57	0,04	

¹ $\Delta 5\%$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.
 $\Delta 1\%$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

Analisando-se a Tabela 22 observa-se que os regimes de luz L (12 horas de luz e 12 horas de escuro) quando comparado ao E (escuro por 24 horas) foi altamente superior ($\Delta=0,01$), concordando com as observações de FROST & CAVERS (1975) e BASKIN & BASKIN (1977) em *Amaranthus retroflexus*. No entanto, BIALOSKORKSKI & MARTINS (1981) encontraram melhores condições para germinação na ausência de luz quando comparado à luz contínua (por 24 horas).

Tabela 23 - Médias dos pré-tratamentos (T: testemunha sem nenhum pré-tratamento; F: tratamento a frio; Q: tratamento a quente), em ensaio de germinação de *Amaranthus*, para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB), porcentagem de germinação transformada em $\text{arc sen} \sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT) e porcentagem de germinação (G).

Pré-tratamentos	IVE	IB	GT	G
T	8,95	7,49	0,70	43,56
F	8,87	7,41	0,70	43,21
Q	9,37	8,01	0,74	46,85
¹ Δ 5%	0,47	0,39	0,03	
¹ Δ 1%	0,59	0,49	0,03	

¹ Δ 5% = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.
¹ Δ 1% = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

Considerando-se os pré-tratamentos utilizados (Tabela 23) o choque térmico à 55°C (quente) foi o mais eficiente, provocando os maiores índices de brotamento (IB) e germinação (GT).

Apesar de não se poder aplicar nenhum teste de hipótese para se medir o efeito de temperaturas (Tabela 20), pois não se utilizou repetição para este fator, a Tabela 24, que apresenta as médias de temperatura para IVE, IB, GT e G, parece indicar que as temperaturas mais altas (30 e 35°C) são melhores para a germinação dos amarantos.

Esta tendência pode ser confirmada nos trabalhos de Mc WILLIAMS *et alii* (1968) onde todas as populações

Tabela 24 - Médias de temperatura (25, 30 e 25°C) em ensaio de germinação de *Amaranthus*, para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB), porcentagem de germinação transformada em $\text{arc sen} \sqrt{\% \text{ germinação} / 100}$ (GT) e porcentagem de germinação (G).

Temperatura	IVE	IB	GT	G
25°	6,85	6,48	0,65	37,37
30°	10,19	8,56	0,76	48,02
35°	10,15	7,87	0,75	48,23

de *A. retroflexus* estudadas apresentaram melhor germinação à 35°C quando comparada às temperaturas inferiores. Porém, BIALOSKORSKI & MARTINS (1981) encontraram melhor germinação à 25°C.

Estes resultados aqui obtidos indicam que as sementes que ficam expostas ao sol (luz intermitente e calor) são as que germinam mais prontamente no solo. As sementes enterradas, que permanecem no escuro, germinam bem menos que as expostas à luz intermitente na superfície do solo. Talvez esta alternância de luz e escuro é que seja a responsável pela quebra de dormência.

Analisando-se novamente a Tabela 20, das análises de variância para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB) e germinação transformada (GT), observa-se que as interações entre população x luz, po-

pulação x temperatura, população x pré-tratamento e população x luz x temperatura foram significativas, indicando diferença de comportamento das populações considerando-se os níveis do outro fator considerado (luz, temperatura ou pré-tratamento).

O comportamento das populações sob três temperaturas de germinação (interação população x temperatura) pode ser observado na Tabela 25.

Conforme a característica analisada, as conclusões podem sofrer algumas alterações, porém, de modo geral, a melhor germinação para *A. viridis* (Av-1 e Av-2) ocorreu na temperatura intermediária de 30°C. *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr-2) comportou-se de maneira semelhante nas três temperaturas, apenas foi inferior à 25°C para índice de velocidade de emergência (IVE). Por outro lado, *A. hybridus* - tipo verde comportou-se um pouco diferentemente conforme a população analisada. O Ahv-1, que venceu em competição de Av-1, comportou-se de maneira semelhante em todas as temperaturas, exceto pelo fato de ter sido superior à 35°C para índice de velocidade de emergência (IVE). O Ahv-2 foi superior à 35°C e para índice de brotamento (IB), a temperatura de 35°C não diferiu estatisticamente ($\Delta=0,05$) da de 30°C. O Ahv-3 e Ahv-4 tiveram comportamento semelhante nas três temperaturas, para as três características. O Ahv-5 foi superior à 35°C e para IVE, a temperatura de 35°C não diferiu da de 30°C. Desta forma, de modo geral, pode-

Tabela 25 - Comportamento de oito populações de *Amaranthus*, em ensaio de germinação, sob três temperaturas (25, 30 e 35°C), para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB) e porcentagem de germinação transformada em arc sen $\sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT).

Populações	IVE			IB			GT		
	25°	30°	35°	25°	30°	35°	25°	30°	35°
Av-1	3,09	6,86	2,36	4,03	6,97	2,96	0,53	0,69	0,44
Ahv-1	17,16	19,40	23,38	14,13	14,70	14,44	1,07	1,12	1,14
Ahv-2	7,36	10,11	15,39	6,89	8,54	10,74	0,69	0,75	0,92
Av-2	3,96	8,27	2,77	4,52	7,33	3,14	0,54	0,63	0,37
Ahv-2	7,03	11,92	11,40	7,32	10,11	9,22	0,70	0,87	0,81
Ahv-3	4,98	7,88	7,53	4,70	6,69	6,45	0,54	0,65	0,71
Ahv-4	5,07	6,98	6,48	4,69	5,89	6,19	0,53	0,60	0,68
Ahv-5	5,87	10,12	11,86	5,53	8,26	9,89	0,59	0,73	0,89
$\Delta_{5\%}$		4,08			2,87		0,20		
$\Delta_{1\%}$		4,69			3,30		0,23		

$\Delta_{5\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

$\Delta_{1\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

se considerar que, as temperaturas mais elevadas são as melhores para germinação de *A. hybridus* - tipo verde.

A Tabela 26 apresenta o comportamento das oito populações de *Amaranthus*, sob dois regimes de luz (interação população x luz) na germinação das sementes.

Analisando-se a Tabela 26 observa-se o efeito da luz sobre as populações. De modo geral, todas as populações germinaram melhor em fotoperíodo de 12 horas quando comparado ao escuro total ($\Delta=0,05$). No entanto, para índice de brotamento (IB) e germinação transformada (GT), Ahv-1 e Ahv-3 tiveram comportamento semelhante nos dois regimes de luz.

É interessante observar que Ahv-1, a população que venceu em competição de Av-1, é a que melhor germina em uma amplitude maior de temperaturas e regimes de luz, ou seja, em diversas condições ambientais, o que não ocorre para Av-1.

Isto está relacionado com o sucesso de estabelecimento das populações no campo, pois populações como o Ahv-1, tem maior capacidade de germinar e se estabelecer no campo, apesar das mudanças de condições ambientais que possam ocorrer; ela possui uma plasticidade fenotípica suficiente para permitir sua germinação e estabelecimento em diversas condições ambientais.

Tabela 26 - Comportamento de oito populações de *Amaranthus*, em ensaio de germinação, sob dois regimes de luz (L:fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro; E: escuro por 24 horas) para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB) e porcentagem de germinação transformada em $\text{arc sen } \sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT).

Populações	IVE		IB		GT	
	E	L	E	L	E	L
Av-1	1,37	6,84	1,65	7,65	0,31	0,80
Ahv-1	16,41	23,55	13,66	15,20	1,07	1,14
Ahv-2	6,05	15,86	6,20	11,24	0,67	0,90
Av-2	1,18	8,82	1,11	8,88	0,18	0,85
Ahv-2	3,72	16,69	3,34	14,42	0,45	1,13
Ahv-3	5,39	8,02	5,25	6,64	0,59	0,68
Ahv-4	4,30	8,06	4,07	7,06	0,51	0,69
Ahv-5	5,50	13,06	5,78	10,01	0,63	0,84
$\Delta_{5\%}$	3,12		2,20			0,15
$\Delta_{1\%}$	3,62		2,55			0,17

$\Delta_{5\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

$\Delta_{1\%}$ = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

Os efeitos das condições de pré-tratamento das sementes na germinação das populações de *Amaranthus* (interação população x pré-tratamento) podem ser verificados na Tabela 27.

Praticamente não houve efeito do pré-tratamento de sementes na germinação (Tabela 27), apenas no Ahr-2, para as três características analisadas, o choque térmico à 55°C (Q) foi benéfico ($\Delta=0,05$).

A análise da interação tripla, população x temperatura x luz pode ser vista diretamente nas Figuras 5 a 7 para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB) e germinação transformada (GT), respectivamente.

