

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Isabela Codolo de Lucena

ECOLOGIA POPULACIONAL DE ESPÉCIES LENHOSAS CLONAIS EM SAVANA
NEOTROPICAL

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Dalva Maria da Silva Matos

Co-orientadores: Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo

Prof. Dr. Ricardo Santos Silva Amorim

SÃO CARLOS – SP

2013

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Isabela Codolo de Lucena

ECOLOGIA POPULACIONAL DE ESPÉCIES LENHOSAS CLONAIS EM SAVANA
NEOTROPICAL

Tese apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos para obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Dalva Maria da Silva Matos.
Co-orientadores: Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo
Prof. Dr. Ricardo Santos Silva

SÃO CARLOS – SP

2013

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

L935ep

Lucena, Isabela Codolo de.

Ecologia populacional de espécies lenhosas clonais em savana neotropical / Isabela Codolo de Lucena. -- São Carlos : UFSCar, 2013.

108 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2013.

1. Ecologia da população. 2. Heterogeneidade espacial. 3. Solos. 4. Dinâmica populacional. 5. Modelo matricial. I. Título.

CDD: 574.5248 (20^a)



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Relatório de Defesa de Tese Candidata: Isabela Cocolo de Lucena

Aos 12/04/2013, às 09:00, realizou-se na Universidade Federal de São Carlos, nas formas e termos do Regimento Interno do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, a defesa de tese de doutorado sob o título: ECOLOGIA POPULACIONAL DE ESPÉCIES LENHOSAS CLONAIS EM CERRADO, ZONA DE ECÓTONO COM O PANTANAL, apresentada pela candidata Isabela Cocolo de Lucena. Ao final dos trabalhos, a banca examinadora reuniu-se em sessão reservada para o julgamento, tendo os membros chegado ao seguinte resultado:

Participantes da Banca

Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
Prof. Dr. Irineu Bianchini Junior
Profa. Dra. Odete Rocha
Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa
Prof. Dr. Flávio Nunes Ramos

Função	Instituição
Presidente	UFSCar
Titular	UFSCar
Titular	UFSCar
Titular	UFC
Titular	UNIFAL

Conceito
Aprovada
Aprovada
Aprovada
Aprovada
Aprovada

Resultado Final: Aprovado.

Parecer da Comissão Julgadora*:

Encerrada a sessão reservada, o presidente informou ao público presente o resultado. Nada mais havendo a tratar, a sessão foi encerrada e, para constar, eu, João Augusto da Silva Affonso, representante do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, lavrei o presente relatório, assinado por mim e pelos membros da banca examinadora.

Dalva M. Silva Matos

Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos

Irineu Bianchini

Prof. Dr. Irineu Bianchini Junior

Odete Rocha

Profa. Dra. Odete Rocha

Rafael Carvalho da Costa

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa

Flávio Nunes Ramos

Prof. Dr. Flávio Nunes Ramos

João Augusto da Silva Affonso
Representante do PPG: João Augusto da Silva Affonso

() Não houve alteração no título da tese (X) Houve. O novo título passa a ser:

Ecologia populacional de espécies lenhosas clonais em savana neotropical.

*Obs: Se o candidato for reprovado por algum dos membros, o preenchimento do parecer é obrigatório.

Para gozar dos direitos do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais, a candidata ainda precisa ter sua tese homologada pelo Conselho de Pós-Graduação da UFSCar.

