

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**DESENVOLVIMENTO INICIAL DO PINHEIRO BRASILEIRO
(*ARAUCARIA ANGUSTIFOLIA*) EM RESPOSTA A DIFERENTES
PROFUNDIDADES DE ENRAIZAMENTO**

Carla Ledi Korndörfer

Orientadora: Lúcia Rebello Dillenburg

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como um dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Botânica.

Porto Alegre – RS

2007

AGRADECIMENTOS

À professora Lúcia R. Dillenbug, pela inesgotável paciência, pela confiança em mim depositada e, principalmente pelo exemplo de profissionalismo. Lúcia, muito obrigada!

À Morgana, pela amizade e ajuda imprescindível, ao André pela amizade, risadas e divagações, à Claudia pela grande ajuda e sugestões no início do experimento, à Luciana, pela amizade, por escutar com atenção e paciência os meus devaneios e pela importante ajuda no final do experimento, ao Dan pelo auxílio durante o trabalho.

À todos os meus amigos do laboratório de ecologia vegetal, pelos cafés, por sempre me convidarem para as suas festinhas e pelo auxílio muitas vezes prestado.

Aos queridos colegas Aline, Adriana, Grazi, Eduardo, Alexandre e Marcelo pelo coleguismo e amizade.

À faculdade de Agronomia da UFRGS pelo espaço cedido para a condução do experimento.

À todos os professores do PPG Botânica.

À CAPES, pela bolsa de mestrado concedida.

E finalmente...

Ao Julian, pelo amor, companheirismo e, principalmente, paciência, muita paciência! Sem seu apoio não teria conseguido realizar este sonho.

Aos meus pais e querido irmão, por sempre acreditarem em mim.

À minha segunda mãe, Ledi, por todo o amor e compreensão durante toda a minha vida.

À Sílvia, pelas conversas, amizade e ajuda nas horas mais difíceis!

À família Oliveira por ter e estar me acolhendo durante tantos anos.

À Vicky por toda a alegria!

Desenvolvimento inicial do pinheiro brasileiro (*Araucaria angustifolia*) em resposta a diferentes profundidades de enraizamento

RESUMO - A *Araucaria angustifolia* é uma espécie arbórea de grande importância econômica e ecológica. Uma grande profundidade do solo tem sido apontada como um fator chave para que a espécie atinja seu característico grande porte, mas trabalhos experimentais enfocando os efeitos das propriedades físicas do solo sobre o crescimento da espécie são quase inexistentes. O objetivo deste trabalho foi avaliar e comparar as respostas de crescimento de plantas jovens de *A. angustifolia*, quando suas raízes são expostas a um mesmo volume de solo, mas a diferentes profundidades de enraizamento. Pinhões foram plantados vasos de diferentes alturas e diâmetros, a fim de se manter o volume de solo constante (3 l). As plantas foram submetidas a quatro profundidades de substrato: 65 (T1), 35 (T2), 20 (T3) e 10 (T4) cm. Havia oito unidades experimentais (plantas) por tratamento, que foram arranjadas em um delineamento de blocos completamente casualizado, cada bloco contendo duas unidades por tratamento. Ao contrário do esperado, após dez meses de cultivo em casa de vegetação, as plantas T3 e T4 tinham acumulado mais massa do que os outros dois grupos, como resultado de ramos mais longos e caules mais grossos, mas a altura média das plantas não diferiu entre os tratamentos. A relação inversa entre profundidade de enraizamento e massa vegetal foi atribuída a uma exploração mais eficiente do solo e a uma maior aeração do sistema radicular mais altamente ramificado e superficial das plantas T3 e T4. Considerando o maior acúmulo de massa por estas plantas, concluiu-se que a restrição da profundidade levou a um maior investimento no crescimento lateral (diâmetro e ramificação) do que vertical, tanto de raízes quanto da parte aérea. Isto foi interpretado com uma resposta plástica compensatória da espécie, para aumento da ancoragem radicular e sustentação da planta.

Initial development of Brazilian pine (*Araucaria angustifolia*) in response to different rooting depths

ABSTRACT - *Araucaria angustifolia* is a tree species of great economical and ecological value. A large soil depth has been regarded as a key factor for the species to reach its characteristic great height, but experimental studies dealing with the effects of soil physical properties on the species growth are mostly lacking. The objective of this study was to evaluate and compare the growth responses of young plants of *A. angustifolia*, when their roots were exposed to the same soil volume but distinct rooting depths. Seeds were planted in pots of different heights and diameters, so that their soil volumes could be kept the same (3 l). Plants were submitted to four substrate depths: 65 (T1), 35 (T2), 20 (T3), and 10 (T4) cm. There were eight experimental units (plants) in each treatment, and they were arranged in a randomized complete block design, each block containing two units per treatment. Contrary to what was expected, after a 10-month growth period in a glass house, the T3 and T4 plants had accumulated more mass than the other two groups, as a result of longer branches and thicker stems, but the average plant height did not differ among treatments. The inverse relationship between rooting depth and plant mass was attributed to a more efficient soil exploitation and a greater aeration of the more highly branched and shallower root system of T3 and T4 plants. Considering the greater mass accumulation of these plants, we conclude that depth restriction led to a greater investment on lateral (diameter and branching) than on vertical growth of both roots and shoots. This was interpreted as a compensatory response to increase root anchorage and plant support.

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1 Coleta, tratamento e plantio dos pinhões.....	11
2.2 Condições de cultivo.....	12
2.2.1 Local.....	12
2.2.2 Recipientes de cultivo.....	12
2.2.3 Substrato de cultivo.....	12
2.3 Delineamento experimental e tratamentos.....	17
2.4 Parâmetros avaliados nas plantas.....	19
2.4.1 Comprimento da parte aérea e do sistema radicular.....	19
2.4.2 Massa seca.....	19
2.4.3 Razões de crescimento.....	19
2.5 Análise estatística dos dados.....	20
3. RESULTADOS.....	21
4. DISCUSSÃO.....	33
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	43
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	44

RELAÇÃO DE TABELAS

Página

Tabela 1 - Características químicas do solo utilizado no experimento.....	15
Tabela 2 - Características dos recipientes de cultivo.....	18
Tabela 3 - Efeitos da profundidade do solo sobre os parâmetros de crescimento da araucária.....	24

RELAÇÃO DE FIGURAS

Página

Figura 2.1 - Bancada de cultivo da casa de vegetação do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS.....	13
Figura 2.2 - Recipientes de cultivo de diferentes alturas e diâmetros utilizados no experimento.....	14
Figura 3.1 - Relação entre profundidade do solo e massa seca da araucária.....	22
Figura 3.2 - Variações temporais no comprimento total da parte aérea da araucária.....	23
Figura 3.3 - Correlação entre a massa seca total (parte aérea + raízes) e diâmetro do caule da araucária, nas diferentes profundidades de solo.....	25
Figura 3.4 - Variações temporais na altura do ramo principal da araucária.....	26
Figura 3.5 - Relação entre a massa seca da raiz principal, raízes laterais, raízes laterais de 1ª ordem e total de raízes (principal + laterais) da araucária com a profundidade do solo.....	27
Figura 3.6 - Relação entre profundidade do solo e o comprimento da raiz principal da araucária.....	28
Figura 3.7 - Aspecto geral da parte aérea e da arquitetura radicular das plântulas da araucária nos diferentes tratamentos de profundidade de solo.....	29
Figura 3.8 - Relação entre a profundidade do solo e a razão de massa entre frações radiculares da araucária.....	31
Figura 3.9 - Bifurcação da raiz principal da araucária.....	32

1. INTRODUÇÃO

O solo é constituído por partículas sólidas de origem mineral e orgânica, que juntos caracterizam a matriz do solo, e pela solução do solo presente nos poros, onde se encontram as raízes em íntimo contato com a água, o ar e os nutrientes presentes nesta região. Características físicas do solo como a textura, estrutura, temperatura, aeração, disponibilidade hídrica e resistência, influenciam diretamente a morfologia e arquitetura radicular (SINGH & SAINJU 1998; FALIK *et al.* 2005; GANATSAS & SPANOS 2005). A absorção de água e nutrientes do solo e a fixação no substrato (ancoragem), estão entre as funções desempenhadas pelas raízes que são inteiramente dependentes da arquitetura do sistema radicular (HARPER *et al.* 1991; KOZLOWSKI & PALLARDY 1997). O termo “arquitetura radicular” refere-se à configuração espacial do sistema radicular. Fazem parte da arquitetura radicular a topologia da raiz e a distribuição; a primeira está relacionada com o grau de ramificação, e a segunda, com a biomassa e/ou comprimento em relação à profundidade do solo, distância do caule e de raízes vizinhas (LYNCH 1995).

Um grande número de condições físicas desfavoráveis do solo, atuando independentemente ou em conjunto, pode limitar o crescimento da raiz (BENGOUGH *et al.* 2006) e, como consequência, o desenvolvimento de toda a planta. A textura (composição granulométrica) e a estrutura (conjunto de agregados) do solo afetam o crescimento das plantas, uma vez que exercem influência no suprimento de água, nutrientes e oxigênio, além de atuar na densidade, resistência e profundidade do solo. (CARMARGO & ALLEONI 1997).

A restrição da profundidade do solo, isto é, a redução do espaço, vertical para o enraizamento efetivo, constitui um fator de estresse para as plantas, pois impossibilita o

pleno desenvolvimento da raiz principal e pode comprometer a ancoragem e estabilidade da planta (BENGOUGH *et al.* 1997; COUTTS *et al.* 1999; CLARK *et al.* 2003; BENGOUGH *et al.* 2006) e limitar seu acesso às camadas mais úmidas e profundas do solo (SINGH & SAINJU 1998). A redução da profundidade efetiva para o enraizamento pode ser resultado da compactação, da presença de solos rasos, ou ainda da presença superficial da camada de água subterrânea (SINGH & SAINJU 1998). Desta forma, a efetiva ancoragem da planta está intimamente relacionada com a estrutura e características do solo (CUCCHI *et al.* 2004).

As raízes tendem a se concentrar nas regiões que apresentam condições mais favoráveis para seu desenvolvimento, geralmente as áreas mais superficiais do solo. Estas regiões geralmente apresentam altas quantidades de matéria orgânica, nutrientes e disponibilidade hídrica. As raízes finas perfazem a maior parte do comprimento total da raiz, sendo de grande importância na captação de água e nutrientes; por outro lado, quando as condições hídricas não são favoráveis, as raízes mais grossas penetram profundamente no solo em busca de regiões mais propícias (SINGH & SAINJU 1998). Árvores que habitam solos rasos estão mais sujeitas a déficits hídricos do que aquelas de solos profundos, pois é sabido que, nas regiões superficiais do solo, a água se não utilizada prontamente pelas raízes, evapora mais prontamente para a atmosfera. Já em solos mais profundos, a água pode ser direcionada para regiões mais profundas e ficar disponível para a planta em momentos de déficit hídrico.

A água armazenada nas camadas mais profundas pode ser utilizada pela planta se esta apresentar uma raiz pivotante bastante desenvolvida capaz de chegar nestas camadas. Além, do acesso direto às águas mais profundas, as raízes pivotantes podem promover o fenômeno de ascensão hidráulica (AH). A AH caracteriza-se pelo deslocamento passivo da água de regiões mais profundas e normalmente mais úmidas

para as superficiais, tipicamente mais secas do solo, seguindo um gradiente de potencial hídrico e utilizando as raízes profundas como vias de deslocamento. Assim, a água torna-se disponível para as raízes desta região, principalmente durante a noite, quando a demanda evaporativa na atmosfera é mais baixa (BURGESS *et al.* 1998; CALDWELL *et al.* 1998; OLIVEIRA *et al.* 2005; KURZ-BESSON *et al.* 2006). Caso o gradiente de potencial hídrico seja invertido, poderá ocorrer um movimento descendente da água, o que levou à recharacterização do fenômeno como de redistribuição hidráulica (RH) (DAWSON 1993). Em ambos os casos, o resultado é uma maior uniformização da disponibilidade da água do solo entre as diferentes camadas. Portanto as raízes profundas não participam apenas na ancoragem da planta, mas também participam da AH e RH e permitem que esta explore as regiões mais profundas do solo.

A espécie *A. angustifolia* (pinheiro brasileiro ou simplesmente araucária), objeto do presente estudo, é uma conífera da família Araucariaceae, que se caracteriza pelo grande porte (até 50 metros de altura e até 2 m de diâmetro) e pela presença de um sistema radicular pivotante característico (REITZ *et al.* 1988; CARVALHO 1994). A família Araucariaceae, grupo mais primitivo de coníferas ainda vivo, apresenta hoje uma distribuição predominantemente austral, que contrasta com sua ampla distribuição durante o Mesozóico. Atualmente é constituída por três gêneros: *Wollemia*, que é representado por uma única espécie, exclusiva do sudeste da Austrália, *Agathis* com 20 espécies, limitadas à Austrália e ilha norte da Nova Zelândia, e *Araucaria*, o gênero mais abundante, diversificado e com maior amplitude geográfica, com 19 espécies no hemisfério sul, das quais duas são oriundas da América do Sul: *A. angustifolia* Bertol. O. Kuntze no Brasil e Argentina e *A. araucana* (Molina) K. Koch no Chile e Argentina; as demais espécies do gênero localizam-se na Nova Caledônia, onde vivem 13 de suas

19 espécies, Ilhas Norfolk, Austrália e Nova Guiné (SETOGUCHI *et al.* 1998; DUTRA & STRANZ 2003, KOCH & CORRÊA 2002).