Para índice de velocidade de emergência (IVE) (Figura 5), Av-1 e Av-2 foram superiores na presença de fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro quando comparado ao escuro total por 24 horas, na temperatura de 30°C, enquanto que isto não ocorreu nas demais temperaturas. Esta superioridade também ocorreu à 35°C para Ahv-1 e Ahv-4 e à 30 e 35°C para Ahv-2. Todas as demais situações das populações, tiveram o mesmo comportamento nos dois regimes de luz, nas três temperaturas.

A análise da Figura 6, da interação população x temperatura x luz para índice de brotamento (IB), mostra que para Av-1, Av-2, Ahv-2 e Ahv-5 não houve diferenças nos

Tabela 27 - Comportamento de oito populações de *Amaranthus*, em ensaio de germinação, sob três condições de pré-tratamento de sementes (T:testemunha; F:tratamento a frio; Q:tratamento a quente), para índice de velocidade de emergência (IVE), índice de brotamento (IB) e porcentagem de germinação transformada em arc sen $\sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT).

	IVE			IB			GT		
	T	F	Q	T	F	Q	T	F	Q
Av-1	3,83	4,21	4,27	4,44	4,61	4,90	0,53	0,56	0,57
Ahv-1	20,70	20,64	18,59	14,96	14,64	14,64	1,15	1,11	1,06
Ahv-2	10,05	10,71	12,11	8,44	8,13	9,60	0,78	0,75	0,84
Av-2	4,80	4,62	5,57	4,63	4,86	5,50	0,48	0,51	0,56
Ahv-2	9,42	9,40	11,80	8,12	8,46	10,07	0,74	0,76	0,88
Ahv-3	6,81	7,00	6,58	5,84	6,02	5,97	0,63	0,64	0,64
Ahv-4	6,71	5,87	5,96	5,88	5,24	5,57	0,62	0,58	0,62
Ahv-5	9,29	8,51	10,04	7,58	7,30	8,80	0,71	0,70	0,80
¹ Δ5%		2,11			1,75			0,12	
Δ1%		2,40			1,99			0,14	

¹ Δ5% = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de probabilidade.

Δ% = diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 1% de probabilidade.

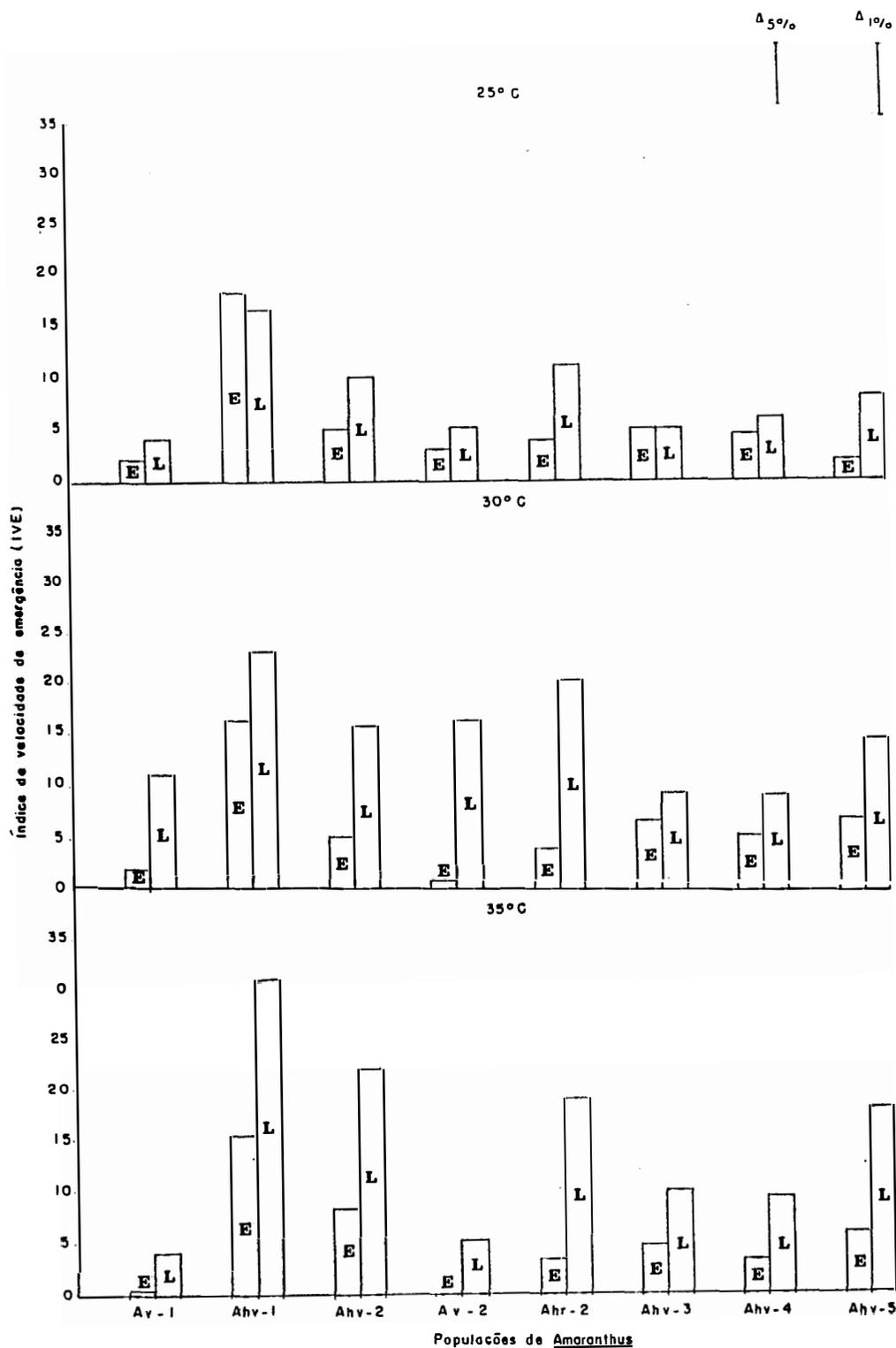


Figura 5 - Comportamento de oito populações de *Amaranthus*, submetidas a três temperaturas (25, 30 e 35°C) e dois regimes de luz (L: fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro; E: escuro por 24 horas), em ensaio de germinação, para índice de velocidade de emergência (IVE).

