

COMPETIÇÃO INTRA-ESPECÍFICA ENTRE *AMARANTHUS HYBRIDUS* L. E *AMARANTHUS VIRIDIS* L.¹

ANGELA MARIA MALUF²

RESUMO - Ensaios de competição intra-específica foram conduzidos sobre *Amaranthus viridis* L. e *A. hybridus* L., a última espécie com dois biótipos distintos, tipo verde e tipo roxo. Os três ensaios, conduzidos separadamente, utilizaram cinco densidades de sementes por vaso. Em termos gerais, as sementes germinadas prontamente foram a razão do surgimento da próxima geração, visto que estabeleceram plântulas rapidamente e estas venceram em competição. A partir de certo número de sementes semeadas (20 por vaso), o número de plantas adultas obtidas revelou-se independente do número de sementes semeadas, o que indica que a capacidade de suporte do ambiente, ao invés do tamanho do banco de sementes no solo, é a razão da regulação do tamanho populacional; a mesma observação aplica-se à produção de matéria seca. Sob condições de competição, as espécies *A. hybridus* - tipo verde e *A. viridis* produziram maior quantidade de biomassa para reprodução (22% a 34%) do que *A. hybridus* - tipo roxo (15% a 18%). As primeiras, portanto, revelaram-se mais estrategistas-r que a última.

Termos para indexação: alocação de energia, alocação de biomassa.

INTRASPECIFIC COMPETITION BETWEEN *AMARANTHUS HYBRIDUS* L. AND *A. VIRIDIS* L.

ABSTRACT - Intraspecific competition trials were carried out for *Amaranthus viridis* L. and *A. hybridus* L., the latter species with two distinct biotypes, a green and a purple type. Three independent trials were made, with five different seed densities per pot for each species or biotype. In general terms, seeds that germinated promptly were responsible for the formation of the next generation, these early seedlings being more competitive. The carrying capacity was reached with 20 seeds per pot, no increase in the number of adult plants observed by increasing the seed density. This shows that the environmental supporting capacity, not the size of the seed bank in the soil, regulates the population size. A similar conclusion holds true for dry matter yield. Under competition, the species *A. hybridus* - green biotype and *A. viridis* produced larger biomass for reproductive structures (22% to 34%) than *A. hybridus* - purple biotype (15% to 18%), the former species being therefore better r-strategists than the latter.

Index terms: energy allocation, biomass allocation.

INTRODUÇÃO

O gênero *Amaranthus* (Amaranthaceae) é pantropical, e possui cerca de 60 espécies; algumas são cultivadas, e outras, invasoras, como *A. viridis* L., *A. spinosus* L., *A. retroflexus* L. e *A. hybridus* L., competindo com as culturas.

O sucesso do estabelecimento de comunidades vegetais depende de inúmeros fatores. Na natureza,

constantemente ocorrem combinações complexas de interações negativas e positivas, afetando as espécies de plantas. A ocorrência dessas interações e seus mecanismos específicos definem a organização das comunidades de plantas e sua dinâmica (Callaway et al., 1996; Callaway & Walker, 1997; Holmgren et al., 1997).

Estudando tais interações, os autores estabeleceram a interface entre facilitação e competição em comunidades de plantas. A facilitação, só atualmente reconhecida como uma importante força direcionadora da sucessão primária e secundária, é o efeito positivo de plantas no estabelecimento e

¹ Aceito para publicação em 5 de novembro de 1998.