A araucária (*A. angustifolia*) localiza-se principalmente no leste e na parte central do planalto meridional do Brasil, abrangendo os estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. A espécie ocorre também como manchas esparsas no sul do estado de São Paulo e na Serra da Mantiqueira, chegando até o sul de Minas Gerais, Rio de Janeiro e Espírito Santo, podendo ser encontrada também em pequenas manchas no Paraguai e Argentina (REITZ & KLEIN 1966; HUECK 1972; REITZ *et al.* 1988; BACKES 1988, CARVALHO 1994). No estado do Rio Grande do Sul, a araucária se encontra principalmente no planalto leste e norte do Estado, nas nascentes do Rio dos Sinos, Rio Caí, Rio Taquari e Rio Jacuí. No Alto Uruguai, à noroeste do Estado, penetra profundamente na floresta latifoliada (HUECK 1972; REITZ *et al.* 1988; RAMBO 1994). A espécie é característica da Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), nas formações Aluviais (galeria), Submontana (até 400 m de altitude), Montana (de 400 m até 1000 m de altitude) e Alto-Montana (acima de 1000 m de altitude) (PROJETO RADAMBRASIL 1986; LEITE 2002).

A floresta com araucária ocupava até o início do século XX uma extensão de aproximadamente 200 mil quilômetros quadrados: 40% no Paraná, 31% em Santa Catarina e 25% de território no Rio Grande do Sul (CARVALHO 1994). Em todo o sul do Brasil, a exploração da araucária iniciou de forma lenta entre os séculos XVIII e XIX, mas só foi no século XX (entre 1915 e 1960) que a devastação foi mais intensa. Em 1968, o Brasil exportou mais de um bilhão de metros cúbicos de madeira, onde 55% da produção eram provenientes do Rio Grande do Sul (KOCH & CORRÊA 2002). Plantios em pequena escala de araucária começaram em 1930, na região sul do país, só que em poucas localidades. Em 1966, iniciou-se o reflorestamento em grande escala,

com o objetivo de compensar o desmatamento das florestas nativas com araucária, só que ao invés de plantarem *A. angustifolia*, foram plantadas árvores exóticas como *Pinus* spp. e *Eucalyptus* spp. (FINEP-UFPR 1980). Como resultado da ampla devastação ocorrida no passado e da fraca reposição da espécie em programas de reflorestamento, resta hoje apenas cerca de 2% da mata original.

O clima na área de distribuição das florestas com araucária no Brasil é subtropical, podendo ser do tipo Cfa ou Cfb segundo a classificação de Köppen (MORENO 1961). A precipitação média anual é de 1.200 a 2.500 mm, de distribuição uniforme na área sul de ocorrência, e de 1.600 a 2.000 mm na área norte do país (CARVALHO 1994). A araucária ocorre nas mais diversas classes de solos, destacando-se os Latossolos, Cambissolos, Nitossolos, Argissolos, Chernossolos e Neossolos Litólicos (STRECK *et al.* 2002). Estes solos são todos caracteristicamente ácidos, mas variam quanto à profundidade, drenagem e fertilidade. Na formação Montana (de 400 até 1000 m de altitude), que é a formação mais extensa da Floresta Ombrófila Mista, os solos mais férteis são os Brunizéns (Chernossolos), de média profundidade, e os Litólitos (Neossolo Litólico), rasos, derivados de derrames básicos e estabelecidos em áreas de relevo forte ondulado. Na parte nordeste do Planalto das Araucárias, situa-se a formação Alto-Montana da Floresta Ombrófila Mista (acima de 1000 m de altitude), onde ocorrem Cambissolos pedregosos muito pobres em nutrientes e relevo fortemente ondulado (PROJETO RADAMBRASIL 1986).

A floresta com araucária apresenta uma estratificação bastante evidente, onde o estrato superior é formado exclusivamente pela própria espécie, o segundo estrato por *Podocarpus lambertii* e por diversas latifoliadas, como *Ocotea* e *Ilex*, e o terceiro por vegetação arbustiva (BACKES 1983; CARVALHO 1994). Nos troncos destes estratos inferiores, existe ainda, uma grande variedade de epífitos como orquídeas, musgos e

líquens (RAMBO 1994). Devido à grande quantidade de ramos caídos no solo e fraca luminosidade, o estrato herbáceo é pouco desenvolvido (BACKES 1983).

A araucária forma agrupamentos sobre os campos, preferencialmente em depressões e cursos d'água, onde se iniciam os capões e matas de galerias (REITZ *et al.* 1988). A maior expansão da floresta com araucária sobre o campo no sul do Brasil (Paraná e Santa Catarina) só iniciou cerca de 1500 anos atrás, no período pós glacial do Holoceno Superior, em resposta, provavelmente, a um clima mais úmido e sem período de seca pronunciado (DUTRA & STRANZ 2003; PILLAR 2003; BEHLING *et al.* 2004; BEHLING *et al.* 2005). Nos dias atuais, esta floresta continua naturalmente se expandindo sobre os campos (OLIVEIRA 2003; DUARTE *et al.* 2006; FONTOURA *et al.* 2006), e os fatores bióticos e abióticos que contribuem para este avanço necessitam ser experimentalmente abordados. Acredita-se que o estabelecimento de arbustos e árvores isoladas em comunidades campestres facilite a colonização de plântulas florestais através de modificações microclimáticas e edáficas. DUARTE *et al.* (2006) verificaram que indivíduos isolados de araucária no campo funcionam como plantas berçário e poleiros, atraindo aves dispersoras e, desta forma, promovendo o estabelecimento de novas espécies sobre este ambiente. Por outro lado, os regimes de pastejo e fogo estão influenciando o retardamento deste processo (OLIVEIRA 2003; FONTOURA *et al.* 2006). Ainda a respeito da sucessão nos campos, ZANINI *et al.* (2006) investigaram os processos que medeiam esta sucessão. Entre os vários resultados obtidos, os autores concluíram que a competição por nutrientes e mortalidade de plântulas de *A. angustifolia* por formigas são importantes fatores que podem estar contribuindo para o retardamento da colonização desta espécie sobre os campos.

Diversos estudos já foram realizados com o objetivo de conhecer diferentes aspectos sobre a fisiologia e ecofisiologia do pinheiro brasileiro e, assim, explicar e

prever, respectivamente seus padrões atual e futuro de distribuição espacial e temporal. Estudos iniciais enfocaram características da viabilidade e germinação dos pinhões (PRANGE 1964; FERREIRA & HANDRO 1979; ÁQUILA & FERREIRA 1984). A tolerância ao sombreamento nos estágios iniciais de desenvolvimento foi evidenciada tanto em casa de vegetação quanto no campo (INOUE *et al.* 1979; INOUE & TORRES 1980; DUARTE & DILLENBURG 2000; DUARTE *et al.* 2002; FRANCO 2003). As relações hídricas da espécie ainda estão pobremente caracterizadas, mas as evidências experimentais disponíveis apontam para um comportamento conservador da espécie em relação à água (YAMASAKI 2000) e para a existência de estruturas anatômicas foliares de estocagem de água (MASTROBERTTI & MARIATH 2003). Do ponto de vista nutricional, a espécie mostrou-se fortemente dependente de associações micorrízicas (ZANDAVALLI *et al.* 2004; MOREIRA-SOUZA 2001). As relações da espécie com o nitrogênio foram recentemente caracterizadas do ponto de vista da disponibilidade a campo das suas diferentes formas inorgânicas (GARBIN *et al.* 2006) e com relação à forma preferencial de uso pela espécie, apontando para a preferência da forma amoniacal (GARBIN 2005; FRANCO *et al.* 2005).

A maioria dos estudos de cunho ecofisiológico com *A. angustifolia* e que enfocaram fatores abióticos centraram-se na disponibilidade de recursos, como água, luz e nutrientes. A importância de propriedades físicas do solo, onde se inclui a profundidade, tem sido pouco explorada experimentalmente. Na década de cinquenta, VAN DER VLIET (1958) já chamava a atenção para tal importância. Este autor realizou um importante trabalho, onde propôs o plantio de mudas de *A. angustifolia* com raízes cortadas, para melhor adaptação da raiz do pinheiro a terras menos profundas. Segundo o autor, a raiz pivotante da espécie apresenta pouca adaptabilidade às circunstâncias adversas, como terras com pouca profundidade e lençol d'água próximo

da superfície. Desta forma, a raiz profunda e sensível da araucária ao impedimento mecânico, acabaria sendo um fator limitante no seu crescimento. Por este motivo, segundo o autor, a espécie cresce melhor em terras úmidas e profundas, onde pode desenvolver plenamente a raiz pivotante. O autor sugere, ainda, que a araucária é um bom indicador de profundidade do solo: onde há pinheiros altos, o solo é profundo; onde existem pinheiros baixos, o solo é menos profundo. Trabalhos posteriores também ressaltaram a importância da profundidade no crescimento efetivo do sistema radicular da araucária (OLIVEIRA 1963; BLUM 1980; MALINOVSKI & STÖHR 1980; MATTOS 1994) e diferentes autores constataram um maior crescimento da espécie em solos bem estruturados e principalmente profundos e atribuíram este melhor crescimento à possibilidade da espécie desenvolver plenamente sua raiz pivotante; em solos rasos, o crescimento menos significativo estaria associado ao desenvolvimento de um sistema de raízes fasciculadas, com crescimento lateral (HOUGH & DIETRICH 1979; CAMARGO *et al.* 1987; HOUGH 1981 *apud* CARVALHO 1994; FINEP-UFPR 1980; SILVA *et al.* 2001 PUCHALSKI *et al.* 2006). No entanto, estas relações entre crescimento a características do solo baseiam-se em correlações e carecem de suporte experimental.

Mais recentemente, MÓSENA & DILLENBURG (2004) investigaram a influência da compactação no crescimento inicial da *A. angustifolia*, tendo sido demonstrado que alterações nas propriedades físicas do solo, provocadas pela compactação, ocasionam modificações na morfologia do sistema radicular do pinheiro brasileiro, em especial na raiz pivotante, que se torna mais curta e grossa com o aumento da densidade do solo. No entanto, este estudo, conduzido em vasos, não constatou efeitos negativos destas alterações radiculares sobre o crescimento da espécie.

Estudos relacionados com o efeito da profundidade do solo no desenvolvimento radicular de espécies arbóreas abordam, na sua grande maioria, os efeitos da compactação e da restrição imposta por recipientes de diferentes tamanhos (e.g., TSCHAPLINSKI & BLAKE 1985). No primeiro caso, não há uma restrição absoluta ao aprofundamento do sistema radicular, pois este dependerá da capacidade da raiz de vencer a camada compactada. No segundo caso, embora a profundidade seja efetivamente reduzida, ela vem tipicamente acompanhada de alterações no volume de solo disponível. A fim de que se possa melhor isolar o efeito da profundidade, variações no volume precisam ser evitadas. Estudos desta natureza são praticamente inexistentes.

Estudos sobre o ajuste da *A. angustifolia* ao ambiente edáfico receberam pouca atenção experimental até agora (no entanto, ver MÓSENA & DILLENBURG 2004). O conhecimento dos fatores ecológicos e fisiológicos, que influenciam o crescimento da araucária possibilitará compreender o comportamento da espécie frente a diferentes condições ambientais, com isso fornecendo subsídios para a sugestão de práticas de reflorestamento e regeneração natural da espécie. Assim, o presente trabalho tem como objetivo geral estudar respostas de crescimento de plantas jovens de *A. angustifolia* em diferentes profundidades de solo, utilizando, como abordagem experimental, o cultivo da espécie em recipientes de diferentes profundidades, mas de iguais volumes.

De forma mais específica o trabalho busca caracterizar (1) as modificações no padrão de crescimento de raízes no desenvolvimento inicial do pinheiro brasileiro em resposta a diferentes profundidades de solo; e (2) a influência destas modificações sobre o desenvolvimento da parte aérea na fase inicial de crescimento. Duas hipóteses principais foram inicialmente colocadas: (1) quando as plantas são cultivadas em mesmo volume de solo, aquelas que têm uma maior profundidade disponível para o enraizamento alcançarão maior altura da parte aérea. Tal hipótese está baseada no

pressuposto de que um maior aprofundamento do sistema radicular proporciona maior ancoragem e permite às árvores atingirem maiores alturas; e (2) quando as plantas são cultivadas em mesmo volume de solo, elas acumularão a mesma biomassa, independente da profundidade disponível para o alongamento radicular. Este hipótese parte do pressuposto de que o acúmulo de massa depende do volume de solo e, portanto, de seus recursos e não da distribuição espacial deste volume.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Coleta, tratamento e plantio dos pinhões

Os pinhões utilizados no experimento foram adquiridos no município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, no mês de junho de 2005, e armazenados, durante trinta dias, em sacos plásticos em geladeira, no laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), até o momento do plantio.