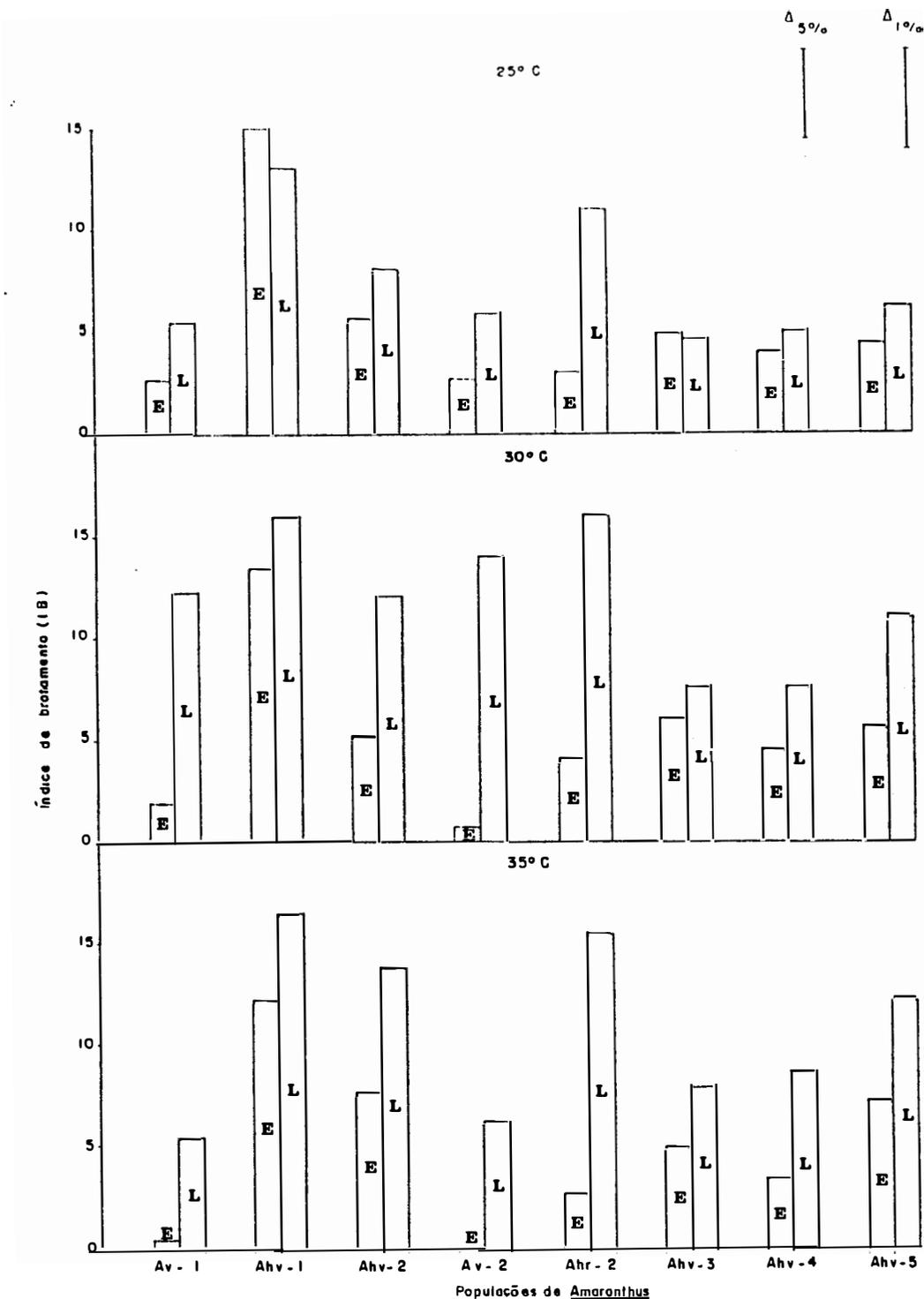


Figura 6 - Comportamento de oito populações de *Amaranthus*, submetidas a três temperaturas (25, 30 e 35°C) e dois regimes de luz (L: fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro; E: escuro por 24 horas), em ensaio de germinação, para índice de brotamento (IB).

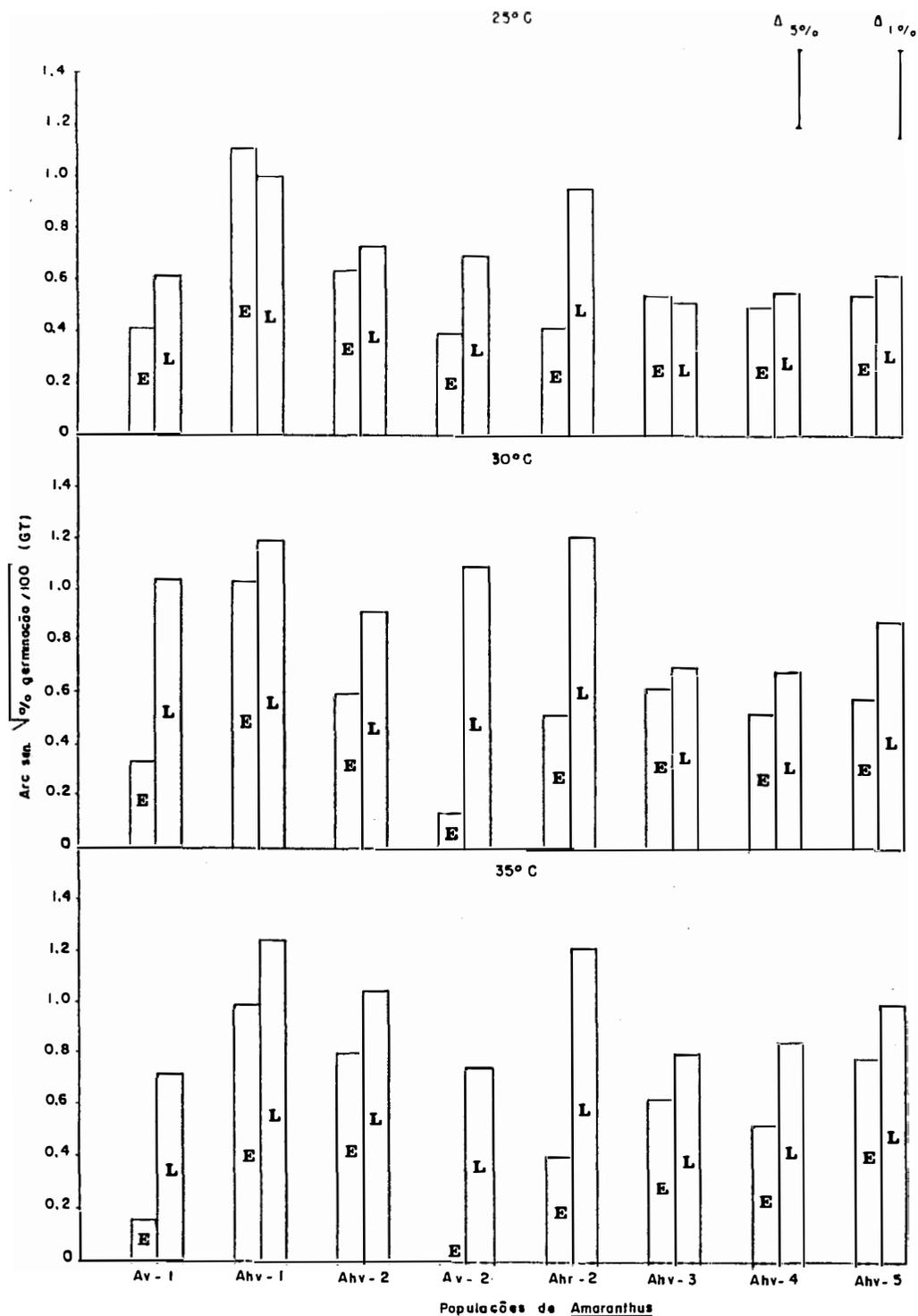


Figura 7 - Comportamento de oito populações de *Amaranthus*, submetidas a três temperaturas (25, 30 e 35°C) e dois regimes de luz (L: fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro; E: escuro por 24 horas), em ensaio de germinação para porcentagem de germinação transformada em arc sen $\sqrt{\% \text{ germinação} / 100}$ (GT).

regimes de luz, à 25°C, o que não ocorreu nas demais temperaturas, onde o fotoperíodo de 12 horas foi superior ao escuro total. Para a população Ahv-4, as diferenças nos regimes de luz só foram observadas à 35°C. Nos demais casos, não houve diferenças entre os tratamentos.

Na interação tripla população x temperatura x luz, para germinação transformada (GT) (Figura 7), algumas espécies alteraram seu comportamento de acordo com a temperatura e regime de luz considerados. A população Av-1, à 25°C, teve comportamento semelhante nos dois regimes de luz, o que não ocorreu nas demais temperaturas, onde o fotoperíodo de 12 horas sempre foi melhor. E, Ahv-2, foi superior à 30°C, na presença de luz, o que não aconteceu nas demais temperaturas.

Todas estas diferenças na germinação medidas através de IVE, IB e GT, nos efeitos simples de cada fator (população, temperatura, luz e pré-tratamento) e nas interações entre fatores são importantes no estabelecimento das populações no campo, pois, uma simples alteração da temperatura pode modificar a germinação preferencial de um determinado genótipo ou população, em detrimento do outro. Por outro lado, o sombreamento das sementes na superfície do solo ou o seu enterramento pode prejudicar muito a germinação de um genótipo e não afetar o outro, estabelecendo novamente a dominância de um deles.

O comportamento das espécies de *Amaranthus*, com referência à sua germinação e conseqüente estabelecimento, não pode ser previsto pois depende de muitos fatores que variam grandemente de ano para ano.

De fato, as populações do local 2 (Ahv-2, Av-2 e Ahr-2) se alteraram de época para época. Nas coletas de dezembro de 1987, haviam as três populações, e cerca de cinco meses após, não existia no local a população Av-2. Uma das prováveis explicações para este fato talvez possa ter relação com a época de germinação das sementes (janeiro a março) onde a temperatura durante o dia atingiu valores bem altos (superiores à 30°C, que foi a melhor temperatura para germinação desta espécie - Tabela 25), o que poderia ter prejudicado a sua germinação.

Quanto ao número de sementes mortas no final do ensaio, foi baixíssimo na maior parte dos tratamentos. Não houve sementes mortas em nenhum dos tratamentos para Ahv-2, Av-2, Ahr-2 e Ahv-5. Para Av-1 ocorreu de 1 a 3% de sementes mortas nas temperaturas de 25 e 30°C. As maiores porcentagens de sementes mortas ocorreram para Ahv-3 e Ahv-4, à 25°C (cerca de 10 a 16%), nos tratamentos no escuro; tanto à 25°C ou 30°C, no fotoperíodo de 12 horas de luz, o máximo de sementes mortas esteve ao redor de 5%. É interessante observar que, à 35°C não ocorreram sementes mortas, mesmo para estas espécies; e, sempre nos tratamentos onde houve mortes de sementes, a maior quantidade foi nos tratamentos no escuro.

Como foi visto, os resultados obtidos para as características analisadas (IVE, IB, GT e G) foram muito semelhantes. Isto pode ser explicado pela alta correlação (Tabela 28) observada entre todas as características.