² Eng^a Agr^a, Dr^a, Instituto de Botânica, Caixa Postal 4005, CEP 01061-970 São Paulo, SP. E-mail: amaluf@smtg-gw.ibot.sp.gov.br

crescimento de outras plantas (Holmgren et al., 1997). Por outro lado, a competição, bastante estudada há várias décadas, é a interação biológica negativa que ocorre entre dois ou mais indivíduos quando os recursos são limitados ou quando a qualidade dos recursos varia e a demanda é dependente desta qualidade (McNaughton & Wolf, 1973). A competição é um processo ativo que afeta a capacidade dos competidores de sobreviver e reproduzir-se. Com a competição, manifesta-se a redução da eficiência de exploração de um recurso ou a interferência direta no acesso a este recurso. Sob competição, indivíduos mais próximos uns dos outros tornam-se mais vulneráveis e ficam sujeitos à maior mortalidade, o que acarreta conseqüências no padrão de distribuição espacial mostrado pelas espécies (Wright, 1982; Getz, 1996; Auge & Brandl, 1997). Além disso, tanto o tamanho quanto o estágio de desenvolvimento da vizinhança, bem como as próprias características da planta, afetam o desempenho do indivíduo submetido à competição (Goldberg, 1990). Acredita-se que a competição é mais importante na parte mais produtiva do gradiente ambiental, enquanto a facilitação tem destaque em condições adversas (Bertness & Callaway, 1994, citados por Holmgren et al., 1997).

Um dos mais importantes efeitos dependentes da densidade é a competição entre indivíduos da mesma espécie. Vários autores discutem o papel da competição entre indivíduos da mesma espécie (self-thinning) na dinâmica populacional e mencionam que a capacidade de suporte do ambiente deve ser expressa tanto em função do número quanto da biomassa (Solbrig, 1980; Westoby, 1981; Dirzo & Sarukhán, 1984; Hughes & Griffiths, 1988; Weller, 1989; Lonsdale, 1990).

Este trabalho teve como objetivo estudar a dinâmica de competição intra-específica entre duas espécies invasoras de *Amaranthus* (*A. viridis* e *A. hybridus*).

MATERIAL E MÉTODOS

Num campo de leguminosas forrageiras, em Piracicaba, SP, onde os amarantos ocorriam como invasoras, colheram-se panículas com sementes maduras de plantas individuais de duas espécies, *Amaranthus viridis* e *A. hybridus*, esta última com dois biótipos distintos, tipo verde e tipo

roxo. Amostraram-se 15 indivíduos de *A. hybridus* - tipo verde, 14 de *A. hybridus* - tipo roxo, e 11 de *A. viridis*.

Os três ensaios de competição intra-específica (os dois biótipos de *A. hybridus* estão sendo considerados como espécies para facilidade de identificação dos materiais) foram conduzidos em casa de vegetação, em 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.

Durante o período experimental, os vasos foram irrigados uma ou duas vezes ao dia, conforme a necessidade, com jatos finos e uniformes. Esse cuidado foi importante para evitar o grande deslocamento das pequenas sementes pela água. Foram determinados o número de plantas aos 10 dias, N_{10} (número de plantas estabelecidas 10 dias após a semeadura) e o número de plantas aos 20 dias, N_{20} (número de plantas estabelecidas 20 dias após a semeadura).

Na época da colheita, que ocorreu 57 dias após a semeadura, quando as plantas estavam em plena produção de sementes, amarelecendo ou perdendo as folhas mais velhas, mediu-se o número total de plantas por vaso (NTP); o número de plantas com sementes por vaso (NPS); o número de plantas com sementes e flores, ou somente flores, por vaso (NPSF); a altura de plantas, em centímetros (AP): 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, em plantas que estavam em fase reprodutiva; o número de folhas (NF): medida do número 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); o 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).

Após as determinações mencionadas acima, as plantas foram colocadas em sacos de papel e secas em estufa com circulação forçada de ar, a 75°C, até peso constante. Em seguida, foi quantificada a distribuição fracionária de energia, através da obtenção de peso de matéria seca das diferentes partes da planta, de acordo com a metodologia de Harper & Ogden (1970). Determinaram-se o peso de matéria seca em gramas, da biomassa vegetativa ($V = \text{folhas} + \text{ramos} + \text{caule}$); o peso de matéria seca, em gramas, da biomassa reprodutiva ($R = \text{inflorescências} + \text{sementes}$); e a produção total por vaso ($PT = R + V$).