Antes do plantio, as sementes foram selecionadas manualmente de acordo com o tamanho e o estado geral de sanidade dos envoltórios externos. Foram selecionados aqueles acima de 6 cm de comprimento, pois, segundo SPOLTZ (1967) e CARVALHO (1994), estes são capazes de produzir plântulas com melhores características de desenvolvimento. Após este procedimento, os pinhões foram submetidos ao teste d'água, onde as sementes foram imersas em água e retiradas as sobrenadantes, consideradas inviáveis (MARTINO 1972). Os pinhões selecionados no teste d'água, foram posteriormente desinfestados em solução de hipoclorito de sódio a 2% ,durante 20 minutos, e depois enxaguados abundantemente em água destilada.

Para acelerar a germinação, os pinhões foram escarificados mecanicamente, através da remoção dos envoltórios externos de cerca de 1/3 do extremo proximal das sementes. Este procedimento promove uma germinação mais uniforme e em menor tempo (AQUILA & FERREIRA 1984). Após a seleção, desinfestação e escarificação, os pinhões foram postos para germinar em bandeja contendo vermiculita autoclavada e úmida, no laboratório de Ecofisiologia Vegetal. Após duas semanas, quando as radículas alcançaram de 5 a 26 mm de comprimento, as sementes foram plantadas

individualmente nos recipientes de cultivo. Houve a perda de uma unidade experimental após o plantio.

2.2 Condições de cultivo

2.2.1 Local

O experimento foi conduzido na casa de vegetação do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS, no período de 04 de agosto de 2005 a 22 de maio de 2006. Os recipientes de cultivo foram mantidos em bancada de madeira (Figura 2.1).

2.2.2 Recipientes de cultivo

Como recipientes de cultivo, foram utilizados canos de PVC de diferentes alturas (h) e diâmetros (\emptyset): $\emptyset = 7,5$ cm e h = 80 cm; $\emptyset = 10$ cm e h = 45 cm; $\emptyset = 15$ cm e h = 30 cm; $\emptyset = 20$ cm e h = 20 cm (Figura 2.2). Foi mantido o mesmo volume de solo em todos os recipientes (3 litros). A base dos canos de PVC foi feita de madeira (compensado), previamente impermeabilizada com Adesivo Araldite e apoiada em arrebites perfurados nos recipientes. Para os recipientes de maior altura (80 cm) e menor diâmetro (7,5 cm), foi feita uma base de madeira para aumentar a estabilidade e evitar queda e perda de unidade amostral (Fig. 2.2).

2.2.3 Substrato de cultivo

O substrato utilizado no experimento consistiu de uma mistura na proporção 1:1 de areia de textura média, previamente lavada, e de substrato orgânico comercial (Plantmax). Uma amostra deste substrato foi encaminhada ao Laboratório de Análises da Faculdade de Agronomia da UFRGS, para análises químicas (Tab. 1). As altas quantidades de P, K e matéria orgânica presentes foi devido à composição do substrato orgânico utilizado.



Figura 2.1 - Bancada de cultivo da casa de vegetação do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da UFRGS, onde foi mantido o experimento.

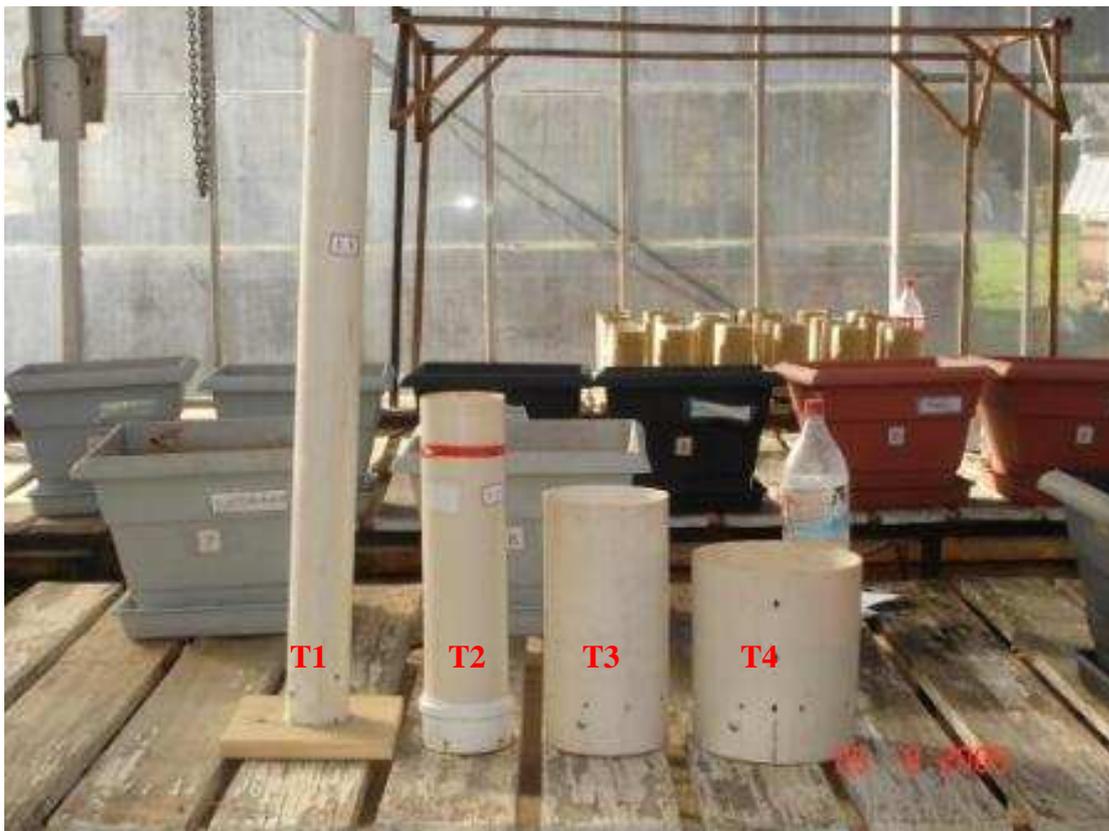


Figura 2.2 - Recipientes de cultivo de diferentes alturas e diâmetros utilizados no experimento.

Tabela 1: Características químicas do solo utilizado no experimento

Parâmetro	Valor
pH (água)	5.2
P (mg.dm ⁻³)	> 100
K (mg.dm ⁻³)	364
M.O. (%)	8.9
Al _{troc.} (cmol .dm ⁻³)	0.3
Ca _{troc.} (cmol _c .dm ⁻³)	6.2
Mg _{troc.} (cmol _c .dm ⁻³)	3.3
Al+H (cmol _c .dm ⁻³)	3.9
CTC (cmol _c .dm ⁻³)	14.3
Saturação por bases (%)	73
Saturação por Al (%)	2.8
Relação Ca.Mg ⁻¹	1.9
Relação Ca.K ⁻¹	7
Relação Mg.K ⁻¹	3.5
Argila (%)	8

pH do solo determinado em água numa relação solo:água 1:1; P e K determinados pelo método Mehlich 1; M.O.(matéria orgânica) obtida por método de digestão úmida; Al, Ca e Mg trocáveis extraídos com KCl mol L⁻¹; CTC = capacidade de troca de cátions; argila determinada pelo método do densímetro. Análises realizadas pelo Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

O conteúdo gravimétrico de água no solo (θ_m), na capacidade de vaso, foi estabelecido previamente. Dois recipientes de cada tratamento, contendo o mesmo substrato utilizado no experimento, foram irrigados até a saturação e deixados para drenar durante 24 horas. Em seguida, o substrato foi pesado para obtenção da massa úmida na capacidade de vaso; após, foi colocado em bandejas para secar em estufa a 60°C e novamente pesado para obtenção da massa seca. A equação que permitiu o cálculo do θ_m foi a seguinte:

$$\theta_m = m_{cv} - m_s / m_s (x100)$$

onde: m_{cv} = massa de solo na capacidade de vaso; m_s = massa de solo seco.

O valor obtido foi de 0,24 g de água por g de solo (substrato) seco. A fim de evitar o encharcamento excessivo do substrato, o conteúdo gravimétrico de água no solo foi ajustado a 70% da capacidade de vaso ($\theta_m = 0,17 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$ solo seco). Para repor as perdas por evapotranspiração e manter o substrato a 70% da capacidade de vaso, os recipientes de cultivo foram pesados semanalmente e adicionada a quantidade de água necessária. Devido aos tratamentos apresentarem diferenças na área de evapotranspiração, a superfície de todos os recipientes foi coberta com uma camada de cerca de 2 cm de bolinhas de isopor (0,4 cm de diâmetro) para tornar mais homogênea a evaporação e evitar a perda excessiva de água do solo para a atmosfera.

2.3 Delineamento experimental e tratamentos

As plantas foram submetidas a quatro tratamentos de profundidade (Tab. 2): T1, T2, T3, T4, mantendo-se o volume constante do solo em 3 litros. Cada tratamento foi repetido 8 vezes, perfazendo um total de 32 unidades experimentais (a unidade experimental perdida pertencia ao tratamento T1, no qual restaram 7 unidades experimentais). Foram realizadas medições de irradiância, com o objetivo de quantificar as variações na quantidade de luz ao longo da bancada e entre os topos dos diferentes recipientes utilizados. As medições foram realizadas no mês de agosto entre 11h30min e 12h00min da manhã, com o sensor de quanta de luz LI-190S-1 de um porômetro de estado estacionário (modelo LI-1600, Licor Inc., EUA). As medições foram realizadas em 3 pontos ao longo da bancada, sendo que em cada ponto foram feitas 4 medições em diferentes alturas: 80, 45, 30 e 20cm. Estas alturas correspondem às alturas dos recipientes de cultivo. Para cada ponto e para cada altura foi calculado o valor médio de irradiância. Os valores médios obtidos nos pontos 1, 2 e 3 (variação horizontal) foram, respectivamente, 893,7, 1008,7 e 910,0 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, demonstrando pouca variação na intensidade de luz ao longo da bancada. Os valores médios de irradiância nas diferentes alturas (variação vertical) foram também bastante semelhantes entre si (Tab. 2).

O delineamento experimental foi o de blocos completamente casualizados, onde cada bloco (de um total de 4) apresentava duas unidades experimentais por tratamento, sorteadas aleatoriamente dentro de cada bloco. O bloqueamento foi feito em função da posição dos vasos na bancada, a fim de reduzir a variabilidade, embora pequena, associada à heterogeneidade da irradiância presente na casa de vegetação. Os recipientes dentro de cada bloco eram mudados de posição (rotação no sentido horário) a cada 15 dias.

Tabela 2: Características dos recipientes de cultivo

TRATAMENTOS	ALTURA DOS RECIPIENTES (cm)	PROFUNDIDADE DO SOLO (cm)	DIÂMETRO DOS RECIPIENTES (cm)	VOLUME DE SOLO (litros)	IRRADIÂNCIA NO TOPO DOS RECIPIENTES ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
T1	80	65	7,5	3	854,96
T2	45	35	10	3	925
T3	30	20	15	3	966,65
T4	20	10	20	3	1003,31

2.4 Parâmetros avaliados nas plantas

2.4.1. Comprimento da parte aérea e do sistema radicular

O crescimento da parte aérea começou ser avaliado 35 dias após o plantio, através de medidas do comprimento do ramo principal (altura das plantas) e do comprimento total da parte aérea (somatório dos comprimentos dos ramos laterais e do ramo principal), feitas com uma régua milimetrada. As medições da parte aérea foram realizadas semanalmente. Ao final do experimento foram avaliados o diâmetro da porção mediana do caule, com o uso de um paquímetro, e as respostas morfológicas do sistema radicular às diferentes profundidades de solo, através de registro fotográfico. Foram também realizadas medidas de comprimento da raiz principal, e as raízes laterais de primeira ordem foram coletadas e desenhadas em folha de papel para posterior medição do comprimento. Todas as medidas de comprimento foram obtidas com uma régua milimetrada.

2.4.2 Massa seca

Após as avaliações de comprimento mencionadas acima, parte aérea, raiz principal, raízes laterais de primeira ordem (RL1) e raízes laterais das demais ordens (RL>1) foram secas individualmente em estufa a 60°C, até atingirem massa constante e posteriormente pesadas para obtenção da massa seca.

2.4.3 Razões de crescimento

A partir dos valores de comprimento e massa seca da parte aérea, raiz principal e raízes laterais, foram calculadas as seguintes razões, para caracterizar os padrões de alocação de crescimento entre diferentes porções da planta: razão entre massa total de raízes (principal + laterais) e parte aérea; razão de massa entre raízes laterais e raiz principal; razão entre comprimento de raízes laterais de primeira ordem e raiz principal; razão entre o número de raízes laterais de primeira ordem e o comprimento da raiz

principal; razão entre comprimento total dos ramos laterais e altura do ramo principal (grau de ramificação da parte aérea). A fim de se obter um indicador da espessura das raízes, avaliou-se o comprimento radicular específico (CRE, razão entre comprimento e massa) da raiz principal (RP) e das raízes laterais de primeira ordem (RL1).