Tabela 28 - Correlações simples entre porcentagem de germinação (G), porcentagem de germinação transformada em $\text{arc sen } \sqrt{\% \text{ germinação}/100}$ (GT), índice de brotamento (IB) e índice de velocidade de emergência (IVE).

	G	GT	IB
GT	0,99**	-	-
IB	0,98**	0,97**	-
IVE	0,91**	0,89**	0,95**

4.5. Caracterização isoenzimática em *Amaranthus*

Os padrões de migração relativa (R_m) para as enzimas esterase (E_1 , E_2 , E_3 e E_4) e peroxidase (P_1 , P_2 , P_3 , P_4 , P_5 , P_6 , P_7 , P_8 e P_9), para *Amaranthus hybridus* - tipo verde, *A. viridis* e *A. hybridus* - tipo roxo podem ser vistos nas Figuras 8 e 9, respectivamente.

A Tabela 29 mostra a frequência (em porcentagem) de ocorrência dos padrões de migração relativa entre os indivíduos de todas as populações utilizadas, para a enzima esterase. A Tabela 30 apresenta esta mesma frequência para a enzima peroxidase.

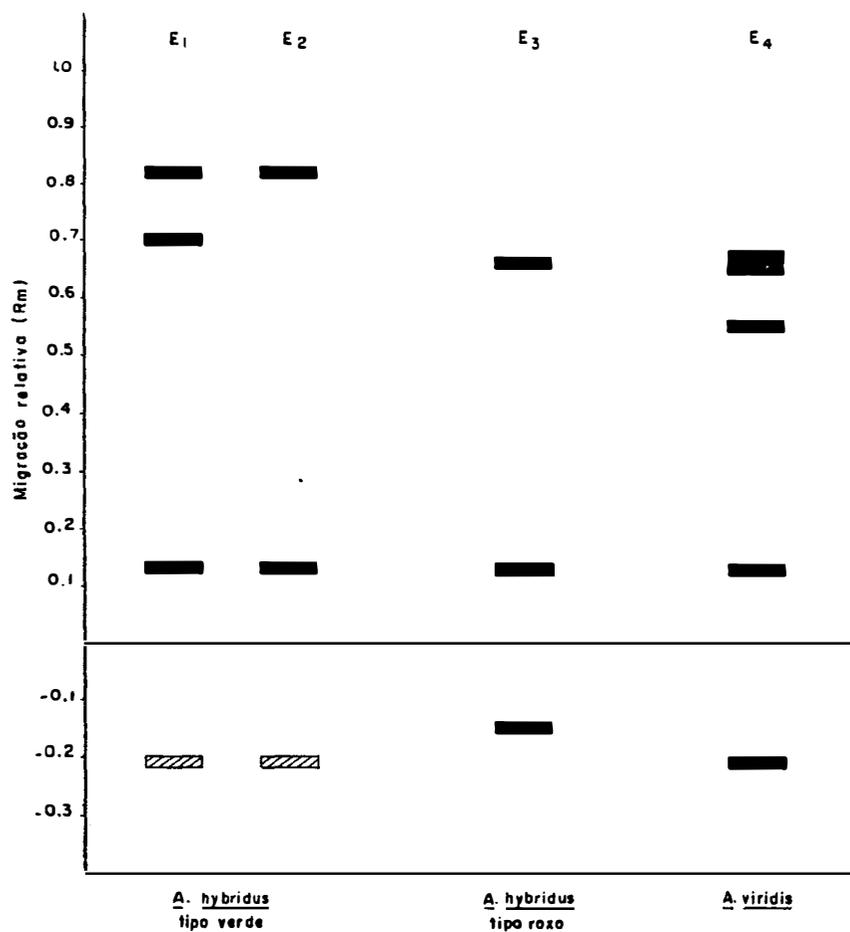


Figura 8 - Padrões de migração relativa (Rm) para a enzima esterase (E₁, E₂, E₃ e E₄) para *A. hybridus* - tipo verde, *A. hybridus* - tipo roxo e *A. viridis*.

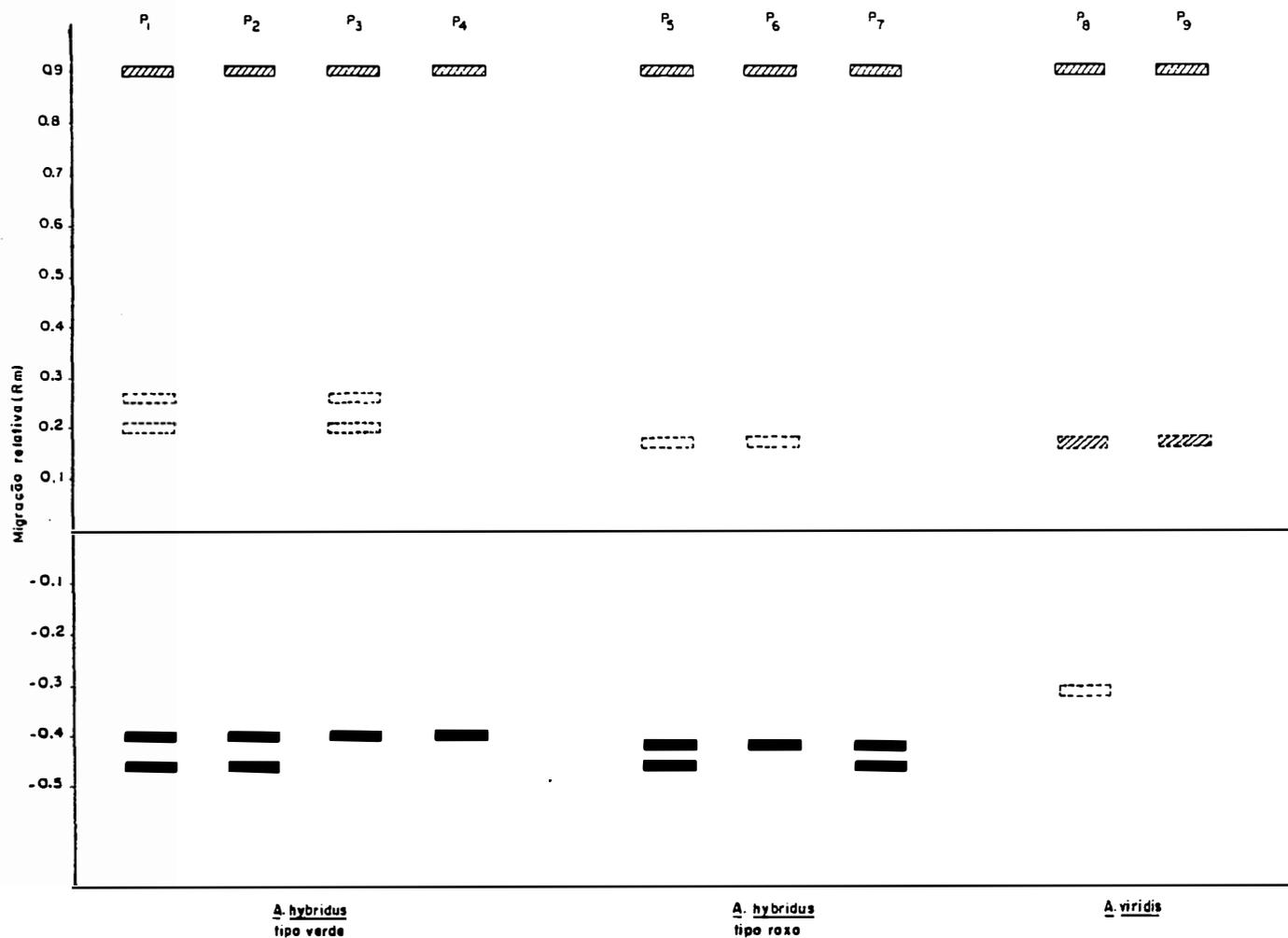


Figura 9 - Padrões de migração relativa (Rm) para a enzima peroxidase (P₁, P₂, P₃, P₄, P₅, P₆, P₇, P₈ e P₉) para *A. hybridus* - tipo verde, *A. hybridus* - tipo roxo e *A. viridis*.

Tabela 29 - Frequência dos padrões de migração relativa (Rm) para esterase (E₁, E₂, E₃ e E₄) para diversos indivíduos de oito populações de *Amaranthus*.

População	Nº de indivíduos amostrados	Frequência (%)			
		E ₁	E ₂	E ₃	E ₄
Ahv-1	9	100	-	-	-
Ahv-2	10	100	-	-	-
Ahv-3	15	100	-	-	-
Ahv-4	10	90	10	-	-
Ahv-5	10	80	20	-	-
Av-1	12	-	-	-	100
Av-2	8	-	-	-	100
Ahr-2	14	-	-	100	-

Tabela 30 - Frequência dos padrões de migração relativa (Rm) para peroxidase (P₁, P₂, P₃, P₄, P₅, P₆ e P₇, P₈ e P₉), para diversos indivíduos de oito populações de *Amaranthus*.