A produção de matéria seca de estruturas vegetativas foi fracionada em V_1 (peso de matéria seca, em gramas, de folhas) e V_2 (peso de matéria seca, em gramas, de ramos + caules), para separar as estruturas de sustentação da parte foliar. Assim, $V = V_1 + V_2$ e $PT = V_1 + V_2 + R$.

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados, com quatro repetições por densidade 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 densidade inicial de sementes por vaso (D_0), e as produções de matéria seca, V_1 , V_2 , V e R foram transformadas em porcentagem de 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, a não ser os de produção (R , V , V_1 , V_2 e PT); 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 (Steel & Torrie, 1980).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As médias da altura de planta (AP), número de folhas (NF) e estágio de desenvolvimento (ED), referentes a *Amaranthus hybridus* - tipo verde, *Amaranthus hybridus* - tipo roxo e *Amaranthus viridis*, encontram-se na Tabela 1.

De modo geral, houve diminuição de altura da planta com o aumento da densidade de sementeira. O número de folhas foi uniforme nas densidades para *A. viridis*, enquanto para *A. hybridus*-verde e *A. hybridus*-roxo, houve diminuição com o aumento da densidade. O estágio de desenvolvimento foi superior na menor densidade de sementeira de *A. hybridus*-verde, enquanto para *A. hybridus*-roxo e *A. viridis*, foi semelhante em todas as densidades (Tabela 1).

A inter-relação entre biomassa e densidade de plantas na competição intra-específica, através da análise do crescimento e da mortalidade das plantas, foi discutida por Hughes & Griffiths (1988), Weller (1989) e Lonsdale (1990), enquanto a variância

TABELA 1. Médias de altura de planta (AP), número de folhas (NF) e estágio de desenvolvimento (ED) de *Amaranthus hybridus* - tipo verde, *A. hybridus* - tipo roxo e *A. viridis* submetidos a cinco densidades de sementes por vaso, em ensaios independentes.

Densidade	AP	NF	ED
<i>A. hybridus</i> - tipo verde			
10	55,63	14,71	2,68
20	41,03	12,13	2,40
30	27,15	10,82	2,23
40	20,95	8,74	1,89
50	19,79	9,04	2,08
<i>A. hybridus</i> - tipo roxo			
10	32,40	14,50	1,76
20	23,98	12,31	1,56
30	21,49	11,14	1,54
40	19,33	10,49	1,45
50	19,90	10,79	1,48
<i>A. viridis</i>			
10	25,02	9,47	2,14
20	24,35	9,90	1,97
30	26,44	9,72	2,11
40	16,69	8,42	1,64
50	20,12	8,85	1,98

genotípica e a plasticidade fenotípica, nos regimes competitivos, e as evidências da especialização evolucionária, como resposta à variação das condições ambientais, foram estudadas por Houssard & Escarré (1995).

Na Tabela 2, encontram-se as características: número total de plantas (NTP), número de plantas com sementes (NPS), número de plantas com sementes e flores ou somente flores (NPSF), número de plantas aos 10 dias (N_{10}) e número de plantas aos 20 dias (N_{20}), todas expressas em porcentagem da densidade inicial de sementes. Observa-se que o NPS (%) é sempre inferior ao NPSF (%), que por sua vez também é inferior ao NTP (%), porém a diferença entre esses valores varia conforme a espécie ou biótipo. O NPS (%) é semelhante no *A. hybridus*-verde e *A. viridis* e superior ao de *A. hybridus*-roxo, em todas as densidades consideradas (Tabela 2).

A partir de certa densidade de sementeira, no caso 20 e 30 sementes por vaso, o número de plantas com sementes é praticamente o mesmo em cada uma das

TABELA 2. Médias de número de plantas aos 10 dias (N_{10}), número de plantas aos 20 dias (N_{20}), 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, em *Amaranthus hybridus* - tipo verde, *A. hybridus* - tipo roxo e *A. viridis* submetidos a cinco densidades de sementes por vaso, em ensaios independentes.