2.5. Análise estatística dos dados

Os parâmetros obtidos foram analisados no programa estatístico SIGMASTAT (*SPSS Institute Inc., version 2.03*), através de Análise de Variância (ANOVA), na qual foram usadas como fontes de variação blocos e tratamentos. A análise dos dados foi complementada com o teste de separação de médias de Fisher DMS, quando a ANOVA indicou efeito significativo dos tratamentos ($P \leq 0,05$). Para os testes de separação de médias, foram também ressaltadas diferenças associadas a valores de $P \leq 0,10$ (forte tendência à significância estatística).

3. RESULTADOS

As plantas dos tratamentos de menor profundidade (T3 e T4) apresentaram maior crescimento, tanto em termos de acúmulo de massa total e de parte aérea (Fig. 3.1) quanto em relação ao comprimento total da parte aérea (Fig. 3.2). Além disso, estas plantas apresentaram maior engrossamento do caule (Tab. 3), que vai ao encontro com a forte correlação entre a massa total da planta e o diâmetro do caule (Fig. 3.3). Em relação à altura do ramo principal, houve diferença significativa entre os tratamentos somente entre o quarto e décimo mês (Fig. 3.4).

Apesar das reduções significativas na massa de raízes laterais com o aumento da profundidade, não houve diferença significativa entre os tratamentos na massa radicular total (Fig. 3.5). Isto se deveu à ausência de diferenças na massa da raiz principal, a qual contribui de forma majoritária para a massa radicular. Apesar do maior comprimento radicular específico (CRE) da raiz principal (Tab. 3) nas maiores profundidades (raízes menos espessas), esta atingiu maior comprimento nestes tratamentos (Fig. 3.6). As diferenças em massa das RL1 foram menos acentuadas do que as diferenças na massa total de raízes laterais, atestando a importância das diferenças associadas às raízes laterais de maiores ordens. Com relação às RL1, as reduções em massa com o aumento da profundidade (Fig. 3.5) deveram-se principalmente às reduções no CRE das mesmas, uma vez que o comprimento radicular destas não diferiu entre os tratamentos (Tab. 3). O maior comprimento da raiz principal (RP) nas plantas de substrato mais profundo (Figs. 3.6 e 3.7) e o maior número de RL1 destas (Tab. 3) não permitiu que aquelas plantas atingissem um maior comprimento total de RL1, devido à restrição lateral imposta ao crescimento destas.

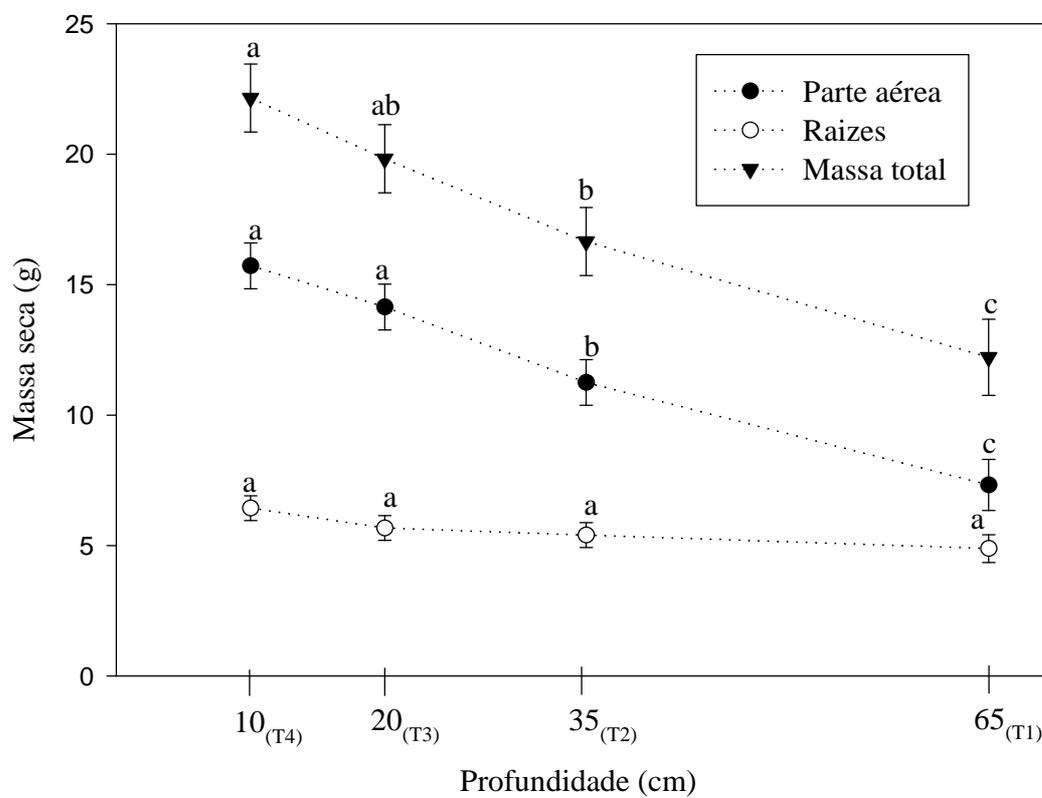


Figura 3.1 – Relação entre profundidade do solo e massa seca da araucária. As barras verticais indicam erro padrão da média da ANOVA. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($P \leq 0,05$).

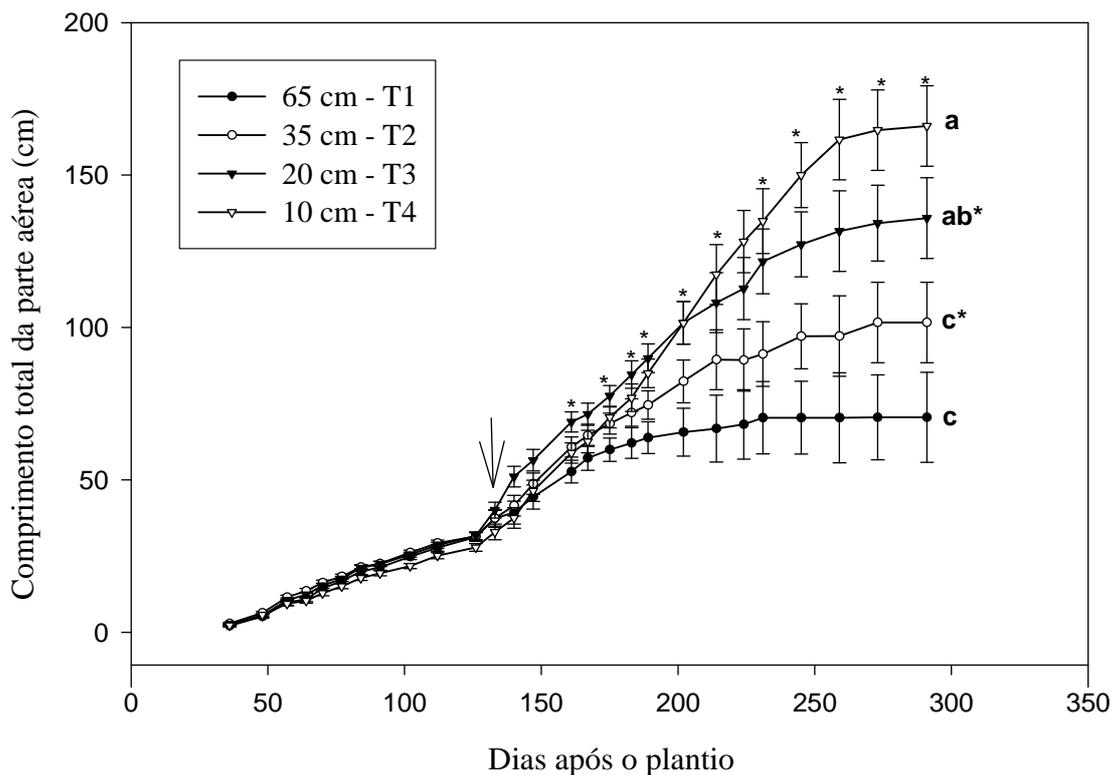


Figura 3.2 – Variações temporais no comprimento total da parte aérea da araucária. As barras verticais indicam erro padrão da média da ANOVA. Diferenças significativas entre os tratamentos são indicadas por asterisco ($P \leq 0,05$). No final do experimento, letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($P \leq 0,05$, exceto para T2 x T3 onde $P = 0,079$). A seta indica o início da ramificação da parte aérea.

Tabela 3: Efeitos da profundidade do solo sobre os parâmetros de crescimento da araucária. Os valores apresentados são médias, acompanhadas pelo erro padrão da ANOVA

Profundidade (cm)	TR/PA (g.g ⁻¹)	RL1/RP (cm.cm ⁻¹)	NRL1/RP (#.cm ⁻¹)	CRE _{RP} (cm.g ⁻¹)	CRE _{RL1} (cm.g ⁻¹)	CTRL/AP (cm. cm ⁻¹)	DC (mm)	NRL1 (#)	CRL1 (cm)	CTR (cm)
65 (T1)	0,68 (0,03) a	8,95 (1,42) b	1,37 (0,22) a	17,27 (1,50) A	810,73 (86,18) a	0,91 (0,29) c	4,65 (0,34) b	87,50 (7,15) a	578,22 (71,51) a	643,22 (73,10) a
35 (T2)	0,48 (0,03) b	9,08 (1,27) b	1,13 (0,20) a	14,96 (1,34) Ab	664,49 (77,08) ab	1,70 (0,26) b	5,18 (0,31) b	65,12 (6,40) b	526,67 (63,96) a	585,61 (65,38) a
20 (T3)	0,40 (0,03) c	15,55 (1,27) a	1,52 (0,20) a	10,72 (1,34) C	467,62 (77,08) c	2,28 (0,26) b	6,27 (0,31) a	51,87 (6,40) bc	543,46 (63,96) a	578,37 (65,38) a
10 (T4)	0,41 (0,03) bc	14,08 (1,27) a	1,13 (0,20) a	11,06 (1,34) C	408,53 (77,08) c	3,0 (0,26) a	6,43 (0,31) a	44,75 (6,40) c	565,81 (63,96) a	606,91 (65,38) a

TR/PA = razão de massa entre total de raízes (principal + laterais) e parte aérea, RL1/RP = razão comprimento de raízes laterais de primeira ordem e raiz principal, NRL1/RP = razão entre número de raízes laterais de primeira ordem e raiz principal, CRE_{RP} = comprimento radicular específico da raiz principal, CRE_{RL1} = comprimento radicular específico das raízes laterais de primeira ordem, CTRL/AP = razão entre o comprimento total dos ramos laterais e altura do ramo principal, DC = diâmetro do caule, NRL1 = número de raízes laterais de 1ª ordem, CRL1 = comprimento das raízes laterais de 1ª ordem, CTR = comprimento total de raízes (principal + laterais de 1ª ordem). Dentro das colunas, letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($P \leq 0,05$, exceto para T2xT3 em TR/PA e CRE_{RL1}, T2xT4 em CRE_{RP} e CTRL/AP e T3xT4 e T1xT2 em CTRL/AP, onde $P \leq 0,10$).

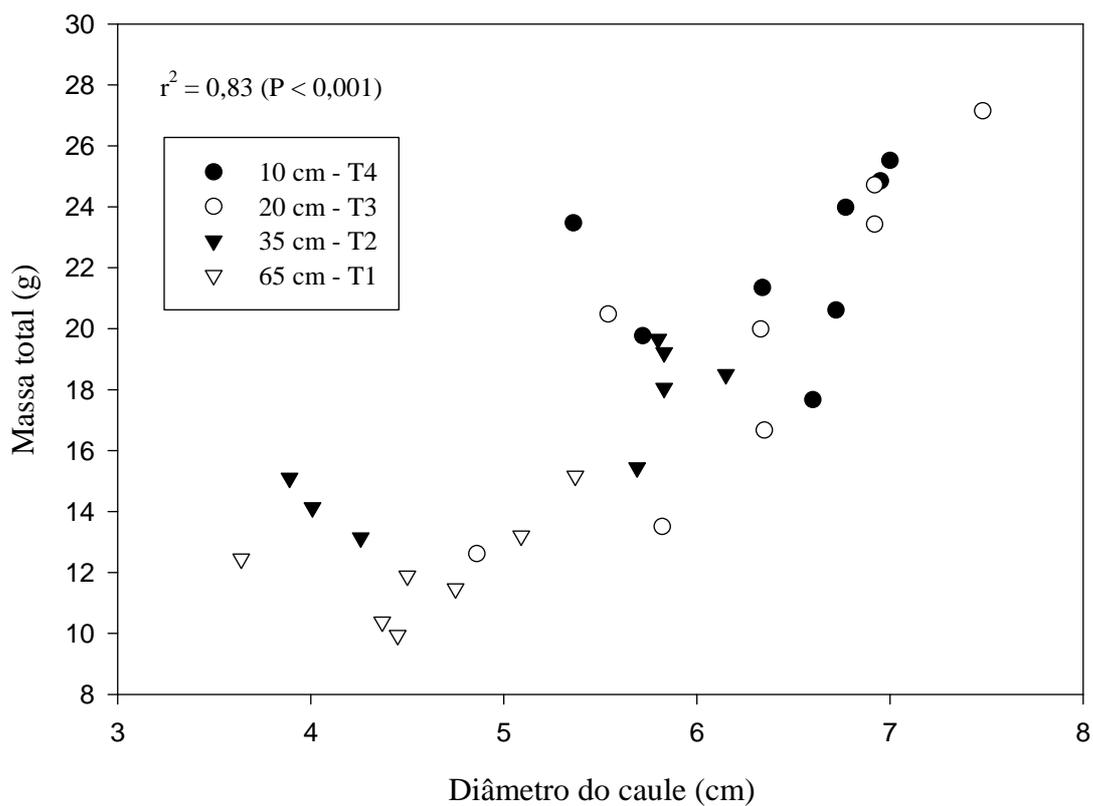


Figura 3.3 - Correlação entre a massa seca total (parte aérea + raízes) e diâmetro do caule da araucária, nas diferentes profundidades de solo.