Dedicatória

**A Deus, aos meus pais,
irmãs Camila e Ana,
e à minha amada sobrinha
Aline eu dedico..**

Agradecimentos

- À prof^ª. Dalva Maria da Silva Matos, prof. Francisco de Almeida Lobo, prof. Ricardo Amorim, prof^ª. Carmen Ortíz pela orientação, paciência e principalmente pela parceria e confiança. Obrigada por contribuírem com a realização de um sonho.
- À minha família! Meus pais, irmãs, sobrinhas, tios e tias que participaram ativamente desta pesquisa. Pela diversas vezes em que meus tios e avós me acolheram em São Paulo, meus cunhados me socorreram em campo, sem falar nos meus pais que me ajudaram a marcar parcelas e também em coletas! Vocês são maravilhosos!
- Ao prof. Clóvis e família Miranda por gentilmente ceder suas áreas de Cerrado, há cerca de 20 anos. Nem palavras, nem fotos, nem estatística são ferramentas suficientes para expressar e quantificar a beleza desta área.
- Laboratório de Ecofisiologia Vegetal – UFMT: Ândrea Carla, Amanda Finger, Bruna Cristina, Higo Dalmagro, André Martins, Mário Antunes, Renan Oliveira. Laboratório de Ecologia e Conservação – UFScar: Talita Sampaio e Silva, Raquel Negrão, Fernanda Tibério, Melina Alcalá, Pavel Dodonov, Rafael Xavier, Marcelo Leite, Gabriela Rancan, Maria Luiza Zambom. Obrigada por contribuírem por meio de discussões teóricas, idas à campo. Pesquisas são muito mais gratificantes quando feitas em grupo!
- Estudantes de Engenharia Florestal: Jean, Jucélia, Bruna, Kenia, Dany, Alan, Silvio; aos estudantes da Biologia: Luiz, Rafael, Débora, Jeniffer, Tiago; estudantes de Geologia, Agronomia e tantos outros que somam mais de 50 jovens que participaram das coletas de campo sob um sol escaldante!
- Ana Silvia de Oliveira Tissiani (Cuiabá, MT), Bélin Poletto Mezzomo (Brasília, DF), Danielly Cristina de Andrade Palma (Coxim, MS), Débora Marques (Cuiabá, MT), Juliana Silvestre (Sertãozinho, BA) e Paula Nóbrega (Belo Horizonte, MG). Nem o

tempo nem a distância impedem que a nossa amizade seja eterna. Quando eu pensava em desistir, palavras objetivas, realistas e de conforto me fizeram persistir. Em abril deste ano completamos 10 anos de amizade. Amigas, vocês são como anjos em minha vida. Agradecimento especial à Paula, que mesmo estudando aves, foi nota 10 em dinâmica de populações de plantas! A primeira coleta de dinâmica devo à você.

- Kamila Pagnoncelli, Fernanda Cristina, Andressa Pereira, Gianne Pereira, Senhoras Margarida e Rose. Obrigada por me acolherem em São Carlos, pela paciência, e por estudarmos até altas horas!
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos que viabilizou este trabalho.
- Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN).

Muito obrigada!

Sumário

RESUMO.....	9
ABSTRACT.....	10
INTRODUÇÃO GERAL.....	12
Referências.....	14
CAPÍTULO 1 - Heterogeneidade espacial dos solos de Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal.....	17
Resumo.....	17
Introdução.....	18
Material e Métodos.....	19
Resultados e Discussão.....	22
Conclusões.....	32
Referências.....	33
CAPÍTULO 2 - Crescimento clonal x reprodução sexuada em árvores de Cerrado: o <i>trade-off</i> explica a ampla distribuição de uma espécie clonal?.....	37
Resumo.....	37
Introdução.....	38
Material e Métodos.....	41
Resultados.....	45
Discussão.....	47
Referências.....	51
CAPÍTULO 3 - Qual a contribuição do crescimento clonal para espécies lenhosas de diferentes tamanhos populacionais?.....	70
Resumo.....	70
Introdução.....	71
Material e Métodos.....	73
Resultados.....	78
Discussão.....	83
Referências.....	88
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	106