População	Nº de indivíduos amostrados	Frequência (%)								
		P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆	P ₇	P ₈	P ₉
Ahv-1	9	100	-	-	-	-	-	-	-	-
Ahv-2	10	50	10	10	30	-	-	-	-	-
Ahv-3	15	80	-	-	20	-	-	-	-	-
Ahv-4	10	50	10	10	30	-	-	-	-	-
Ahv-5	10	50	10	30	10	-	-	-	-	-
Av-1	12	-	-	-	-	-	-	-	58	42
Av-2	8	-	-	-	-	-	-	-	50	50
Ahr-2	14	-	-	-	-	50	36	14	-	-

Pela observação das Figuras 8 e 9 pode-se observar que há menos variação enzimática dentro de cada espécie ou biotipo para esterase que para peroxidase.

Para esterase (Figura 8) a única espécie ou biotipo que apresentou variação foi o *A. hybridus* - tipo verde e em apenas uma banda, ou seja, presença ou ausência da banda na posição 0,7. Por outro lado, para peroxidase, para todas as espécies ou biotipos houve variação no padrão de bandas (Figura 9).

Esta resposta foi um pouco diferente da observada por JAIN *et alii* (1980), onde os autores trabalhando com diversos sistemas enzimáticos, encontram polimorfismo apenas para o locus da esterase.

Pela análise da Tabela 29, pode-se observar que a variação no padrão de bandas para esterase só ocorreu nas populações Ahv-4 e Ahv-5. E, para peroxidase (Tabela 30) todas as populações apresentaram variação, exceto o Ahv-1.

Analisando-se as populações do local 2 (Ahv-2, Av-2 e Ahr-2) para peroxidase (Tabela 30) vemos que o nível de variação decresceu de Ahv-2 para Ahr-2 e para Av-2. Este maior nível de variação encontrado em Ahv-2 talvez seja uma das prováveis causas desta espécie vencer, em competição, das demais e de Ahr-2 vencer Av-2, a que possui a menor variação isoenzimática. De fato, HARPER (1977) acredita que

populações mais variáveis geneticamente são capazes de suportar uma amplitude maior de condições ambientais, do que as menos variáveis, sendo portanto, capazes de competir com sucesso. No entanto, isto não foi verdadeiro nas populações do local 1, onde Av-1 apresentou um dimorfismo na banda na posição -0,3 (presença ou ausência), enquanto que Ahv-1, a que venceu em competição foi monomórfica.

É interessante notar que, os padrões para peroxidase, P₂ de *A. hybridus* - tipo verde e P₇ de *A. hybridus* - tipo roxo (Figura 9) são semelhantes, pois a pequena diferença de R_m observada nas bandas anódicas não são suficientes para indicar locos gênicos diferentes.

As respostas obtidas nos ensaios de eletroforese, apesar de serem bastante restritas devido ao pequeno número de amostras utilizadas e pequeno número de sistemas enzimáticos testados, mostram a existência de variação genética nos materiais utilizados. Esta variação de origem genética está aliada à uma grande plasticidade fenotípica (como foi observado nos ensaios de competição, distribuição fracionária de energia e germinação); elas são as responsáveis pela grande adaptação destas espécies à uma amplitude bastante grande de condições ambientais. Esta grande variação genética aliada à plasticidade fenotípica também foi observada por DALOZ (1979) em *Amaranthus*.

Ainda, apesar das condições experimentais te

rem sido bastante restritas, o fato da banda na posição -0,21, para esterase, ser comum à *A. hybridus* - tipo verde e *A. viridis* e a banda na posição 0,17, para peroxidase, ser semelhante em *A. hybridus* - tipo roxo e *A. viridis*, pode indicar um certo grau de hibridação e introgressão entre as espécies. Esta ocorrência de introgressão em *Amaranthus* foi observada por COONS (1981a) em diversas populações de *A. viridis* e *A. blitum*, através da análise de vários caracteres morfológicos.

4.6. Integração das evidências obtidas

Este trabalho analisou a dinâmica populacional de duas espécies de *Amaranthus*, *A. viridis* e *A. hybridus*, esta última com dois biotipos, plantas verdes e plantas roxas.

As diferenças genéticas entre as populações foram detectadas através da eletroforese de gel de amido onde obteve-se evidências que podem indicar ocorrência de hibridação entre as espécies através da existência de bandas comuns.

As populações dos locais onde as espécies ocorriam associadas foram utilizadas nos ensaios de competição intra e interespecífica.

As respostas à competição intraespecífica foram diferentes entre os ensaios que se iniciaram com semen-

tes ou com plântulas; a habilidade competitiva destes dois tipos de propágulos foi diferente. Quando o propágulo inicial foi plântula, praticamente todas as plantas de *A. hybridus* - tipo verde entraram em fase reprodutiva e produziram sementes, independentemente do seu tamanho, mesmo nas maiores densidades, o que não ocorreu para *A. viridis*, onde algumas plantas, as maiores, produziram sementes, e, portanto, seriam as responsáveis pela próxima geração. Para esta última espécie, a mortalidade de plantas também foi superior. Quando os ensaios se iniciaram com sementes, a partir de uma certa densidade, no caso 20 a 30 sementes por vaso, o número de plantas adultas permaneceu o mesmo, para cada uma das populações analisadas.

Independentemente do propágulo inicial ter sido sementes ou plântulas, o aumento da densidade provocou uma diminuição de altura da planta. A medida que se aumentou a densidade de plântulas, aumentou a desuniformidade de alturas de planta, o que não ocorreu quando o propágulo foi sementes, onde nas menores densidades a desuniformidade foi maior.

As sementes que germinaram mais tardiamente não contribuíram para a próxima geração uma vez que apenas as sementes que germinaram precocemente é que conseguiram estabelecer plantas que chegaram até a fase reprodutiva.

Em competição intraespecífica, o *A. hybridus*-

tipo verde mostrou-se mais estrategista -r que o *A. viridis*, nos ensaios que se iniciaram com plântulas. Porém, quando os ensaios partiram de sementes, estas duas espécies mostraram-se estrategistas -r quando comparadas com *A. hybridus* - tipo roxo. Em competição interespecífica parece existir uma tendência de *A. hybridus* - tipo verde dominar *A. hybridus* - tipo roxo e *A. viridis*, visto que a espécie que melhor se estabelece e, portanto, contribui para a próxima geração é *A. hybridus* - tipo verde. O mesmo acontece para *A. hybridus* - tipo roxo, que domina *A. viridis*.

Em muitos casos, a produção dos estandes puros e mistos, nos ensaios de substituição, foram semelhantes. Às vezes, a produção de folhas e de estruturas vegetativas do estande puro de *A. viridis* foi inferior ao de *A. hybridus*.

Em cultivo misto, houve casos em que as espécies estavam competindo pelos mesmos recursos ($PTR=1$) ou explorando recursos diferentes do ambiente ($PTR>1$) ou mesmo sob antagonismo mútuo ($PTR<1$).

Os ensaios de distribuição fracionária de energia permitiram observar que quando a planta entra em fase reprodutiva ocorre um desvio da energia alocada para as folhas, em favor do desenvolvimento das estruturas para reprodução e que o ciclo de vida de *A. hybridus* - tipo roxo é mais longo que o de *A. hybridus* - tipo verde, que por sua vez é mais precoce ou semelhante à de *A. viridis*, conforme

a população deste último, analisada. Estas observações sobre o ciclo de vida das populações também puderam ser confirmadas nos ensaios de competição intra e interespecífica.

Os ensaios de germinação permitiram observar que houve grande diferença na capacidade germinativa das populações. De um modo geral, a germinação em regime de 12 horas de luz alternado com 12 horas de escuro provocou uma melhor germinação em todas as populações analisadas. A temperatura ótima para germinação de *A. viridis* ocorreu aos 30°C e para *A. hybridus*, à 35°C, que muitas vezes não diferiu estatisticamente do 30°C. No entanto, algumas populações de *A. hybridus* germinaram semelhantemente em todas as temperaturas e/ou regimes de luz; estas populações foram as mesmas que ganharam em competição interespecífica.