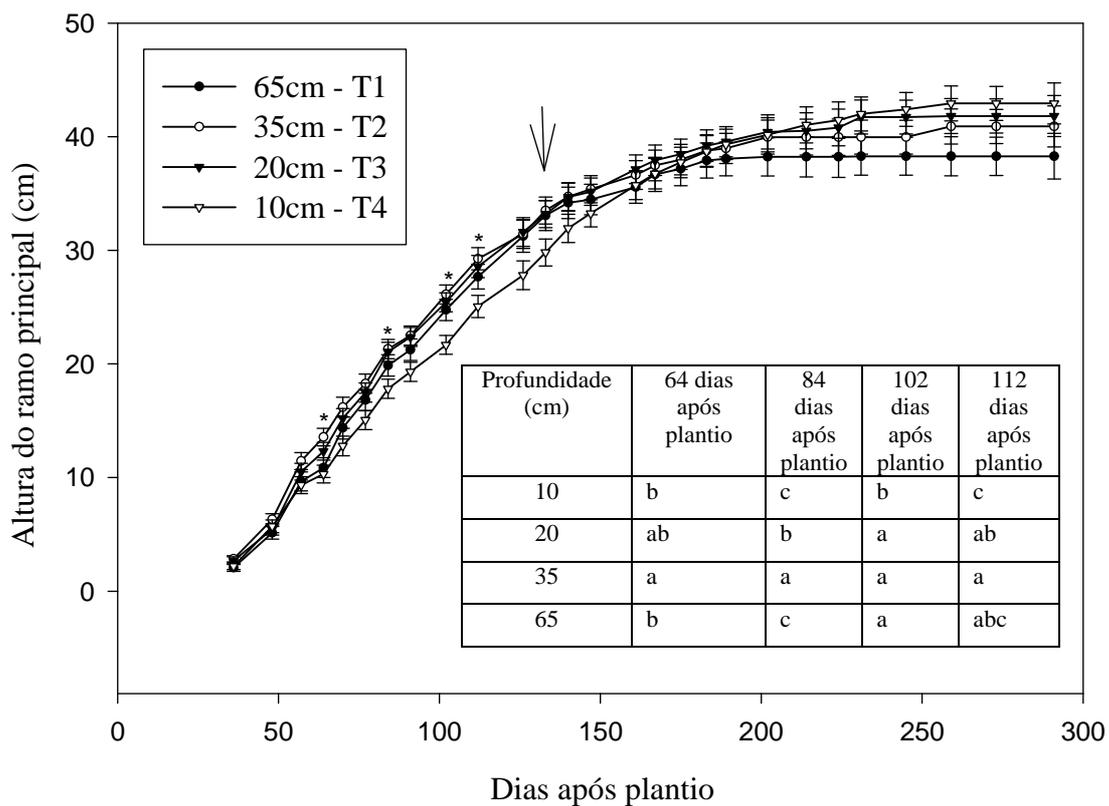


Figura 3.4 – Variações temporais na altura do ramo principal da araucária. As barras verticais indicam o erro padrão da média da ANOVA. Valores médios seguidos de asterisco diferiram entre os tratamentos ($P \leq 0,05$). A seta indica o início da ramificação da parte aérea. O quadro inserido dentro do gráfico indica as comparações estatísticas para os dias assinalados, onde letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos.

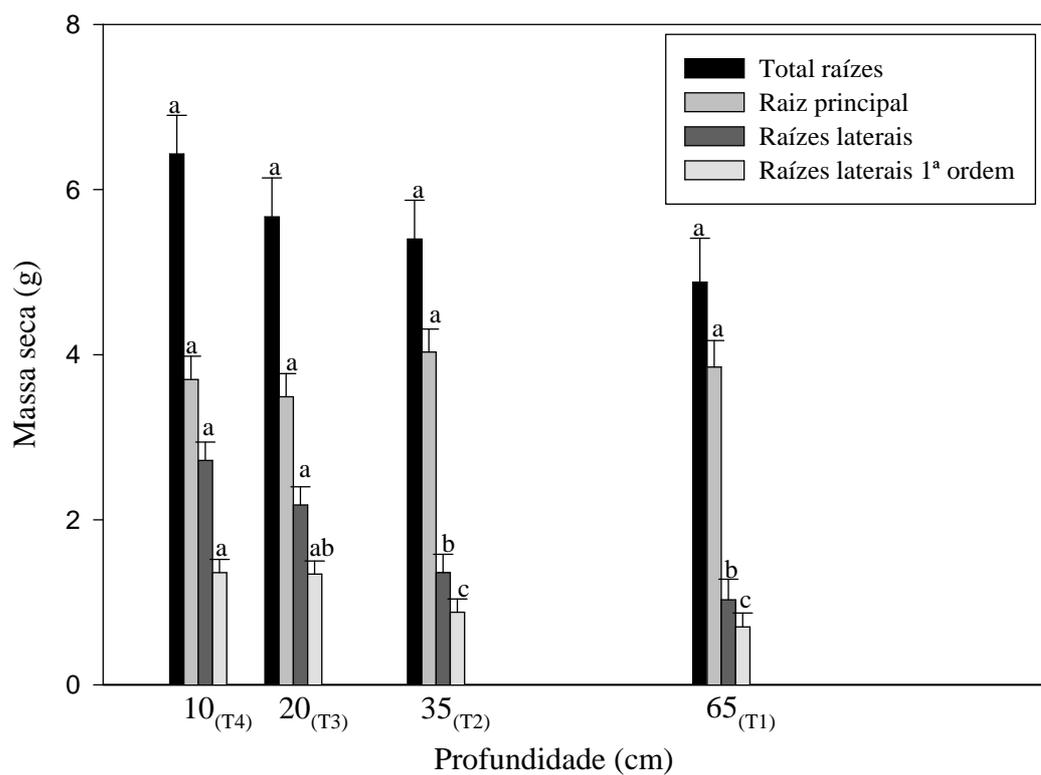


Figura 3.5 – Relação entre a massa seca da raiz principal, raízes laterais, raízes laterais de 1ª ordem e total de raízes (principal + laterais) da araucária com a profundidade do solo. As barras verticais indicam o erro padrão da média da ANOVA. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($P \leq 0,05$, exceto para T4xT2 e T3xT2, onde $P \leq 0,06$).

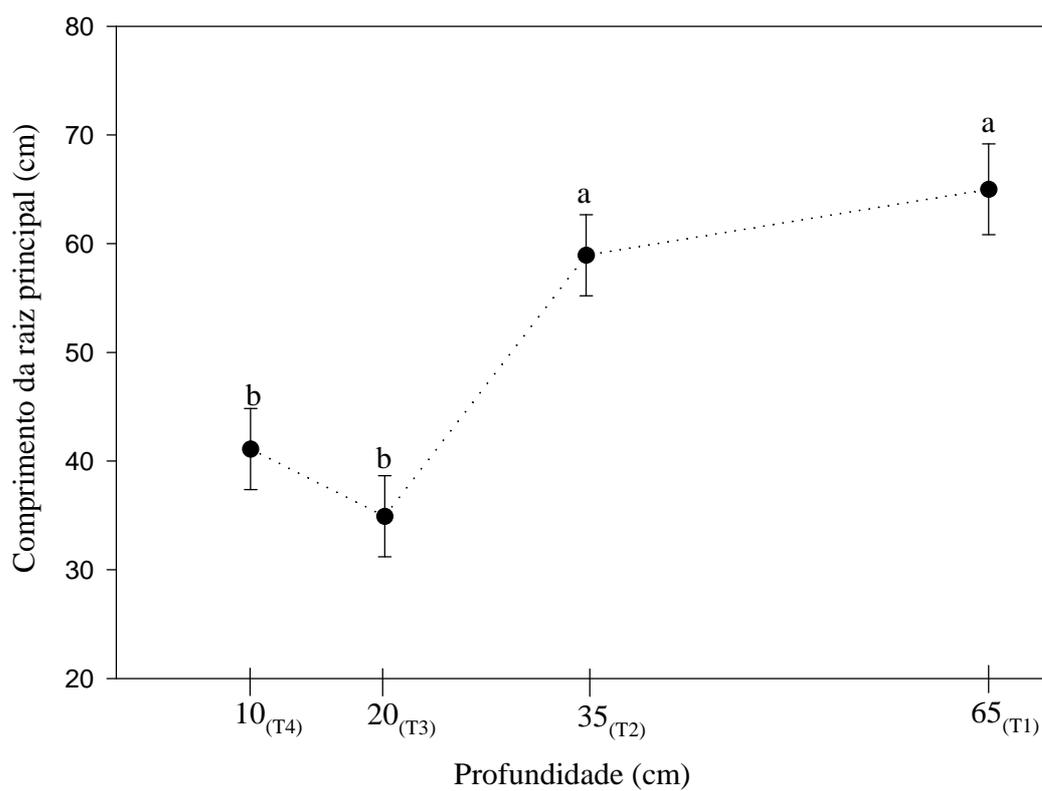


Figura 3.6 – Relação entre profundidade do solo e o comprimento da raiz principal da araucária. As barras verticais indicam o erro padrão da média da ANOVA. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($P \leq 0,05$).

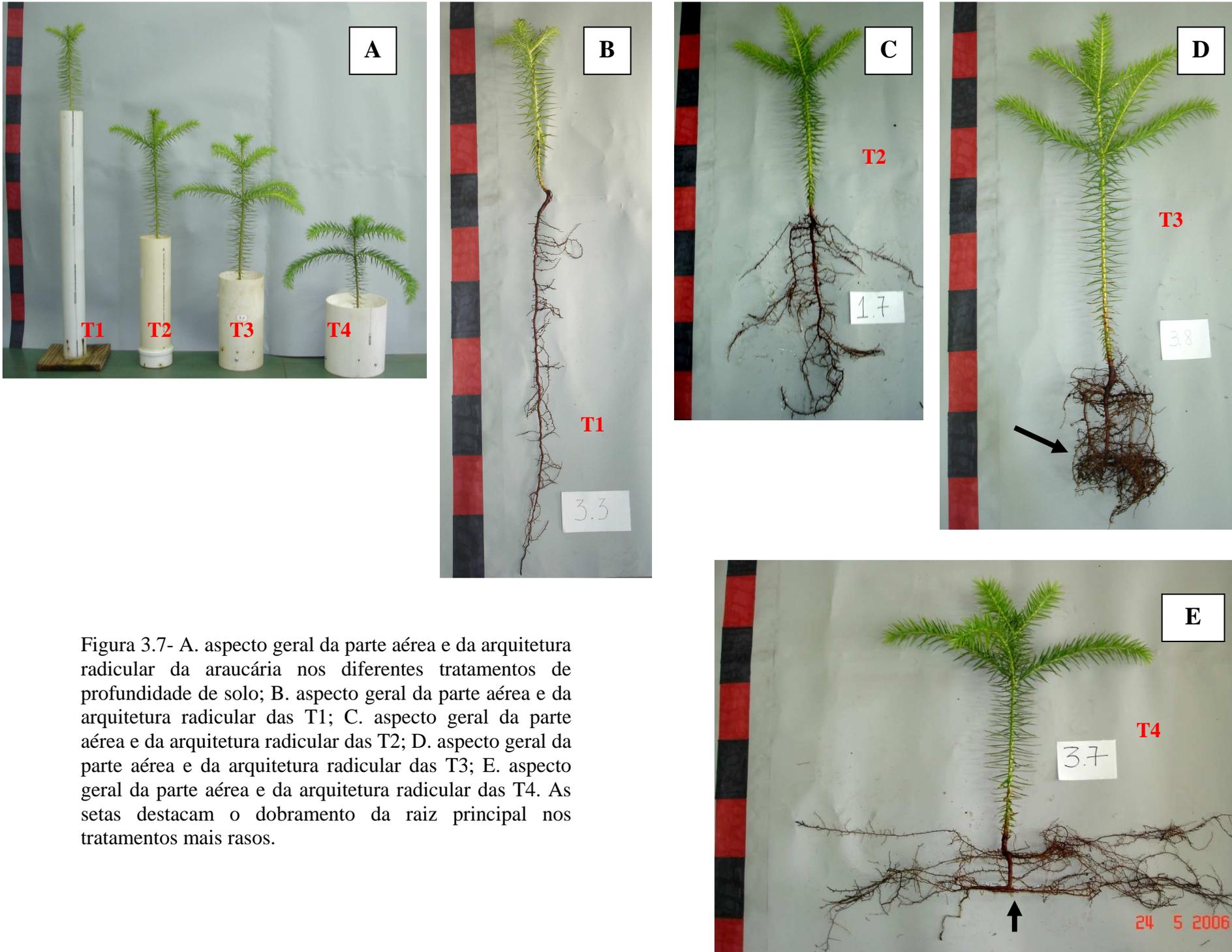


Figura 3.7- A. aspecto geral da parte aérea e da arquitetura radicular da araucária nos diferentes tratamentos de profundidade de solo; B. aspecto geral da parte aérea e da arquitetura radicular das T1; C. aspecto geral da parte aérea e da arquitetura radicular das T2; D. aspecto geral da parte aérea e da arquitetura radicular das T3; E. aspecto geral da parte aérea e da arquitetura radicular das T4. As setas destacam o dobramento da raiz principal nos tratamentos mais rasos.