RESUMO - Os objetivos desta tese foram: investigar a heterogeneidade de solos e verificar qual a contribuição do crescimento clonal para a dinâmica de populações de espécies lenhosas sob condições edáficas contrastantes. Em Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal (15°43'S; 56°04' W), o solo é constituído por características inerentes tanto ao solo de Cerrado do Planalto Central como da Planície do Pantanal. Diante da variabilidade de características edáficas e da pluviosidade, a hipótese é que o crescimento clonal apresente-se como o parâmetro demográfico que mais contribua para a taxa de crescimento populacional (λ) de cinco espécies lenhosas nesta zona de ecótono. O estudo foi realizado em cinco remanescentes de Cerrado. Identificou-se quatro classes de solo, sendo que três destas — Plintossolo Pétrico Litoplíntico típico, Latossolo Amarelo distrófico típico e Latossolo Amarelo distrófico com plintita — ainda não haviam sido descritas para a região em estudo. Saturação por alumínio, magnésio, cálcio, pH e manganês explicaram 38,7% da variabilidade de solos. Houve heterogeneidade na distribuição espacial dos atributos edáficos. Tais atributos diferiram entre os remanescentes e entre solos de Cerrado do Planalto e da Planície do Pantanal. A dinâmica populacional de *Curatella americana*, espécie dominante e de ampla distribuição geográfica, foi avaliada em Plintossolo Pétrico (FF) e em Latossolo Amarelo (LAd), nas estações seca e chuvosa. A reprodução sexuada e o crescimento de plântulas foram maiores em FF, enquanto o crescimento clonal foi maior em LAd. A taxa de sobrevivência de adultos exerceu maior efeito sobre λ para as duas classes de solo e estações seca e chuvosa. A interação entre classe de solo e pluviosidade exerceu maior efeito sobre λ . Também foi avaliada a dinâmica das populações de *Bowdichia virgilioides* e *Roupala montana*, *Curatella americana* e *Caryocar brasiliense*, para determinar quais parâmetros demográficos caracterizam espécies lenhosas clonais com diferentes tamanhos populacionais. A taxa de reprodução sexuada e a densidade de todos os estádios foram menores, enquanto o crescimento clonal foi maior para pequenas populações de espécies lenhosas. Pequenas

populações foram mais suscetíveis às variações de solo e de pluviosidade. As taxas que mais contribuíram para λ de *B. virgilioides* e *R. montana* em LAd e em FF foram a sobrevivência de rametas jovens; na estação seca foi a sobrevivência de rametas jovens e de imaturos para as respectivas espécies e na estação chuvosa foi a sobrevivência de adultos para ambas as espécies. Para *C. americana* e *C. brasiliense*, a sobrevivência de adultos foi o parâmetro que mais contribuiu para λ independente da classe de solo e da estação do ano. O estudo comprovou a heterogeneidade da camada superficial do solo e das classes de solo que constituem esta área. Solos de características contrastantes exercem importante efeito sobre a dinâmica de espécies lenhosas clonais. A sobrevivência de indivíduos jovens e de imaturos, provenientes do crescimento clonal, foi a taxa que mais contribuiu para λ de populações pequenas de lenhosas clonais – *B. virgilioides* e *R. montana* - ao passo que a sobrevivência de adultos contribuiu para λ de populações grandes – *C. americana* e *C. brasiliense*.

Palavras-chave: heterogeneidade espacial, solo, dinâmica de população, modelos matriciais

ABSTRACT - The aims of this thesis were: to investigate the heterogeneity of soils and to evaluate the contribution of clonal growth to the population dynamics of woody species under contrasting soil conditions. In the Cerrado-Pantanal ecotone (15°43'S; 56°04' W), the soil possesses typical features from both the soil of Cerrado in the Central Plateau and the soil of the Pantanal Plain. Given the variability of soil and pluviosity, our hypothesis is that clonal growth is the demographic parameter that most contributes to the population growth rate (λ) of five woody species in this ecotone area. This study was carried out in five Cerrado areas. We identified four soil categories; three of them — typic Litoplinthic Petric Plintosol, typic Dystrophic Yellow Latosol and Dystrophic Yellow Latosol with plinthite — had not yet been described for the study site. The chemical attributes aluminum saturation, magnesium, calcium, pH and manganese explained 38.7% of the variability of the soils in the study sites. The spatial distribution of the edaphic attributes was heterogeneous. These attributes differed