Através dos estudos realizados neste trabalho pode-se observar que as populações que venceram em competição interespecífica ou se estabeleceram melhor em competição intraespecífica, em geral, foram as que apresentaram um ciclo de vida mais curto, sendo portanto mais estrategistas - r e possuíram uma germinação maior e mais rápida em uma amplitude bastante grande de condições ambientais. Esta habilidade competitiva pode ter sido de origem genética mas, a plasticidade fenotípica deve ter tido um papel muito grande neste desempenho, pois uma das populações que venceu em competição, que teve o ciclo de vida mais curto, sendo portanto, mais estrategista - r e germinou em uma amplitude de condi-

ções ambientais, não mostrou variação de origem genética através da análise de isoenzimas.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos neste trabalho permitem fazer as seguintes generalizações:

1. A habilidade competitiva pode ser diferente se considerarmos populações iniciadas a partir de sementes ou de plântulas, ou seja, varia conforme a fase de desenvolvimento. Deste modo, as respostas das populações à competição podem ser bem diferentes, conforme o propágulo inicial.
2. De um modo geral, o aumento de densidade provoca uma diminuição do desenvolvimento da planta (altura da planta, biomassa, etc). No entanto, devido à plasticidade fenotípica existente em algumas populações, esta diminuição de desenvolvimento não impede à planta de se reproduzir e deixar descendentes.
3. As sementes que germinam tardiamente, em competição, normalmente não contribuem para a próxima geração. Somente as sementes que germinam mais precocemente é que conseguem estabelecer plantas e chegar até a fase reprodutiva.
4. Quando a planta entra em fase reprodutiva, ocorre um des-

vio da energia alocada para as folhas em favor do desenvolvimento de estruturas para reprodução.

5. A partir de uma certa densidade de sementes, a produção, tanto de biomassa vegetativa como de biomassa reprodutiva, bem como o número de indivíduos, não são alterados, pois eles são regulados pela capacidade de suporte do ambiente.
6. A habilidade competitiva das populações deve estar muito relacionada com a capacidade germinativa das sementes. As melhores competidoras, em geral, germinam em uma amplitude de condições ambientais bastante grande, o que não acontece com as piores competidoras.
7. Em geral, as populações mais precoces (de ciclo de vida mais curto) são mais estrategistas -r, ou seja, produzem maior proporção de estruturas para reprodução que as mais tardias (estrategistas -K), e, conseguindo se estabelecer prontamente, vencem em competição.
8. Esta melhor habilidade competitiva pode ser de origem genética, mas a plasticidade fenotípica é de grande importância visto que populações sem grande variação genética podem competir com sucesso.
9. A produção de grande proporção de estruturas para reprodução, o ciclo de vida curto, a grande variação genética e a grande plasticidade fenotípica encontrados em muitas

espécies invasoras e pioneiras garantem seu sucesso no estabelecimento e perpetuação da espécie.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAMSON, W.G. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology*, Brooklyn, 63: 982-91, 1982.
- ALFONSI, R.R. Flutuação estacional da temperatura e da difusividade térmica para solo da região de Campinas. Piracicaba, 1979. 82p. (Mestrado-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- ANTONOVICS, J. & LEVIN, D.A. The ecological and genetic consequences of density - dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, 11: 411-52, 1980.
- ATKINSON, M.D.; WITHERS, L.A.; SIMPSON, M.J.A. Characterization of cacao germplasm using isoenzyme markers; 1. A preliminary survey of diversity using starch gel electrophoresis and standardisation of the procedure. *Euphytica*, Wageningen, 35:741-50, 1986.

- BAKER, H.G. Characteristics and modes of origin of weeds.
In: BAKER, H.G. & STEBBINS, G.L. ed., *The genetics of colonizing species*. New York, Academic Press, 1965.
p.147-172.
- BARRIGA, J.P. Autoecologia de *Stylosanthes humilis* HBK;
avaliação da variabilidade morfológica e estudos da biologia da semente. Piracicaba, 1979. 97p. (Mestrado- Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- BASKIN, N.J.M. & BASKIN, C.C. Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of *Leavenworthia stylosa*. *American Midland Naturalist*, Notre Dame, 88:318-23, 1972.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. Role of temperature in the germination ecology of three summer annual weeds. *Oecologia*, Berlin, 30:377-82, 1977.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. Germination ecology of *Veronica arvensis*. *Journal of Ecology*, London, 71:57-68, 1983.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. Role of temperature timing of germination in soil seed reserves of *Lamium purpureum*. *Weed Research*, Oxford, 24:341-49, 1984.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.C. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. *Bio Science*, Washington, 35:492-8, 1985.

- BAZZAZ, F.A. & HARPER, J.L. Relationship between plant weight and number in mixed populations of *Sinapsis alba* (L.) Rabenh. and *Lepidium sativum* L. *Journal of Applied Ecology*, Oxford, 13:211-6, 1976.
- BERENDSE, F. Competition between plant populations with different rooting depths; III. Field experiments. *Oecologia*, Berlin: 53:50-5, 1982.
- BEVILAQUA, L.R.; FOSSATI, F.; DONDERO, G. "Callose" in the impermeable seed coat of *Sesbania punicea*. *Annals of Botany*, London, 59:335-41, 1987.
- BIALOSKORSKI, S. & MARTINS, P.S. Influência de alguns fatores ecológicos na germinação de espécies de *Amaranthus*. *Relatório Científico do Departamento de Genética*, Piracicaba, 15:29-34, 1981.
- BLACK, C.C.; CHEN, T.M.; BROWN, R.H. Biochemical basis for plant competition. *Weed Science*, Ithaca, 17:338-44, 1969.
- BOOKMAN, P.A. & MACK, R.N. Competition between *Bromus tectorum* L. and *Poa pratensis* L.; the role of light. *Oecologia*, Berlin, 57:406-11, 1983.
- BREWBAKER, J.L.; UPADHYA, M.D.; MAKINEN, J.; MAC DONALD, T. Isoenzyme polymorphism in flowering plants; III. Gel electrophoretic methods and applications. *Physiologia Plantarum*, Lund, 21:930-40, 1968.

- BROOKFIELD, J.F.Y. The evolution of r- and K- strategies. *Biological Journal of the Linnean Society*, London, 27: 165-78, 1986.
- CAVERS, P.B. & STEEL, M.G. Patterns of change in seed weight over time on individual plants. *American Naturalist*, Lancaster, 124:324-35, 1984.
- CHEAM, A.H. Patterns of change in seed dormancy and persistence of *Bromus diandrus* Roth. (great brome) in the field. *Australian Journal of Agricultural Research*, Melbourne, 37:471-81, 1986.
- CIDECIYAN, G.P. & MALLOCH, A.J. Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology*, London, 70:227-32, 1982.
- COLLINS, W.J.; ROSSITER, R.C.; HAYNES, Y.; BROWN, A.H.D.; MARSHALL, D.R. Identification of subterranean clover cultivars and their genetic relationship by isoenzyme analysis. *Australian Journal of Agricultural Research*, Melbourne, 35:399-411, 1984.
- COONS, M.P. O gênero *Amaranthus* em Minas Gerais. *Experientiae*, Viçosa, 27:1-158, 1981a.

- COONS, M.P. Hybridization between *Amaranthus viridis* L. and *A. Blitum* L. (Amaranthaceae). *Experientiae*, Viçosa, 27: 179-94; 1981b.
- DALOZ, C. Observations in a temperate climate. In: AMARANT CONFERENCE, 2., Emmaus, 1979. *Proceedings*. Emmaus, Rodale Press, 1979. p.73-86.
- DAMANIA, A.B.; PORCEDDU, E.; JACKSON, M.T. A rapid method for the evaluation of variation in germplasm collections of cereals using polyacrylamide gel electrophoresis. *Euphytica*, Wageningen, 32:877-83, 1983.
- DE WIT, C. T. & VAN DEN BERGH, J.P. Competition between herbage plants. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, Wageningen, 13:213-21, 1965.
- DIRZO, R. & SARUKHĀN, J. *Perspectives on plant population ecology*. Massachusetts, Sinauer Associates, 1984. 478p.
- DONALD, C.M. The interaction of competition for light and for nutrients. *Australian Journal of Agricultural Research*, Melbourne, 9:421-35, 1958.
- DOWNTON, W.J.S. *Amaranthus edulis*: a high lysine grain amaranth. *World crops*, London, 25:20, 1973.

- EL-SHARKAWY, M.A.; LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. Photosynthetic and respiratory exchanges of carbon dioxide by leaves of the grain amaranths. *Journal of Applied Ecology*, Oxford, 5:243-51, 1968.
- FEINE, L.B. An ethnobotanical observation and collection of grain amaranth in Mexico. In: AMARANTH CONFERENCE, 2., Emmaus, 1979. *Proceedings*, Emmaus, Rodale Press, 1979. p.111-6.
- FROGNER, K.J. Variable developmental period intraspecific competition models with conditional age specific maturity and mortality schedules. *Ecology*, Brooklyn, 61:1099-106, 1980.
- FROST, R.A. & CAVERS, P.B. The ecology of pigweeds (*Amaranthus*) in Ontario; I. Interespecific and intraspecific variation in seed germination among local collections of *A. powellii* and *A. retroflexus*. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, 53:1276-84, 1975.
- FOY, C.D.; FLEMING, A.L.; BURNS, G.R.; ARMIGER, W.H. Characterization of differential aluminum tolerance among varieties of wheat and barley. *Soil Science Society of America Proceedings*, Madison, 31:513-21, 1967.