Densidade	N_{10}	N_{20}	NTP	NPS	NPSF
<i>A. hybridus</i> - tipo verde					
10	47,50	45,00	47,50	32,50	47,50
20	45,00	47,00	45,00	23,75	42,50
30	46,67	53,33	46,67	17,50	39,17
40	45,00	53,12	47,50	13,75	27,50
50	38,00	46,50	42,50	11,50	31,50
<i>A. hybridus</i> - tipo roxo					
10	50,00	65,00	57,50	22,50	25,00
20	51,25	71,25	62,50	13,75	21,25
30	59,17	69,17	55,83	12,50	17,50
40	52,50	65,63	45,63	7,50	12,50
50	51,50	52,50	43,00	7,50	13,00
<i>A. viridis</i>					
10	42,50	90,00	65,00	32,50	37,50
20	41,25	65,00	61,25	17,50	27,50
30	40,83	66,67	45,00	22,50	28,33
40	37,50	81,25	48,13	14,38	17,50
50	34,50	75,00	37,50	10,00	18,50

três populações, o que confirma os resultados de Harper & McNaughton (1962), em que o número de plantas adultas obtidas é independente do número de sementes semeadas, a partir de certa densidade, tanto em populações puras como em populações mistas.

Essas observações são de grande importância nos estudos de demografia, e, em especial, nos estudos de dinâmica populacional, pois mostram que não é o tamanho do banco de sementes no solo que está regulando o tamanho populacional, e sim, a capacidade de suporte do ambiente. Tal fato merece destaque em espécies invasoras, como os amarantos, que produzem uma quantidade muito grande de sementes que, após germinarem, vão competir com as culturas. Isto explica por que, em solos ricos, sem cobertura vegetal, prontos para a semeadura de culturas, os amarantos germinam e se estabelecem prontamente, competindo com vantagem com a cultura; nesses locais, a capacidade de suporte do ambiente

é bem maior que em solos mais pobres. Essa germinação em épocas oportunas ocorre devido à quebra de dormência de parte das sementes existentes no banco de sementes no solo, pela alteração das condições ambientais.

Apesar dos poucos estudos conduzidos sobre a existência ou natureza da seleção dependente da densidade (Getz, 1996; Auge & Brandl, 1997), cumpre observar que, em termos evolutivos, a densidade populacional deve ser fator importante que influencia os processos evolucionários (Houssard & Escarré, 1995; Winn & Miller, 1995).

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 no *A. hybridus*-verde; intermediário, no *A. hybridus*-roxo; e muito alto, no *A. viridis*, o que indica uma não-uniformidade crescente na germinação de sementes, neste mesmo sentido (*A. hybridus*-verde, *A. hybridus*-roxo e *A. viridis*). Porém, em qualquer situação, o N_{10} (%) está sempre mais próximo ao NPS (%) e NPSF (%) que o N_{20} (%), o que indica que as plantas que germinam mais rapidamente são as que têm maior chance de se estabelecer e deixar descendentes, vencendo sob condições de competição outras que germinam mais tardiamente. Isto pode ser comprovado nos estudos de correlação entre características, em que as maiores correlações positivas foram encontradas para N_{10} (%) com NPS (%) e NPSF (%) e não para N_{20} (%). Winn & Miller (1995), trabalhando com *Plantago wrightiana* em casa de vegetação, observaram que em altas densidades ocorreu seleção, favorecendo emergência precoce e produção de grande massa de sementes.

As análises de variância dos dados de produção de matéria seca, em gramas, referentes às diferentes partes da planta mostrou que para *A. hybridus*-verde houve diferenças significativas, pelo teste F, nas diferentes densidades de sementes, quanto às estruturas vegetativas V_1 (folhas), V_2 (ramos + caules) e V (biomassa vegetativa), o mesmo não acontecendo no tocante a estruturas reprodutivas R (biomassa reprodutiva) ou produção total (PT). Em *A. viridis* houve diferenças com relação a todas as características (V_1 , V_2 , R e PT), enquanto no que tange a *A. hybridus*-roxo não houve diferenças detectadas em nenhuma das características.