between the soils in the Cerrado–Pantanal ecotone and the soils of Cerrado in the Central Plateau and of the Pantanal Plain. The population dynamics of *Curatella americana*, a dominant species with wide geographical distribution, was evaluated in Petric Plintosol (P) and in Yellow Latosol (L), in the dry and rainy seasons. Sexual reproduction and seedling growth were higher in P, whereas clonal growth was higher in L. The population growth rate (λ) was higher in P. The adult survival rate exerted the strongest effect on λ for the two soil categories and the dry and rainy seasons. The interaction between soil category and pluviosity exerted the strongest effect on λ . We also analyzed the dynamics of species with small populations (*Bowdichia virgilioides* and *Roupala montana*) and large populations (*Curatella americana* and *Caryocar brasiliense*), to determine which demographic parameters characterize woody clonal species with different sizes. For the species with small populations, the rate of sexual reproduction and the density of all life stages were smaller, whereas the clonal growth was higher. Small populations were more susceptible to variations in soil and pluviosity. The rates that most contributed to the λ of *Bowdichia virgilioides* and *Roupala montana* in L and P were: respectively, the survival of young ramets and immatures, in the dry season; and for both species, the survival of adults, in the rainy season. For *C. americana* and *C. brasiliense*, the survival of adults was the parameter that most contributed to λ , independently of soil category and season. The study indicated an heterogeneity of the superficial layer of the soil and of the soil categories that occur in this area. Soils with contrasting attributes exerted an important effect on the dynamics of woody clonal species. The survival of young and immature individuals, originated from clonal growth, was the rate that most contributed to the λ of the small-sized populations of woody clonal species — *B. virgilioides* and *R. montana* —, whereas the survival of adults was the rate that most contributed to the λ of the large-sized populations — *C. americana* and *C. brasiliense*.

Keywords: spatial heterogeneity, soil, population dynamics, matrix models.

INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado é um bioma caracterizado como um *hotspot* em termos de endemismo e elevada riqueza de espécies para biodiversidade global (Myers *et al.* 2000). Simultaneamente, este bioma sofre permanente ameaça de alteração do ambiente natural devido ao uso do solo de extensas áreas para fins de agricultura e pecuária (Klink & Moreira 2002). A restrição do Cerrado a pequenas áreas, em função do desmatamento, representa um dos principais danos ambientais em decorrência do avanço do sistema produtivo do país (Klink & Machado 2005).

Estima-se que até o ano de 2030, os 34% de áreas remanescentes desse bioma já tenham desaparecido, mas esta projeção pode ser revertida caso ocorra a recomposição de áreas importantes para a biodiversidade e para a conservação de recursos hídricos (Machado *et al.* 2004) e a completa parada no desmatamento. Diante deste cenário, a caracterização de atributos edáficos e a associação entre solo, pluviosidade e a dinâmica de populações em Cerrado, apresenta-se como importante atividade investigativa. Tais estudos possibilitam obter informações essenciais para o desenvolvimento de programas de conservação do solo, dos remanescentes e a restauração de áreas degradadas.

O conjunto de atributos químicos, físicos e hídricos, que constituem uma determinada classe de solo, geralmente está distribuído de forma heterogênea no espaço (Frouz & Kindlmann 2011). A variação em disponibilidade de nutrientes e água do solo, por exemplo, exercem efeito direto sobre os parâmetros demográficos de espécies lenhosas (Nepstad *et al.* 2007; Gotelli & Ellison 2002; Brys *et al.* 2005; Dahlgren & Ehrlén 2009). Em ambientes savânicos ainda existem lacunas sobre a associação entre a dinâmica de espécies lenhosas, em específico de lenhosas clonais, e os fatores solo e água. Não se têm definido quais são os benefícios do crescimento clonal frente às variações edáficas e hídricas. O que se sabe é que a longevidade de plantas clonais pode contribuir com a resiliência da comunidade e até mesmo do ecossistema frente às variações ambientais (Guisan & Thuiller 2005), visto que estas