As plantas T1 apresentaram maior razão de massa raiz : parte aérea do que os demais tratamentos (Tab. 3) e, juntamente com as T2, menor investimento em raízes laterais, tanto de 1ª ordem quanto de ordens maiores do que as plantas T3 e T4, atestado pelas menores razões de massa entre raízes laterais e a principal daquelas do que destas (Fig. 3.8) e pela menor razão de comprimento entre as RL1 e a raiz principal (Tab. 3). Assim, fica caracterizado o maior grau de ramificação das plantas cultivadas em substrato raso, que pode ser visualizado na figura 3.7. Na figura 3.9 é possível verificar nitidamente o dobramento da raiz principal, quando em contato com o fundo do recipiente de cultivo e, também, a bifurcação da raiz principal, observada apenas nas plantas T3 (1 planta) e T4 (2 plantas).

As plantas com menor profundidade disponível para enraizamento vertical, mas com maior área horizontal disponível (T4), também ramificaram mais a parte aérea do que as dos demais tratamentos, onde as plantas T1, com maior profundidade e menor espaço lateral para o enraizamento, ramificaram menos a parte aérea (Tab. 3).

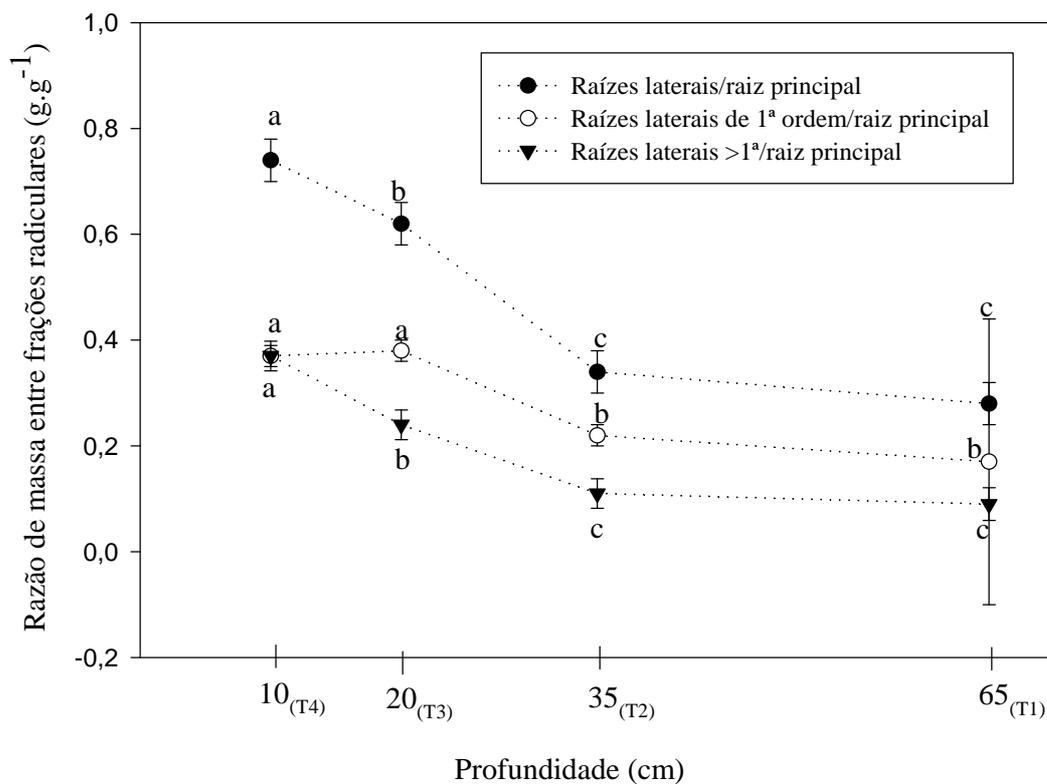


Figura 3.8 – Relação entre a profundidade do solo e a razão de massa entre frações radiculares da araucária. As barras verticais indicam o erro padrão da média da ANOVA. Letras distintas indicam diferenças significativas entre os ($P \leq 0,05$, exceto para RL/RP, onde $T4 \times T3 P \leq 0,10$).



Figura 3.9 – A **seta a** indica a bifurcação da raiz principal e a **seta b** indica o dobramento da raiz principal que ocorreu nas 4 bifurcações da planta cultivada com 20 cm de profundidade de substrato.

4. DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho demonstram que a profundidade do solo constitui um fator físico de fundamental importância para o desenvolvimento da *A. angustifolia*. No entanto, as duas hipóteses colocadas no início do trabalho não se confirmaram: as plantas com maior profundidade não alcançaram a maior altura da parte aérea e, mesmo com o mesmo volume de solo disponível, houve um acúmulo diferencial de massa entre os tratamentos.

Observações e avaliações a campo levaram diversos autores a sugerir que as árvores de *A. angustifolia* necessitam de um substrato profundo para desenvolver plenamente sua raiz pivotante; caso contrário, estas plantas não conseguiriam atingir o grande porte característico da espécie (HOUGH & DIETRICH 1979; CAMARGO *et al.* 1987; FINEP-UFPR 1980; SILVA *et al.* 2001). Um trabalho experimental preliminar, de curta duração (~3 meses), conduzido em vasos contendo o mesmo volume de solo mas profundidades distintas de enraizamento (6 e 20 cm), havia demonstrado que plântulas de *A. angustifolia* cultivadas nos recipientes de cultivo mais profundos cresciam mais em altura e acumulavam mais massa na parte aérea do que aquelas nos recipientes mais rasos (dados não publicados). O menor crescimento na menor profundidade foi interpretado como uma resposta das plantas a uma ancoragem deficiente (comunicação pessoal). Um pressuposto importante deste e de vários outros trabalhos com a espécie é o de que a redução da profundidade para enraizamento restringe o alongamento da raiz principal e, com isso, limita o crescimento em altura da planta, pois a planta teria limitações de ancoragem de um indivíduo muito alto.

No presente trabalho, não se verificaram diferenças em altura entre as plantas cultivadas sob diferentes profundidades de substrato, exceto pelo período experimental

mais inicial (até cerca de 4 meses), quando, de fato, as plantas cultivadas no substrato mais raso atingiram menor altura que as demais. Desta forma, os resultados deste experimento não contradizem os do experimento preliminar, de curta duração. No entanto, esta resposta foi diminuindo de intensidade, fazendo com que as plantas dos diferentes tratamentos atingissem todas as mesmas alturas médias, apesar das grandes diferenças de massa e tamanho: o comprimento total de ramos, o diâmetro caulinar e, por consequência, a massa total da parte aérea aumentaram de forma significativa com a redução da profundidade (Figs. 3.1 e 3.2, Tab. 3). Assim, conclui-se que, até o estágio de desenvolvimento alcançado pelas plantas neste experimento, a falta de aprofundamento radicular não comprometeu o crescimento em altura das plantas. Partindo-se do pressuposto de que as plantas nos diferentes tratamentos estavam adequadamente ancoradas aos seus substratos, sugere-se, então, que a sustentação e ancoragem da plantas cultivadas em substrato raso tenham sido otimizadas por outros mecanismos que não a redução na altura das mesmas. Dois fatores podem ser ressaltados neste sentido. Um deles seria o fato de que o maior diâmetro caulinar (Tab. 3) proporcionaria às plantas dos vasos mais rasos uma maior resistência mecânica, visto que a altura crítica de uma árvore (aquela acima do qual ela compromete sua sustentação) geralmente é proporcional ao diâmetro caulinar (NIKLAS 1994). O outro poderia estar associado a uma eficiente ancoragem radicular, mesmo sem haver adequada penetração vertical da raiz pivotante. É possível que, nos estágios iniciais de desenvolvimento da planta, a presença de um obstáculo físico ao alongamento da raiz principal tenha sinalizado à planta uma ancoragem deficiente e resultando em um freio no crescimento da parte aérea, que, neste estágio, ainda era constituída apenas pelo caule principal, resultando em menor altura das plantas. Esta redução de crescimento da

parte aérea teria sido atenuada à medida que o sistema radicular exibia crescimento compensatório.

A comunicação entre raiz e parte aérea pode ocorrer via sinalização hormonal (TAIZ & ZEIGER 2004). O ácido abscísico (ABA) e o etileno são hormônios relacionados com estresse e podem estar envolvidos nas respostas morfológicas verificadas tanto na raiz quanto parte aérea das plantas. A redução do alongamento e o aumento do diâmetro radicular já foram descritas como respostas morfológicas desencadeadas pelo etileno, quando a raiz encontra-se em condições de impedimento (CLARK *et al.* 2003), e o crescimento compensatório pode ser resultado da presença do ABA (DE SMET *et al.* 2006).

A arquitetura radicular, juntamente com as propriedades físicas do solo, determina a capacidade de ancoragem de árvores (DUPUY *et al.* 2005; NICOLL *et al.* 2006). A raiz principal funciona como uma estaca que penetra no solo e sustenta a parte aérea, e o seu papel na ancoragem é mais significativo do que o das raízes laterais. No entanto, quando a raiz principal fica impedida de se alongar, ocorre uma compensação nas raízes laterais (DANJON *et al.* 2005; KHUDER *et al.* 2007). Assim, as raízes laterais não desempenham apenas o papel de absorção de nutrientes, mas também podem participar da ancoragem da planta no solo (DANJON *et al.* 2005; DUPUY *et al.* 2005; KHUDER *et al.* 2007). Árvores que habitam solos rasos apresentam uma arquitetura radicular denominada por alguns autores como “*heart root system*”, que consiste num sistema radicular raso, mas denso, com muitas ramificações, capaz de sustentar árvores sujeitas a constantes tormentas.

Existem algumas plantas de solos profundos que apresentam a plasticidade de desenvolver este tipo de arquitetura radicular quando habitam solos rasos (ENNOS 1993; DUPUY *et al.* 2005). Exemplo disto são as coníferas, bem sucedidas em locais de

solos rasos, com a constante presença de ventos e tormentas, por apresentarem um sistema radicular plástico: em solos rasos, investem mais em raízes laterais, principalmente de primeira ordem, ou, ainda, bifurcam a raiz principal, respostas que permitiriam uma melhor ancoragem e estabilidade da planta em solos rasos (DANJON *et al.* 2005). A *A. angustifolia* parece obedecer a este padrão. A bifurcação de sua raiz principal foi observada com mais frequência nas plantas T3 e T4, chegando algumas plantas a apresentarem duplas bifurcações (Fig. 3.9). Além disto, tanto a raiz principal quanto as laterais de primeira ordem engrossaram, conforme demonstrado pelos menores valores de CRE (Tab. 3).

Além da comum bifurcação e engrossamento da raiz principal e o maior investimento em massa e comprimento de raízes laterais como estratégia para melhor ancoragem, a raiz principal das plantas T3 e T4 respondeu de forma plástica à restrição ao alongamento vertical, dobrando-se e continuando a crescer, quando em contato com o impedimento mecânico proporcionado pelo fundo do recipiente de cultivo (Fig. 3.9). Em ambientes naturais, este tipo de comportamento poderia ser vantajoso para as plantas, pois permitiria às mesmas, em função do calibre e força de penetração da raiz pivotante, buscar fendas ou áreas menos inóspitas em solos com restrição física. As plantas podem desenvolver raízes mais grossas em resposta à heterogeneidade do substrato e, com isso, explorar melhor o ambiente edáfico, uma vez que raízes com maior diâmetro conseguem vencer poros e fendas com diâmetro inferior aos seus, com menor prejuízo ao ápice da raiz (BENGOUGH *et al.* 1997). MÓSENA & DILLENBURG (2004) já haviam demonstrado a plasticidade do sistema radicular da espécie em resposta à compactação do solo: com o aumento da densidade do solo, a raiz principal tornou-se mais curta e mais grossa, assim aumentando sua capacidade física de penetrar camadas mais adensadas do solo.