Apesar de terem sido encontradas diferenças significativas pelo teste F em *A. hybridus*-verde, nas características V_1 , V_2 e V, o teste de Tukey mostrou diferenças entre as médias das densidades de sementes apenas em V_1 e V_2 . Em V_1 (folhas), não houve diferenças ($D = 0,05$) 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. Em V_2 (ramos + caules), apenas a densidade de 30 sementes/vaso foi inferior a 50 sementes/vaso (Tabela 3).

Ao considerar-se essas médias de produção em *A. hybridus*-roxo (Tabela 3), vê-se que elas são semelhantes em todas as densidades, o que indica também que o acréscimo de sementes por vaso (a partir de 10 sementes/vaso) não interferiu na produção.

TABELA 3. Médias de produção de matéria seca, em gramas, de folhas (V_1), caules + ramos (V_2), biomassa vegetativa ($V = V_1 + V_2$), biomassa reprodutiva (R) e produção total de matéria seca ($PT = V + R$), em *Amaranthus hybridus* - tipo verde *A. hybridus* - tipo roxo e *A. viridis* submetidos a cinco densidades de sementes por vaso, em ensaios independentes.

D	V_1	V_2	V	R	PT
<i>A. hybridus</i> - tipo verde					
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
DMS ¹	0,64	1,41	1,91	0,80	2,56
DMS ²	0,84	1,83	2,47	1,03	3,32
CV (%)	13,30	16,06	14,00	15,24	13,59
<i>A. hybridus</i> - tipo roxo					
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
DMS ¹	0,94	1,74	2,61	0,83	3,31
DMS ²	1,21	2,26	3,38	1,07	4,28
CV (%)	18,29	20,28	19,02	31,10	20,20
<i>A. viridis</i>					
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
DMS ¹	0,54	1,38	1,79	0,85	2,34
DMS ²	0,69	1,79	2,32	1,10	3,03
CV (%)	21,63	23,36	21,34	25,23	19,87

¹ Diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

² Diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, a 1% de probabilidade.

Em *Avena*, Marshall & Jain (1969) observaram uma redução plástica do tamanho e também do potencial reprodutivo com o aumento da densidade. Em *Rumex acetosella* L., Houssard & Escarré (1995) verificaram uma alta sensibilidade à competição entre todas as populações, exceto entre as mais jovens.

De modo geral, quanto a *A. viridis* (Tabela 3) o teste de Tukey mostrou que apenas a menor densidade de sementeira (10 sementes/vaso) teve média inferior à maior média, no tocante a V_1 , V, R e PT. Tal fato indica que a partir de uma certa densidade (no caso, 20 sementes/vaso), a produção não é alterada, permanecendo mais ou menos constante.

Observa-se que, além de o número de plantas estabelecidas ser o mesmo a partir da densidade de 20 a 30 sementes por vaso (Tabela 2), como já foi discutido anteriormente, a biomassa seca produzida pelas diversas partes da planta também foi semelhante em praticamente todas as densidade analisadas; às vezes, a densidade de dez sementes por vaso produziu uma média inferior à da maior densidade. Considerando-se a capacidade de suporte do ambiente em termos de número e de biomassa (Solbrig, 1980; Westoby, 1981; Dirzo & Sarukhán, 1984), pode-se generalizar que já a partir de cerca de 20 sementes por vaso a produção permanece mais ou menos constante.

Os dados de produção (V_1 , V_2 e R), em porcentagem de alocação de energia (Fig. 1), mostraram que as populações de *A. hybridus*-verde e *A. viridis* alocaram recursos semelhantes (22% a 34%) para V_1 , V_2 e R. Comparando-se *A. hybridus*-roxo com as demais populações, vê-se que esta é a que alocou menor quantidade de energia para biomassa reprodutiva (15% a 18%), sob condições de competição.

Resultados diferentes foram obtidos nos ensaios de competição intra-específica realizados por Vargas (1985), em que o biótipo verde de *A. hybridus*, em altas densidades, alocou mais recursos para estruturas vegetativas, em comparação com *A. deflexus*.