podem preencher, rapidamente, lacunas na vegetação (Laanisto *et al.* 2008). Em habitats que não apresentam condições adequadas para a reprodução sexual, o crescimento clonal pode aumentar a longevidade dos indivíduos (Witte & Stöcklin 2010). Espécies de hábito arbóreo raramente são clonais (Aarssen 2008). Para estas espécies, o crescimento clonal contribui para a sobrevivência e a rápida recuperação após um distúrbio como o fogo e a herbivoria (Hoffmann 1999). Dependendo da espécie, a contribuição da reprodução sexuada pode ser superior ao crescimento clonal ou ambos os tipos de reprodução podem exercer efeito semelhante sobre a taxa de crescimento populacional. Em outras espécies, pode ocorrer *trade-off* entre os tipos de reprodução (Sutherland & Vickery 1988). Esta diferença de alocação de recursos pode variar dentro de uma mesma espécie sob condições ambientais distintas (Liu *et al.* 2009; Xiao *et al.* 2011). A formação de novas rametas pode ser ajustada ao ambiente pela plasticidade fenotípica e o desenvolvimento de uma associação espacial com a mancha de recursos (Oborny *et al.* 2000). Assim, uma vez que a concentração de nutrientes pode influenciar a taxa de natalidade e de crescimento individual dos rametas (Piqueras *et al.* 1999), as plantas clonais apresentam, de certa forma, a habilidade de evitar ambientes desfavoráveis (Oborny 1994).

Diante da interessante estratégia utilizada pelas espécies clonais e da importância destas espécies no Cerrado, o objetivo deste estudo foi verificar se a dinâmica populacional de lenhosas clonais está associada às variáveis solo e pluviosidade. O primeiro capítulo teve como objetivos determinar os atributos edáficos que melhor explicam a variabilidade do solo na região em estudo; avaliar se tais atributos diferem entre os remanescentes estudados e entre solos de Cerrado do Planalto Central e da Planície do Pantanal. No segundo capítulo foi avaliado se há um *trade-off* entre as taxas de reprodução sexuada e o crescimento clonal; se as classes de solo e a pluviosidade afetam os parâmetros demográficos e quais parâmetros mais contribuem para λ . No capítulo 3 foi determinado quais parâmetros demográficos e a

densidade de estádios juvenis, imaturos ou adultos caracterizam populações de espécies lenhosas clonais com diferentes tamanhos populacionais; o efeito das variáveis solo e pluviosidade sobre a dinâmica de populações e se a taxa de crescimento clonal é o parâmetro demográfico que mais contribuiu para λ .

Referências

- Aarssen, L.W. (2008) Death without sex – the ‘problem of the small’ and selection for reproductive economy in flowering plants. *Evolutionary Ecology*, **22**, 279-298.
- Brys R., Jacquemyn, H., Endels, P., Blust, G. & Hermy, M. (2005) Effect of Habitat Deterioration on Population Dynamics and Extinction Risks in a Previously Common Perennial. *Conservation Biology*, **19**, 1633-1643.
- Dahlgren, J.P. & Ehrlén, J. (2009) Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology*, **97**, 666-674.
- Frouz, J. & Kindlmann, P. (2001) The role of sink to source re-colonisation in the population dynamics of insects living in unstable habitats: an example of terrestrial chironomids. *Oikos*, **93**, 50-58.
- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. (2002) Nitrogen deposition and extinction risk in the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *Ecology*, **83**, 2758-2765.
- Guisan, A. & Thuiller W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993–1009.
- Hoffmann, W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, **80**, 1354-1369.
- Klink, C.A. & A.G. Moreira. (2002) Past and current human occupation and land-use. *The Cerrado of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna*. (eds P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 69-88. Columbia University Press, New York.

- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005) A Conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, **1**, 147-155.
- Laanisto, L., Urbas, P. & Pärtel, M. (2008) Why does the unimodal species richness–productivity relationship not apply to woody species: a lack of clonality or a legacy of tropical evolutionary history? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 320-326.
- Liu, F., Chen, E.J. & Wang, E.Q. (2009) Trade-offs between sexual and asexual reproduction in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae): the effect of different nutrient levels. *Plant Systematic and Evolution*, **277**, 61-65.
- Machado, R.B., Ramos Neto, M.B., Pereira, P.G.P., Caldas, E., Gonçalves, D.A., Santos, N.S., Tabor, K. & Steininger, M. (2004) Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Relatório técnico não publicado. *Conservação Internacional*, Brasília, DF.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Nepstad, D.C., Tohver, I.V., Ray, D., Moutinho, P. & Cardinot, G. (2007) Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology*, **88**, 2259-2269.
- Oborny, B. (1994). Growth rules in clonal plants and environmental predictability – a simulation study. *Journal of Ecology*, **82**, 341-351.
- Oborny, B., Kun, A., Czaran, T. & Bokros, Sz. (2000) The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space. *Ecology*, **81**, 3291–3304.
- Piqueras, J., Klimeš, L. & Redbo-Torstensson, P. (1999) Modelling the morphological response to nutrient availability in the clonal plant *Trientalis europaea* L. *Plant of Ecology*, **141**, 117-127.
- Sutherland, S. & Vickery, R.K. (1988) Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Mimulus*. *Oecologia*, **76**, 330-335.