- GADGIL, M. & SOLBRIG, O.T. The concept of "r" and "K" selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *American Naturalist*, Lancaster, 106:14-31, 1972.
- GILL, G.S. & BLACKLOW, W.M. Variations in seed dormancy and rates of development of great brome, *Bromus diandrus* Roth, as adaptations to the climates of southern Australia and implications for weed control. *Australian Journal of Agricultural Research*, Melbourne, 36:295-304, 1985.
- GORHAM, E. Shoot height, weight and standing crop in relation to density of monospecific plant stands. *Nature*, London, 279:148-50, 1979.
- GRACE, J.B. Juvenile vs. adult competitive abilities in plants: size-dependence in cattails (*Typha*). *Ecology*, Brooklyn, 66:1630-8, 1985.
- GRUBBEN, G.J.H. Cultivation methods and growth analysis of vegetable amaranth, with special reference to south-Benin. In: AMARANTH CONFERENCE, 2.; Emmaus, 1979. *Proceedings*. Emmaus, Rodale Press, 1979. p.63-7.
- HARPER, J.L. A darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, London, 55:247-70, 1967.

- HARPER, J.L. The regulation of numbers and mass in plant populations. In: LEWONTIN, R.C., ed. *Population biology and evolution*. Syracuse, Syracuse University Press, 1968. p.139-58.
- HARPER, J.L. *Population biology of plants*. London, Academic Press, 1977. 892p.
- HARPER, J.L. & Mc NAUGHTON, J.H. The comparative biology of closely related species living in the same area; VII. Interference between individual in pure and mixed populations of *Papaver* species. *The New Phytologist*, London, 61:175-88, 1962.
- HARPER, J.L. & OGDEN, J. Reproductive strategy of higher plants; the concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology*, London, 58:681-98, 1970.
- HARTGERINK, A.P. & BAZZAZ, F.A. Seedling scale environmental heterogeneity influences individual fitness and population structure. *Ecology*, Brooklyn, 65:198-206, 1984.
- HAUPTLI, H. Agronomic potencial and breeding strategy of grain amaranths. In: AMARANTH SEMINAR, I., Maxatawny, 1977. *Proceedings*. Emmaus, Rodale Press, 1977. p.71-82.

- HAUPTLI, H.; LUTZ, R.L.; JAIN, S.K. Germplasm exploration in Central and South America. In: AMARANTH CONFERENCE, 2., Emmaus, 1979. *Proceedings*. Emmaus, Rodale Press, 1979. p.117-22.
- HAUPTLI, H. & JAIN, S. Genetic structure of landrace populations of the New World grain amaranths. *Euphytica*, Wageningen, 33:875-84, 1983.
- HAUPTLI, H. & JAIN, S. Allozyme variation and evolutionary relationship of grain amaranths (*Amaranthus* spp.). *Theoretical and Applied Genetics*, Berlin, 69:153-65, 1984.
- HAUPTLI, H. & JAIN, S. Genetic variation in outcrossing rate and correlated floral traits in a population of grain amaranth (*Amaranthus cruentus* L.). *Genetica*, Gravenhage, 66:21-7, 1985
- HESTER, M.W. & MENDELSSOHN, I.A. Seed production and germination response of four Louisiana populations of *Uniola paniculata* (Gramineae). *American Journal of Botany*, New York, 74:1093-101, 1987.
- HICKMAN, J.C. & PITELKA, L.F. Dry weight indicated energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecologia*, Berlin, 2:117-21, 1975.

- HUSSAIN, A.; RAMIREZ, H.; BUSHUK, W.; ROCA, W. Field bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivar identification by eletrophoregrams of cotyledon storage proteins. *Euphytica*, Wageningen, 35:729-32, 1986.
- HUSSAIN, A.; RAMIREZ, H.; BUSHUK, W.; ROCA, W. Identification of cultivars of forage legume (*Desmodium ovalifolium* Guill et Perr.) by their electrophoretic patterns. *Canadian Journal of Plant Science*, Ottawa, 67:713-7, 1987.
- JAIN, S.K. Variation and adaptative role of seed dormancy in some annual grassland species. *Botanical Gazette*, Chicago, 143:101-6, 1982.
- JAIN, S.K.; WU, L.; VAIDYA, K.R. Levels of morphological and allozyme variation in Indian amaranths: a striking contrast. *Journal of Heredity*, Washington, 71:283-5, 1980.
- JANA, S.; ACHARYA, S.N.; NAYLOR, J.M. Dormancy studies in seed of *Avena fatua*; 10. On the inheritance of germination behaviour. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa , 57:1663-7, 1979.
- JANA, S. & NAYLOR, J.M. Dormancy studies in seed of *Avena fatua*; 11. Heritability for seed dormancy. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, 58:91-3, 1980.

- KHAN, M.A. & UNGAR, I.A. Seed polymorphism and germination responses to salinity stress in *Atriplex triangularis* Willd. *Botanical Gazette*, Chicago, 145:487-94, 1984.
- LABOURIAU, L.G. On the physiology of seed germination in *Vicia graminea* Sm. - I. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, São Paulo, 42:235-62, 1970.
- LABOURIAU, L.G. A germinação das sementes. Washington, OEA, 1983a. 174p.
- LABOURIAU, L.G. Uma nova linha de pesquisa na fisiologia de germinação das sementes. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 34., Porto Alegre, 1983. *Anais*. Porto Alegre, Sociedade Brasileira de Botânica, 1983b. v. 1, p.11-50.
- LEITÃO FILHO, H. F. Espécies de *Amaranthus* que ocorrem como invasoras no município de Campinas. *Bragantia*, Campinas, 27:477-491, 1968.
- MACK, R. & HARPER, J.L. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *Journal of Ecology*, London, 65:345-63, 1977.
- MALUF, W.R. Responses associated with low temperature seed germinating ability in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). West Lafayette, 1978. 81p. (Master of Science, Purdue University).

- MANNING, J.C. & VAN STADEN, J. The role of the lens in seed imbibition and seedling vigour of *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. (Leguminosae: Papilionoideae). *Annals of Botany*, Oxford, 59:705-13, 1987.
- MARCON, G. Estrutura genética de populações de *Stylosanthes humilis* H.B.K. (Leguminosae) de três regiões ecogeográficas do Estado de Pernambuco. Piracicaba, 1988. 179p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- MARSHALL, D.R. & JAIN, S.K. Cohabitation and relative abundance of two species of wild oats. *Ecology*, Brooklyn, 48:656-9, 1967.
- MARSHALL, D.R. & JAIN, S.K. Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Journal of Ecology*, London, 57:251-70, 1969.
- MAUN, M.A. & CAVERS, P.B. Seed production and dormancy in *Rumex crispus*; II. The effects of removal of various proportions of flowers at anthesis. *Canadian Journal of Botany*. Ottawa, 49:1841-8, 1971.
- Mc ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. *The theory of island biogeography*. New Jersey, Princeton University Press, 1967. 203p.

- Mc NAUGHTON, S.J. & WOLF, L.L. *General ecology*. New York, Holt, Rinehart and Winston, 1973. 710p.
- Mc WILLIAMS, E.L.; LANDERS, R.Q.; MAHLSTEDE, J.P. Variation in seed weight and germination in populations of *Amaranthus retroflexus* L. *Ecology*, Brooklyn, 49:290-6, 1968.
- MITHEN, R.; HARPER, J.L.; WEINER, J. Growth and mortality of individual plants as a function of "available area". *Oecologia*, Berlin: 62:57-60, 1984.
- MOHIDEEN, M.K. & MUTHUKRISHNAN, M.K. Studies on correlation, multiple regression, and path analysis as related to yields of vegetable amaranth (*Amaranthus tricolor*). In: AMARANTH CONFERENCE, 2., Emmaus, 1979. *Proceedings*. Emmaus, Rodale Press, 1979. p.74-8.
- MOORE, R.M. & WILLIAMS, J.D. Competition among weedy species: diallel experiments. *Australian Journal of Agricultural Research*, Melbourne, 34:113-31, 1983.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL. *Amaranth; modern prospects for an ancient crop*. Washington, National Academy Press, 1984. 80p.
- NAYLOR, R.E.L. Aspects of the population dynamics of the weed *Aloperucus myosuroides* Huds. in winter cereal crops. *Journal of Applied Ecology*, Oxford, 9:127-39, 1972.