A segunda hipótese deste trabalho previa o mesmo acúmulo de massa pelas plantas nos diferentes tratamentos, uma vez que todas as plantas estavam expostas ao mesmo tipo e volume de substrato e ao mesmo conteúdo gravimétrico de água deste. Porém, os resultados são claros em mostrar que a redução na profundidade levou a um maior crescimento das plantas.

Este maior crescimento veio também acompanhado de um maior investimento em raízes laterais (Figs. 3.5 e 3.7, Tab. 3). Assim, é provável que as plantas em substrato mais raso tenham melhor explorado o volume de solo disponível e seus recursos, o que lhes proporcionou um maior crescimento. Uma importante questão diz respeito aos possíveis mecanismos que levaram ao maior investimento em raízes laterais por parte das plantas T3 e T4. Estas plantas, ao contrário das T1 e T2, dispunham de maior espaço lateral e menor profundidade. Assim, apesar da raiz principal mais curta, as primeiras alcançaram valores semelhantes às segundas com relação ao comprimento total de RL1 (Tab. 3), e tiveram maior acúmulo de massa nas raízes laterais como um todo (Fig. 3.5). A pouca ramificação do sistema radicular das plantas T1 e T2 pode ser decorrente não apenas da falta de oxigênio, mas do pouco espaço lateral disponível para o enraizamento. FALIK *et al.* (2005) verificaram que as raízes tendem a evitar obstáculos físicos, como, por exemplo, rochas ou raízes vizinhas. Os autores sugerem que esta resposta de evitação ao obstáculo é devido à liberação de substâncias constantemente produzidas pelas raízes em crescimento. Quando próximas de um obstáculo (no caso, as paredes dos recipientes), estas substâncias não se difundem suficientemente, acarretando a inibição do próprio crescimento da raiz, que muda sua direção de crescimento para uma região sem impedimento físico (no caso, em direção ao fundo dos recipientes). Caso isto não seja possível, pode ocorrer a deterioração e morte da mesma. Este crescimento vertical descendente das raízes laterais, visualizado

na maioria das plantas T2 (Fig. 3.7C), não foi verificado nas plantas T1 (Fig. 3.7B), cujas RL1 simplesmente parecem ter cessado o crescimento e novas ramificações.

Uma outra possível razão para as diferenças de crescimento observadas seria a de que as plantas cultivadas sob maior profundidade tenham tido seu crescimento reduzido por fatores associados à dinâmica do solo e da água nos vasos utilizados. Em função das diferenças na altura e calibre das colunas de solo entre os tratamentos, é possível que características físicas e hídricas dos substratos possam também ter variado de forma indesejável. Nas colunas mais altas de solo, pode ter havido um adensamento maior das camadas inferiores, diminuindo o tamanho dos poros, o que favoreceria a retenção de água e diminuiria a difusão do oxigênio, difusão esta também dificultada pela maior distância entre o fundo dos recipientes e a atmosfera no topo dos mesmos. As raízes são muito sensíveis à disponibilidade de oxigênio no solo (SINGH & SAINJU 1998), e condições de hipoxia poderiam ter comprometido o metabolismo e crescimento das raízes mais profundas. O decréscimo no alongamento radicular reflete no crescimento de toda a planta, uma vez que as raízes ficam impossibilitadas de suprir de forma eficaz a parte aérea com água e nutrientes (THALER & PAGÈS 1999; PASSIOURA 2002). Condições de hipoxia nos vasos de maior profundidade podem ter limitado o esperado crescimento vertical descendente das RL1 nas plantas T1, em particular nas camadas mais inferiores do substrato. Experimentos com recipientes de cultivo estão sujeitos a esta e a diversos outros tipos de limitações (PASSIOURA 2006).

Foi anteriormente colocado que, ao contrário do esperado, a restrição de profundidade e de alongamento da raiz principal não comprometeu o crescimento em altura das plantas. Esta afirmação é feita com base na comparação destas plantas àquelas que tiveram maior profundidade disponível. Por outro lado, a manutenção de volumes iguais de substrato a todas as plantas não assegurou o mesmo crescimento a elas.

Olhando para estes resultados em conjunto, constata-se que o investimento em alturas das plantas cultivadas em solo raso foi menor, visto que houve maior investimento da massa adicional por elas acumulada em engrossamento caulinar e radicular e em crescimento dos ramos laterais. Isto sugere alterações na morfologia da planta em resposta a menor profundidade, as quais devem ter compensado a falta de aprofundamento radicular no que diz respeito à ancoragem da plantas.

Este experimento foi conduzido em condições não naturais e restringiu-se aos primeiros 291 dias de desenvolvimento de plantas de *A. angustifolia*, uma conífera longeva e de grande porte. Conforme já relatado anteriormente, diversas observações e medições a campo levaram diferentes autores (e.g., CARVALHO 1994; MATTOS 1994; SILVA *et al.* 2001) a sugerir que o crescimento da espécie é favorecido pela existência de solos profundos, devido à sua raiz pivotante, embora nenhuma destas afirmações ou sugestões tenham sido baseadas em observações experimentais. Ao mesmo tempo, VAN DER VLIET (1958) apontou para a importância do desenvolvimento de raízes laterais para a melhor adaptabilidade da espécie a solos rasos. Num primeiro momento, os resultados do presente estudo poderiam levar à sugestão de que o cultivo da espécie em solos rasos poderia favorecer seu crescimento, uma vez que a espécie parece ter um sistema radicular bastante plástico e considerando-se que, em condições naturais, a maior fração dos nutrientes encontra-se nas camadas mais superficiais do solo. No entanto, dois fatos principais não nos permitem extrapolar os resultados deste experimento para as condições de campo, principalmente no que diz respeito ao maior acúmulo de massa por parte das plantas cultivadas em substrato menos profundo: a manutenção de uma boa disponibilidade hídrica nos recipientes e a restrição do espaço lateral das plantas cultivadas nos substratos de maior profundidade.

Embora as áreas de ocorrência da *A. angustifolia* caracterizem-se por altos níveis de precipitação e ausência de períodos de seca, não fica assegurada uma boa disponibilidade de água no solo ao longo de todo o desenvolvimento das plantas, devido a períodos ocasionais de baixa precipitação e/ou características edáficas desfavoráveis à manutenção de uma boa disponibilidade hídrica, como solos rasos ou muito porosos. É possível que, mesmo atingindo uma boa ancoragem em solos rasos, a espécie tenha limitações no crescimento impostas pela limitação de água destes solos. A existência de solos profundos permitiria à espécie aprofundar seu sistema radicular através da raiz pivotante, tendo acesso a camadas mais permanentemente úmidas do solo. Nestas condições, o fenômeno da redistribuição hidráulica, importante aspecto a ser futuramente investigado, poderia contribuir para o tamponamento da água do solo na rizosfera.

Na natureza, tanto solos rasos quanto profundos não vêm tipicamente acompanhados de obstáculos físicos laterais intransponíveis ao crescimento radicular, exceto por aqueles impostos pela competição radicular de plantas vizinhas. Assim, solos profundos tipicamente oferecem maiores volumes de solo para a exploração radicular e deveriam, a princípio, proporcionar um melhor crescimento às plantas devido à maior oferta de água e nutrientes. No entanto, como o volume de solo foi o mesmo nas diferentes condições experimentais, o experimento nos permitiu ver que não parece ser a profundidade em si e, por conseqüência, a capacidade de extensão vertical da raiz pivotante, que assegura um melhor crescimento às plantas de *A. angustifolia*. Assim, surge a seguinte questão: qual a real contribuição da raiz pivotante da espécie para seu sucesso em condições naturais? Uma possibilidade seria a de que ela possa proporcionar uma ancoragem mais eficiente que as raízes laterais. BACKES (1983), em seu trabalho realizado no município de Canela (RS), constatou que os solos nesta região de

ocorrência da espécie tinham profundidade variável, não ultrapassando um metro. Apesar de não terem sido feitas escavações para o estudo dos sistemas radiculares, o autor pôde observar, através de árvores tombadas e com as raízes expostas, que estas não apresentavam sistema radicular muito desenvolvido e envolviam blocos de rochas, que são comuns nos solos desta região. Estudos de caráter experimental a campo e/ou de maior duração em casa de vegetação poderiam melhor estabelecer o grau de dependência entre a altura, o aprofundamento do sistema radicular e a suscetibilidade ao tombamento das árvores. Outra possibilidade, já anteriormente discutida seria o papel destas raízes em proporcionar um tamponamento da água do solo através da redistribuição hidráulica. Como este fenômeno tem sido verificado em diferentes ecossistemas, incluindo a floresta amazônica (OLIVEIRA *et al.* 2005), não seria de surpreender que ele também tivesse importância nas florestas com araucária.

PUCHALSKI *et al.* (2006) relacionaram a ocorrência de algumas populações naturais de *A. angustifolia* no estado de Santa Catarina com características climáticas e edáficas da área e verificaram que a menor altura e menor diâmetro médio das plantas foram observados em regiões caracterizadas por (1) solos menos profundos e com afloramentos rochosos, (2) maiores altitudes, menores temperaturas e maiores ocorrência média de geadas e (3) menores valores de evapotranspiração média. Por outro lado, os maiores valores médios de crescimento (altura e diâmetro) foram observados em regiões de solos mais profundos (Latosolos e Nitossolos). Para os autores, a diferença no tamanho médio das plantas estaria possivelmente mais associada às diferenças na profundidade média dos solos: os locais com solos mais profundos possibilitariam um maior desenvolvimento do sistema radicular e, conseqüentemente, um maior tamanho médio das plantas, principalmente quanto à sua altura. No entanto, os autores também apontaram para o clima como outro fator determinante da área de

ocorrência natural da araucária. Neste estudo, os autores verificaram que a araucária não ocorre sobre os solos mais férteis do estado de Santa Catarina, e sim, onde são encontrados solos Distróficos ou Alumínicos, com baixos valores de pH, baixa saturação por bases e alta saturação por alumínio, o que a torna uma espécie mais resiliente, já que nas situações de solos férteis a araucária não consegue competir com as latifoliadas.

O importante estudo destes autores aponta claramente para a necessidade de estudos que nos permitam isolar um fator do outro, a fim de determinarmos a importância relativa de cada um deles e de suas prováveis interações na compreensão da distribuição temporal e espacial da espécie. Não menos importantes, são estudos a campo que efetivamente abordem a arquitetura radicular de indivíduos crescendo em solos de diferentes profundidades e a relação das características radiculares e edáficas com parâmetros da parte aérea, como altura, diâmetro caulinar e arquitetura da copa.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados do presente trabalho demonstraram a plasticidade da espécie frente a diferentes profundidades de solo. Observamos a habilidade da araucária em desenvolver um sistema radicular compensatório, capaz de ancorar e suprir a planta adequadamente com água e nutrientes sob condições de pouco espaço vertical para o enraizamento da raiz principal. Verificamos, também, que houve uma priorização de uso da massa acumulada para o engrossamento tanto radicular quanto caulinar, assim como para o alongamento de ramos laterais, em detrimento do crescimento em altura nos tratamentos de menor profundidade de substrato. Desta forma, o desenvolvimento de uma raiz pivotante profunda parece não estar apenas relacionado a uma adequada ancoragem da planta. O acesso a camadas mais profundas e úmidas, reduzindo os efeitos de déficits hídricos e a competição por recursos nas camadas mais superficiais do solo é provavelmente importante função desempenhada por esta raiz.

Por fim, se olharmos para o passado geológico, veremos que o que garantiu à araucária persistir no tempo, superando mudanças ambientais e episódios catastróficos, foi justamente a sua marcada resiliência, onde a plasticidade deve exercer uma papel fundamental. Portanto a proteção do seu bioma e estudos que visam conhecer suas respostas ecofisiológicas frente às atuais mudanças ambientais permitirão que esta espécie seja capaz de expandir-se e conquistar áreas, num constante processo de evolução sucessional.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AQUILA, M. E. & FERREIRA, A. G. Germinação de sementes escarificadas de *Araucaria angustifolia* em solos. *Ciência e Cultura*, 36 (9): 1583-1589, 1984.
- BACKES, A. Dinâmica do pinheiro brasileiro. *Iheringia*, Série Botânica, Porto Alegre, 30: 49-84, 1983.
- BACKES, A. Condicionamento climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. no Brasil. *Pesquisas (Botânica)*, 39: 5-39, 1988.
- BEHLING, H.; PILLAR, V. D.; ORLÓCI, L. & BAUERMANN, S. G. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203: 277-297, 2004.
- BEHLING, H.; PILLAR, V. D.; BAUERMANN, S. G. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany & Palynology*, 133: 235-248, 2005.
- BENGOUGH, A. G.; CROSER, C. & PRITCHARD, J. A biophysical analysis of root growth under mechanical stress. *Plant and Soil*, 189: 155-164, 1997.
- BENGOUGH, A. G.; BRANSBY, M. F.; HANS, J.; MCKENNA, S. J.; ROBERTS, T. J. & VALENTINE, T. A. Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. *Journal of Experimental Botany*, 57(2): 467-447, 2006.
- BLUM, H. E. H. Ecologia da *Araucaria angustifolia* e futuras condições de reflorestamento no sul do Brasil. *Brasil Madeira, Curitiba*, 1(7): 10-12, 1977.
- BURGESS, S.S.O.; ADAMS, M.A.; TURNER, N.C. & ONG, C.K. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia*, 115: 306-311, 1998.
- CALDWELL, M.M. DAWSON, T.E. RICHARDS, J.H. Hydraulic lift: consequences of water efflux from roots of plants. *Oecologia*, 113:151-161, 1998.
- CAMARGO, M. N.; KLAMT, E.; KAUFFMAN, J. H. Sistema brasileiro de classificação de solos. *Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Ciência do Solo*, Campinas, v. 12, n. 1, p. 11-33, 1987.