Witte, L.C. & Stöcklin, J. (2010) Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of Botany*, **106**, 859–870.

Xiao, Y., Tang, J., Qing, H., Zhou, C., Kong, W. & An, S. (2011) Trade-offs among growth, clonal, and sexual reproduction in an invasive plant *Spartina alterniflora* responding to inundation and clonal integration. *Hydrobiologia*, **658**, 353-363.

Capítulo 1

Heterogeneidade espacial dos solos de Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal

Spatial heterogeneity of Cerrado–Pantanal ecotone

RESUMO – Nas áreas de Cerrado em zona de ecótono com o Pantanal, o solo apresenta características inerentes ao processo de formação dos solos tanto do Planalto Central quanto da Planície do Pantanal. Considerando que essa premissa seja verdadeira, esta área deve se destacar por sua elevada heterogeneidade edáfica. O presente estudo teve como objetivos determinar os atributos físicos, químicos e físico-hídricos que melhor explicam a heterogeneidade espacial do solo em remanescentes de Cerrado no ecótono com o Pantanal; e avaliar se estes atributos diferem entre os remanescentes estudados e entre solos de Cerrado do Planalto Central e da Planície do Pantanal. Foram coletadas 160 amostras de solo e descritos 11 perfis em cinco remanescentes de Cerrado zona de ecótono com o Pantanal (15°43' S; 56°04' W). Foram identificadas as classes Plintossolo Pétrico Concrecionário típico, Plintossolo Pétrico Litoplúntico típico, Latossolo Amarelo distrófico típico e Latossolo Amarelo distrófico com plintita, sendo que as últimas três ainda não haviam sido descritas para esta região. Os atributos químicos saturação por alumínio, magnésio, cálcio, pH e manganês explicaram 38,7% da variabilidade de solos da região em estudo. A distribuição espacial dos atributos físicos, químicos e hídricos foi heterogênea e estes atributos são inerentes tanto aos solos de Cerrado do Planalto como da Planície do Pantanal.

Palavras-chave: Propriedades físico-químicas. Geoestatística. Plintossolos. Latossolos

ABSTRACT – In areas of Cerrado–Pantanal ecotone, the soil may possess typical features from both process of soil Cerrado formation in the Central Plateau and the soil of the Pantanal Plain. If this premise is true, these areas might be noteworthy for their high edaphic heterogeneity. The aim of this study was to determine which physical, chemical and physical-hydric attributes can better explain the spatial soil heterogeneity in areas of Cerrado–Pantanal

ecotone, and to evaluate whether these attributes differ between the soil in those areas and the soils of Cerrado in the Central Plateau and of the Pantanal Plain. We collected 160 soil samples and described 11 soil profiles in five areas of Cerrado–Pantanal ecotone. We identified the soil categories typic Concretionary Petric Plintosol, typic Litoplinthic Petric Plintosol, typic Dystrophic Yellow Latosol and Dystrophic Yellow Latosol with plinthite; the last three had not yet been described for this region. The chemical attributes aluminum saturation, magnesium, calcium, pH and manganese explained 38.7% of the variability of the soils in the study sites. The spatial distribution of physical, chemical and physical-hydric attributes was heterogeneous, and these attributes were inherent from both of soil Cerrado in the Central Plateau and the soil of the Pantanal Plain.

Key-words: Physico-chemical properties. Geostatistical. Plintosol. Latosol

INTRODUÇÃO

Os recursos naturais geralmente não estão homoganeamente distribuídos no espaço (POOR *et al.*, 2005). O solo, um recurso natural essencial, se destaca por sua heterogeneidade espacial, o que maximiza a biodiversidade de um ecossistema em particular (POSSLEY *et al.*, 2008), seja por meio da pedodiversidade taxonômica, funcional, genética ou ainda devido à diversidade das propriedades do solo (IBÁÑEZ *et al.*, 2005).