- NAYLOR, R.E.L. Effects of seed size and emergence time on subsequent growth of perennial ryegrass. *The New Phytologist*, London, 84:313-8, 1980.
- ONWUEME, I.C. & ADEGORORYE, S.A. Emergence of seedlings from different depths following high temperature stress. *Journal of Agriculture Science*, Cambridge, 84:525-8, 1975.
- PAL, M. & KHOSHOO, T.N. Evolution and improvement of cultivated amaranths. *Journal of Heredity*, Washington, 63:78-82, 1972.
- PAL, M. & KHOSHOO, T.N. Grain amaranths. Apud *Plant Breeding Abstracts*, Cambridge, 44:6565, 1974.
- PAL, M.; PANDEY, R.M.; KHOSHOO, T.N. Evolution and improvement of cultivated amaranths; IX. Cytogenetic relationship between the two basic chromosome numbers. *Journal of Heredity*, Washington, 73:353-6, 1982.
- PARRISH, J.A.D. & BAZZAZ, F.A. Competitive interactions in plant communities of different successional ages. *Ecology*, Brooklyn, 63:314-20, 1982.
- PHILIPUPILLAI, J. & UNGAR, I.A. The effect of seed dimorphism on the germination and survival of *Salicornia europaea* L. populations. *American Journal of Botany*, New York, 71:542-9, 1984.
- PIANKA, E.R. On r and K selection. *American Naturalist*, Lancaster, 104:592-7, 1970.
- PIELOU, E.C. A single mechanism to account for regular, random, and aggregated populations. *Journal of Ecology*, London, 48: 575-84, 1960.

- PICKARD, W.F. Three interpretations of the self-thinning rule. *Annals of Botany*, London, 51:749-57, 1983.
- PIMENTEL GOMES, F. *Cursos de estatística experimental*. 9.ed. São Paulo, Nobel, 1981. 430p.
- PITELKA, L.F. Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*:Leguminosae). *Ecology*, Brooklyn, 58: 1055-65, 1977.
- POPINIGS, F. *Fisiologia da semente*. Brasília, AGIPLAN, 1977. 289p.
- RAJESWARA RAO, B.R. & PRASSAD, R. Intergenotype competition in mixed stands of spring wheat genotypes. *Euphytica*, Wageningen, 33:241-7, 1984.
- REIS, S.M. Autoecologia de diferentes espécies de *Stylosanthes* Sw.; análise da alocação de energia e estudos da biologia da semente. Piracicaba, 1984. 170p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- RITLAND, K. & JAIN, S. A comparative study of floral and electrophoretic variation with life history variation in *Limnanthes alba* (Limnanthaceae). *Oecologia*, Berlin, 63: 243-51, 1984.

- ROSS, M.A. & HARPER, J.L. Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology*, London, 60:77-88, 1972.
- SARUKHĀN, J. On selective pressures and energy allocation in populations of *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, St. Louis, 63:290-308, 1976.
- SARUKHĀN, J. & HARPER, J.L. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*, London, 61:675-716, 1973.
- SAUER, J.D. The grain amaranths: a survey of their history and classification. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, St. Louis, 37:561-72, 1950.
- SAUER, J.D. The grain amaranths and their relatives; a revised taxonomic, and geographic survey. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, St. Louis, 54:103-37, 1967.
- SAUER, J.D. The history of grain amaranths and their use and cultivation around the world. In: AMARANTH SEMINAR, 1., Maxatawny, 1977. *Proceedings*. Emmaus, Rodale Press, 1977. p.9-16.

- SAWHNEY, R. & NAYLOR, J.M. Dormancy studies in seed of *Avena fatua*. 9. Demonstration of genetic variability affecting the response to the temperature during seed development. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, 57: 59-63, 1979.
- SCANDALIOS, J.G. Genetic control of multiple molecular forms of enzymes in plants. *Biochemical Genetic*, New York, 3:37-79, 1969.
- SCHIMPF, D.J. Seed weight of *Amaranthus retroflexus* in relation to moisture and length of growing season. *Ecology*, Brooklyn, 58:450-3, 1977.
- SCHMIDT, D. Grain amaranth; a look at some potentials. In: AMARANTH SEMINAR, 1., Maxatawny, 1977. *Proceedings*. Emmaus, Rodale Press, 1977. p.121-30.
- SCHMITT, J. Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia*, Berlin, 59:135-40, 1983.
- SCHREIBER, M.M. A technique for studying weed competition in forage legume establishment. *Weeds*, Ithaca, 15:1-4, 1967.

- SCHWAEGERLE, K.E.; GARBUTT, K.; BAZZAZ, F.A. Differentiation among nine populations of *Phlox*. 1. Electrophoretic and quantitative variation. *Evolution*, Lancaster, 40:506-17, 1986.
- SENFT, J.P. Protein quality of amaranth grain. In: AMARANTH CONFERENCE, 2., Emmaus, 1979. *Proceedings*. Emmaus, Rodale Press, 1979. p.43-7.
- SILVERTOWN, J.W. Phenotypic variety in seed germination behavior; the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *American Naturalist*, Lancaster: 124:1-16, 1984.
- SMITH-HUERTA, N.L. & VASEK, F.C. Effects of environmental stress on components of reproduction in *Clarkia unguiculata*. *American Journal of Botany*, New York, 74:1-8, 1987.
- SOARES, A.R. Ecologia de populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. (Leguminosae-Papilionoideae). Piracicaba, 1980. 85p. (Doutorado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- SOLBRIG, O.T. *Demography and evolution in plant population*. Berkeley, University of California Press, 1980. 222p.
- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. *Principles and procedures of statistics*. 2.ed. New York, McGraw Hill, 1980. 481p.

- SORENSEN, A.E. Somatic polymorphism and seed dispersal. *Nature*, London, 276:174-6, 1978.
- TEMPLETON, A.R. & LEVIN, D.A. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist*, Lancaster, 114:232-49, 1979.
- THOMPSON, P.A. Variations in seed size within populations of *Silene dioica* (L.) Clairv in relation to habitat. *Annals of Botany*, London, 47:623-34, 1981.
- UNGAR, I.A. Population ecology of halophyte seeds. *Botanical Review*, New York, 53:301-34, 1987.
- VARGAS, M.F.P. Ecologia de populações de espécies de *Amaranthus* L., que ocorrem no Estado de São Paulo, Brasil. Piracicaba, 1985. 99p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- VEASEY, E.A. Estudo da biologia de sementes de espécies nativas de *Desmodium* Desv. (Leguminosae - Papilionoideae). Piracicaba, 1987. 127p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).
- VIEIRA, I.C.G. Distribuição fracionária de energia e biologia da semente de *Stylosanthes angustifolia* Vog. (Leguminosae - Papilionoideae). Piracicaba, 1987. 128p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"/USP).

- VITALE; J.J.; FREEMAN, D.C.; MERLOTTI, L.A.; D'ALESSANDRO, M.
Patterns of biomass allocation in *Spinacia oleracea* (Chenopodiaceae) across a salinity gradient: evidence for a niche separation. *American Journal of Botany*, New York, 74:1049-50, 1987.
- WATKINSON, A.R. & HARPER, J.L. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*; I. The natural regulation of populations. *Journal of Ecology*, London, 66:15-33, 1978.
- WERNER, P.A. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia*, Berlin, 20:197-201, 1975.
- WESTOBY, M. The place of the self-thinning rule in population dynamics. *American Naturalist*, Lancaster, 118:581-7, 1981
- WESTOBY, M. & BROWN, L. The effect of clipping on self-thinning in *Trifolium pratense*. *Australian Journal of Ecology*, Melbourne, 5:407-9, 1980.
- WHITE, J. & HARPER, J.L. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *Journal of Ecology*, London, 58:467-85, 1970.
- WILSON, S.D. & KEDDY, P.A. Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. *Ecology*, Brooklyn, 67:1236-42, 1986.

- WRIGHT, S.J. Competition, differential mortality, and their effect on the spatial pattern of a desert perennial, *Eriogonum inflatum* Torr and Frem (Polygonaceae). *Oecologia*, Berlin, 54:266-9, 1982.
- YOKOYAMA, S. & SCHAAL, B.A. A note on multiple -niche polymorphisms in plant populations. *American Naturalist*, Lancaster, 125:158-63, 1985.
- ZABKA, G.G. Photoperiodism in *Amaranthus caudatus*; I. A reexamination of the photoperiodic response. *American Journal of Botany*, New York, 48:21-8, 1961.
- ZANGERL, A.R. & BAZZAZ, F.A. Effects of short-term selection along environmental gradients on variation on populations of *Amaranthus retroflexus* and *Abutilon theophrasti*. *Ecology*, Brooklyn, 65:207-17, 1984a.
- ZANGERL, A.R. & BAZZAZ, F.A. Niche partitioning between two phosphoglucoisomerase genotypes in *Amaranthus retroflexus*. *Ecology*, Brooklyn, 65:218-22, 1984b.
- ZIMMERMAN, J.K. & LECHOWICZ, M.J. Responses to moisture stress in male and female plants of *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae). *Oecologia*, Berlin, 53:305-9, 1982.