- CAMARGO, O. A. & ALLEONI, L. R. F. Compactação do solo e o desenvolvimento das plantas, Piracicaba, São Paulo, 1997. 132p.
- CARVALHO, P. E. R. Espécies florestais brasileiras. Recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. Embrapa/CNPQ, 1994. 639p.
- CLARK, L. J.; WHALLEY, W.R. & BARRACLOUGH, P. B. How do roots penetrate strong soil? *Plant and Soil*, 255: 93-104, 2003.
- COUTTS, M. P.; NIELSEN, C. C. N. & NICOLL, B. C. The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil*, 217: 1-15, 1999.
- CUCCHI, V.; MEREDIEU, C.; STOKES, A.; BERTHIER, S.; BERT, D.; NAJAR, M.; DENIS, A. & LASTENNET, R. Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzólico soil conditions. *Trees*, 18: 460-466, 2004.
- DANJON, F.; FOURCAUD, T; BERT, D. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytologist*, 168: 387-400, 2005.
- DAWSON, T. E. Hydraulic lift and water use in plants: implications for performance, water balance and plant-plant interactions. *Oecologia*, 95: 565-574, 1993.
- DE SMET, I.; ZHANG, H.; INZÉ, D.; & BEECKMAN, T. A novel role for abscisic acid emerges from underground. *Trends in Plant Science*, 11(9): 434-439, 2006.
- DUARTE, L. S. & DILLENBURG, L. R. Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. *Australian Journal of Botany*, 48 (4):531-537, 2000.
- DUARTE, L. S.; DILLENBURG, L. R. & ROSA, L. M. G. Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany*, 50: 741-751, 2002.
- DUARTE, L. S.; DOS SANTOS, M. M. G.; HARTZ, S. M. & PILLAR, V. D. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral. Ecology*, 31: 520-528, 2006.
- DUPUY, L.; FOURCAUD, T. & STOKES, A. A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil*, 278: 119-134, 2005.

- DUTRA, T. L.; STRANZ, A. História das Araucariaceae: a contribuição dos fósseis para o entendimento das adaptações da família no Hemisfério Sul, com vistas a seu manejo e conservação. In: LUIZ HENRIQUE RONCHI; OSMAR GUSTAVO WÖHL COELHO. (Org). *Tecnologia, Diagnóstico e Planejamento Ambiental*. 1.ed. São Leopoldo: Unisinos, v.1, p. 293-351, 2003.
- ENNOS, A. R. The Scaling of Root Anchorage. *Journal Theor. Biol.*, 161: 61-75, 1993.
- FALIK, O.; REIDES, P.; GERSANI, M. & NOVOPLANSKY, A. Root navigation by self inhibition. *Plant, Cell and Environment*, 28: 562-569, 2005.
- FERREIRA, A. G. & HANDRO, W. Aspects of seed germination in *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Revista Brasileira de Botânica*, 2: 7-13, 1979.
- FINEP-UFPR. Regeneração do Pinheiro-do-Paraná. Pesquisas em Recursos Florestais do Estado do Paraná. Relatório Final. Universidade Federal do Paraná, 1980. 223p.
- FONTOURA, S. B.; GANADE, G. & LAROCCA, J. Changes in plant community diversity and composition across an edge between *Araucaria* forest and pasture in South Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(1): 79-91, 2006.
- FRANCO, A.M.S. Plasticidade fenotípica em *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze em resposta à disponibilidade de luz e água. Dissertação de Mestrado em Botânica, Porto Alegre, UFRGS, 2003. 99p.
- FRANCO, A. C. ; DUARTE, H. M. ; GESSLER, A. ; MATTOS, E. A. ; NAHM, M. ; RENNENBERG, H. ; RIBEIRO, K. T. ; SCARANO, F. R. ; LÜTTGE, U. . In situ measurements of carbon and nitrogen distribution and composition, photochemical efficiency and stable isotope ratios in *Araucaria angustifolia*. *Trees-Structure and Function*,19: 422-430, 2005.
- GANATSAS, P. & SPANOS, I. Root system asymmetry of Mediterranean pines. *Plant and Soil*, 278: 75-83, 2005.
- GARBIN, M. L. Caracterização das relações entre *Araucaria angustifolia* e nitrogênio inorgânico. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Porto Alegre, UFRGS, 2005. 132p.
- GARBIN, M. L.; ZANDAVALLI, R. B. & DILLENBURG, L. R. Soil patches of inorganic nitrogen in subtropical Brazilian plant communities with *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil*, 286: 323-337, 2006.

- HARPER, J. L.; JONES, M. & HAMILTON, N. R. S. The evolution of roots and the problems of analyzing their behaviour. In: *Plant Root Growth An Ecological Perspective*. Special Publication Number 10 of the British Ecological Society (ed. D. ATKINSON). Blackwell Scientific Publications, 1991, 3-22p.
- HOOGH, R. J. & DIETRICH, A. B. Avaliação de sítio para *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em povoamentos artificiais. *Brasil Florestal* (37): 19-71, 1979.
- HUECK, K. As florestas da América do Sul. Ecologia, composição e importância econômica. São Paulo, Polígono, Editora da Universidade de Brasília, 1972.466p.
- INOUE, M. T.; GALVÃO, F. & TORRES, D. V. A Produção Primária de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. No Estágio de Muda em Dependência da Intensidade Luminosa. *Silvicultura*, 4(2): 54-56, 1979.
- INOUE, M. T. & TORRES, D. V. Comportamento do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em dependência da intensidade luminosa. In: *Problemas Florestais do Gênero Araucaria*. Curitiba, FUPEF, p. 75-77, 1980.
- KHUDER H, STOKES A, DANJON F, GOUSKOU K & LAGANE F Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant Soil*, 294: 87-102, 2007
- KOZLOWSKI, T. T. & PALLARDY, S. G. Physiology of woody plants. Academic Press, 1997.411p.
- KOCH, Z. & CORRÊA, M. C. Araucária: a floresta do Brasil meridional. Olhar Brasileiro, Curitiba, 2002. 148p.
- KURZ-BESSON, C.; OTIENO, D.; DO VALE, L.; SIEGWOLF, R.; SCHMIDT, M.; HERD, A.; NOGUEIRA, C.; DAVID, T. S.; DAVID, J.S.; TENHUNEN, J.; PEREIRA, J. S. & CHAVES, M. Hydraulic lift cork oak trees in a savannah-type Mediterranean ecosystem and its contribution to the local water balance. *Plant and Soil*, 282: 361-378, 2006.
- LEITE, P. F. Contribuição ao conhecimento fitoecológico. In: Fitogeografia do Sul da América. *Ciência & Ambiente*. Vol. 1, n.1, Santa Maria, p. 51-73, 2002.
- LYNCH, J. Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiology*, 109: 7-13, 1995.
- MALINOVSKI, J. P. & STÖHR, G. W. D. Influência da poda radicular na qualidade de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. In: *Problemas Florestais do Gênero Araucaria*. Curitiba, FUPEF, p. 207-216, 1980.

- MARTINO, S. O pinheiro brasileiro. Ministério da Agricultura, IBDF, Rio Grande do Sul, 1970.
- MASTROBERTTI, A. A. & MARIATH, J. E. A. Compartmented cells in the mesophyll of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany*, 51: 267-274, 2003.
- MATTOS, J. R. O Pinheiro Brasileiro. 2 ed. v. 1. Lages, 1994. 223p.
- MOREIRA-SOUZA, M. & CARDOSO, E.J.B.N. Dependência micorrízica de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze sob doses de fósforo. *Revista Brasileira de Ciências do Solo*, 26: 905-912, 2001.
- MORENO, J. A. Clima do Rio Grande do Sul. Secretaria da Agricultura do Estado do Rio Grande do Sul, 1961. 41p.
- MÓSENA, M. & DILLENBURG, L. R. Early growth of Brazilian Pine (*Araucaria angustifolia* [Bertol.] O. Kuntze) in response to soil compaction and drought. *Plant and Soil*, 258: 293-306, 2004.
- NICOLL, B. C.; GARDINER, B. A.; RAYNER, B. & PEACE, A. J. Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Canadian J. For. Res.* 36: 1871-1883, 2006.
- NIKLAS, K. J. The Allometry of Safety-Factors for Plant Height. *American Journal of Botany*, 81(3): 345-351, 1994.
- OLIVEIRA, B. Contribuição para o estudo ecológico do pinho brasileiro. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal*, 15: 7-82, 1963.
- OLIVEIRA, J. M. Padrões e processos vegetacionais em ecótonos de Campos e Floresta com Araucária. In: *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação* (ed. V. CLAUDINO-SALES). Expansão Gráfica, Fortaleza, 2003, 383-391pp.
- OLIVEIRA, R. S.; DAWSON, T. E.; BURGESS, S.S.O. & NEPSTAD, D. C. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia*, 145: 354-363, 2005.
- PASSIOURA, J. B. Soil conditions and plant growth. *Plant, Cell and Environment*, 25:311-318, 2002.
- PASSIOURA, J. B. The perils of pot experiments. *Functional Plant Biology*, 33: 1075-1079, 2006.
- PILLAR, V. D. Dinâmica da Expansão Florestal em Mosaicos de Floresta e Campos no Sul do Brasil. In: *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação* (ed. V. CLAUDINO-SALES). Expansão Gráfica, Fortaleza, 2003, 209-216pp.

- PRANGE, P. W. Estudo de conservação do poder germinativo das sementes de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal*, 16(16): 43-53, 1964.
- PROJETO RADAMBRASIL, IBGE. Levantamento de Recursos Naturais. Rio de Janeiro, 1986. v.33. 796p.
- PUCHALSKI, Â.; MANTOVANI, M. & DOS REIS, M. S. Variação em populações naturais de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze associada a condições edafo-climáticas. *Scientia Forestalis*, 70: 137-148, 2006.
- RAMBO, B. A Fisionomia do Rio Grande do Sul. 3 ed. Editora Unisinos, 1994. 473p.
- REITZ, R. & KLEIN, R. M. Araucariáceas. *Flora Ilustrada Catarinense*. Itajaí, SC, 1966. 62p.
- REITZ, R.; KLEIN, R. M. & REIS, A. Projeto Madeira do Rio Grande do Sul. SUDESUL/Herbário Barbosa Rodrigues, Porto Alegre, 1988. 525p.
- SETOGUCHI, H.; OSAWA, T. A.; PINTAUD, J.; JAFFRÉ, T. & VEILLON, J. Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on rbcL gene sequences. *American Journal of Botany*, 85 (11): 1507-1516, 1998.
- SILVA, H. D.; BELLOTE, A. F. J.; FERREIRA, C. A.; BOGNOLA, I. A. Recomendação de Solos para *Araucaria angustifolia* com Base nas suas Propriedades Físicas e Químicas. *Bol. Pesq. Fl.*, Colombo, n. 43: 61-74, 2001.
- SINGH, B. P. & SAINJU, U. M. Soil physical and morphological properties and root growth. *HortScience*, 35 (6): 966-971, 1998.
- SPOLTZ, R. M. Variações em torno do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* em viveiro. Anais do II Simpósio Florestal de Minas Gerais, Viçosa, MG, 70-77, 1967.
- STRECK, E. V.; KÄMPF, N.; DALMOLIN, R. S. D.; KLAMT, E.; NASCIMENTO, P. C.; SCHNEIDER, P. Solos do Rio Grande do Sul. EMATER/RS, UFRGS, Porto Alegre, 2002, 107p.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. 3.ed. Porto Alegre, Artmed, 2004, 719p.
- THALER, P. & PAGÈS, L. Why are laterals less affected than main axes by homogeneous unfavourable physical conditions? A model-based hypothesis. *Plant and Soil*, 217: 151-157, 1999.
- TSCHAPLINSKI T. J. & BLAKE, T. J. Effects of root restriction on growth correlations, water relations and senescence of alder seedlings. *Physiol. Plant*, 64:167-176, 1985.

- VAN DER VLIET, C. O pinheiro brasileiro plantado de mudas com raízes cortadas. *Anuário Brasileiro de Economia Florestal*, 10: 89-102, 1958.
- ZANDEVALLI, R. B.; DILLENBURG, L. R. & SOUZA, P. V. D. Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. *Applied Soil Ecology*, 25:245-255, 2004.
- ZANINI, L.; GANADE, G. & HÜBEL, I. Facilitation and competition influence succession in a subtropical old field. *Plant Ecology*, 185: 179-190, 2006.
- YAMASAKI, S. Respostas fisiológicas de plântulas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. à baixa disponibilidade de água no solo. Dissertação de Mestrado em Botânica, Porto Alegre, UFRGS, 2000.83p.