É interessante mencionar que o conhecimento do ecossistema depende do entendimento da relação entre dinâmica populacional em plantas e acumulação de biomassa (Room & Julien, 1994).

O estudo das correlações simples entre caracteres mostra que a altura da planta correlaciona-se positivamente com o estágio de desenvolvimento e com o

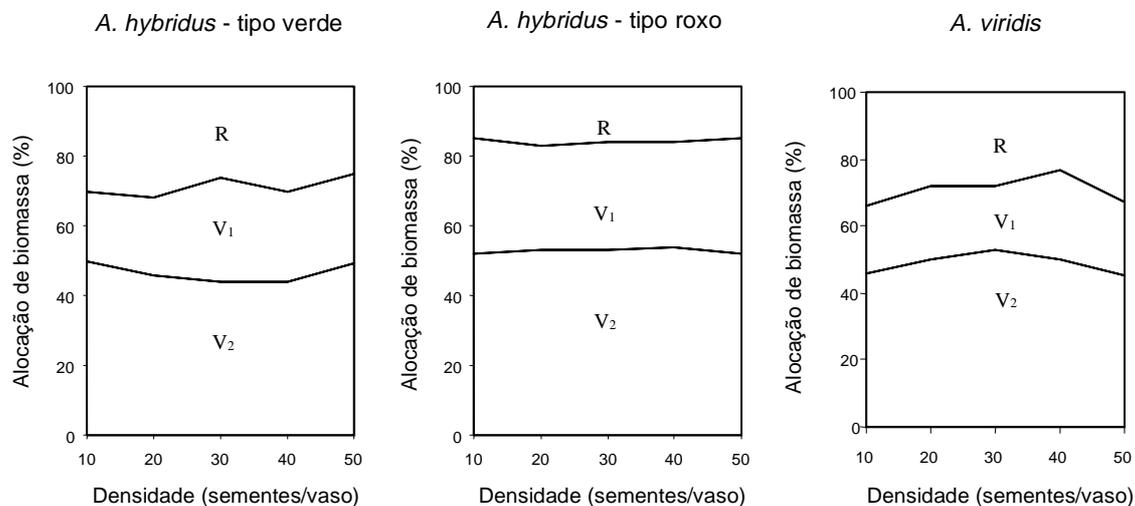


FIG. 1. Porcentagem de alocação de biomassa de folhas (V₁), ramos + caules (V₂) e inflorescências + sementes (R), de *Amaranthus hybridus* - tipo verde (Ahv), *A. hybridus* - tipo roxo (Ahr) e *A. viridis* (Av), submetidos a cinco densidades de sementes por vaso, em ensaios independentes.

número de folhas, o que indica que as plantas mais altas estavam mais desenvolvidas (atingindo a fase reprodutiva) e apresentavam maior número de folhas.

Embora a correlação não tenha sido bastante alta em alguns casos, NPS (%) e NPSF (%) tiveram maiores correlações com N₁₀ do que com N₂₀ para *A. hybridus*-verde e *A. viridis*. Já no tocante a *A. hybridus*-roxo, a correlação foi maior com N₂₀, o que sugere não haver relação direta entre estabelecimento precoce e maior número de descendentes. Nesse sentido, trabalhando com *Rumex acetosella*, Houssard & Escarré (1995) encontraram correlação negativa entre reprodução sexual e vegetativa.

As correlações de densidade de semeadura com altura da planta, número de folhas e estágio de desenvolvimento foram negativas e significativas ($r = -0,77$ a $-0,87^{**}$) quanto a *A. hybridus*-verde, médias no *A. hybridus*-roxo ($r = -0,47^*$ a $-0,65^{**}$) e baixas e não-significativas em *A. viridis*.

As poucas correlações significativas de densidade de semeadura com produção ocorreram no que diz respeito a V₁, e foram positivas, indicando que quanto maior a densidade inicial de sementes, tanto maior será a produção de folhas.

CONCLUSÕES

1. O tamanho populacional é regulado pela capacidade de suporte do ambiente, e não pela densidade de sementes no solo.
2. Entre as sementes de *Amaranthus hybridus* - tipo verde e *A. viridis*, as que germinam mais prontamente são as responsáveis pela formação da geração seguinte.
3. O aumento de densidade da semeadura provoca diminuição da altura dos indivíduos; esta diminuição pode ser acompanhada da redução do número de folhas e de um atraso das fases de desenvolvimento posteriores.

REFERÊNCIAS

- AUGE, H.; BRANDL, R. Seedling recruitment in the invasive clonal shrub, *Mahonia aquifolium* Pursh (Nutt.). *Oecologia*, Berlin, v.110, p.205-211, 1997.
- CALLAWAY, R.M.; DeLUCIA, E.H.; MOORE, D.; NOWAK, R.; SCHLESINGER, W.H. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montana pines. *Ecology*, Brooklyn, v.77, p.2130-2141, 1996.

- CALLAWAY, R.M.; WALKER, L.R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. **Ecology**, Brooklyn, v.78, p.1958-1965, 1997.
- DIRZO, R.; SARUKHÁN, J. **Perspectives on plant population ecology**. Massachusetts: Sinauer Associates, 1984. 478p.
- GETZ, W.M. A hypothesis regarding the abruptness of density dependence and the growth rate of populations. **Ecology**, Brooklyn, v.77, p.2014-2026, 1996.
- GOLDBERG, D.E. Components of resource competition in plant communities. In: GRACE, J.; TILMAN, D. (Eds.). **Perspectives on plant competition**. New York: Academic, 1990. p.27-29.
- HARPER, J.L.; McNAUGHTON, 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, v.61, p.175-188, 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, v.58, p.681-698, 1970.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M.A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. **Ecology**, Brooklyn, v.78, p.1966-1975, 1997.
- HOUSSARD, C.; ESCARRÉ, J. Variation and covariation among life-history traits in *Rumex acetosella* from a successional old-field gradient. **Oecologia**, Berlin, v.102, p.70-80, 1995.
- HUGHES, R.N.; GRIFFITHS, C.L. Self-thinning in barnacles and mussels: the geometry of packing. **The American Naturalist**, Lancaster, v.132, p.484-491, 1988.
- LONSDALE, W.M. The self-thinning rule: dead or alive? **Ecology**, Brooklyn, v.71, p.1373-1388, 1990.
- MARSHALL, D.R.; JAIN, S.K. Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. **Journal of Ecology**, London, v.57, p.251-270, 1969.
- McNAUGHTON, S.J.; WOLF, L.L. **General ecology**. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1973. 710p.
- PIMENTEL-GOMES, F. **Curso de Estatística Experimental**. São Paulo: Nobel, 1981. 430p.
- ROOM, P.M.; JULIEN, M.H. Population-biomass dynamics and the absence of self-thinning in the clonal weed *Salvinia molesta*. **Australian Journal of Ecology**, Carlton, v.19, p.26-34, 1994.
- SOLBRIG, O.T. **Demography and evolution in plant population**. Berkeley: University of California, 1980. 222p.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics**. New York: McGraw Hill, 1980. 481p.
- VARGAS, M.F.P. **Ecologia de populações de espécies de *Amaranthus* L., que ocorrem no Estado de São Paulo, Brasil**. Piracicaba: USP-ESALQ, 1985. 99p. Dissertação de Mestrado.
- WELLER, D.E. The interspecific size-density relationship among crowded plant stands and its implications for the -3/2 power rule of self-thinning. **The American Naturalist**, Lancaster, v.133, p.20-41, 1989.
- WESTOBY, M. The place of the self-thinning rule in population dynamics. **The American Naturalist**, Lancaster, v.118, p.581-587, 1981.
- WINN, A.A.; MILLER, T.E. Effect of density on magnitude of directional selection on seed mass and emergence time in *Plantago wrightiana* Dcne. (Plantaginaceae). **Oecologia**, Berlin, v.103, p.365-370, 1995.
- 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, v.54, p.266-269, 1982.