Para o Cerrado, o detalhamento das propriedades do solo é uma necessidade comprovada em função da variabilidade química, física e hídrica (KER; REZENDE, 1996). Estudos evidenciam a variação de tais atributos com ênfase em atributos químicos como saturação por alumínio, acidez e o conteúdo de matéria orgânica e suas relações com a fertilidade do solo (ASSIS *et al.*, 2011).

O Cerrado da Depressão Cuiabana apresenta relevo aplainado e rochas muito alteradas, o que gerou a deposição de cascalhos provenientes da desagregação dos veios de quartzo (CASTRO JUNIOR, 2006). Em função da peneplanização, esta área se assemelha à Formação

Pantanal e possui 18 classes de solo (SHINZATO *et al.*, 2006). No entanto, devido à pequena escala do mapa, não há registros sobre a existência de outras classes nem tampouco sobre a heterogeneidade física, química e físico-hídrica da camada superficial do solo (PRODEAGRO, 2001; SHINZATO *et al.*, 2006). É possível que o solo desta área seja constituído por características inerentes tanto aos solos de Cerrado do Planalto como da Planície do Pantanal. Neste estudo serão apresentados resultados sobre a diversidade de solos de uma área de Cerrado da Depressão Cuiabana. Nossos objetivos foram: a) determinar os atributos físicos, químicos e físico-hídricos que melhor explicam a variabilidade do solo nesta região; b) avaliar a heterogeneidade espacial destes atributos; c) avaliar se os solos encontrados diferem entre os solos de Cerrado do Planalto Central e da Planície do Pantanal.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em cinco remanescentes de Cerrado da Depressão Cuiabana (15°43' S; 56°04' W), com tamanhos variando de 5,48 a 12 ha e protegidos de qualquer ação antrópica por cerca de 20 anos. A vegetação desta região foi classificada como cerrado *stricto sensu* (Coutinho 1978). O clima da região é do tipo Aw, com temperatura média mensal variando entre 22 e 27,2°C e precipitação média anual de 1320 mm ano⁻¹ (KÖPPEN; GEIGER, 1928).

O perímetro de cada remanescente foi delimitado por meio do uso de um GPS modelo GPSMAP 76C (Garmin International, Inc., Olathe, KS, USA), visualizada no programa Garmin Mapsource (Garmin International, Inc., Olathe, KS, USA). Foram desenhadas grades de parcelas contíguas de 10 m x 10 m. Aleatoriamente, foram selecionadas 32 parcelas por remanescente. A variabilidade espacial da vegetação é um indicativo de alteração do tipo de solo (ASSIS *et al.*, 2011; RUGGIERO *et al.*, 2002). Assim, para a descrição dos perfis foram selecionadas as parcelas que apresentaram os valores mais altos, intermediários e baixos de

riqueza e de abundância de espécies lenhosas, com diâmetro a 30 cm do solo ≥ 3 cm (Tabela 1). As coordenadas geográficas e as altitudes foram determinadas por meio de um GPS de alta precisão (TOPCON Hiper Lite FC 200). Os perfis de solo foram descritos segundo critérios definidos pela Embrapa (2009).

Tabela 1- Local selecionado para a descrição dos perfis de solo, altitude (m), abundância (N indivíduos m^{-2}) e riqueza (N espécies m^{-2}) de cinco remanescentes de Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal.

Remanescentes	UTM		A ¹	Abundância ²	Riqueza ³
	N (m)	E (m)			
1	599731	8261500		61	25
1	599838	8261439	183,7 \pm 1,2	35	17
1	599775	8261551		25	16
2	599801	8260429		46	17
2	599936	8260463	185,4 \pm 2,8	38	9
3	598750	8260896		62	12
3	598806	8260864	176,6 \pm 2,7	19	7
4	597964	8261428		37	17
4	598040	8261476	171,3 \pm 2,9	17	10
5	597113	8261555		35	18
5	597044	8261600	172,3 \pm 1,4	17	10

Nas amostras de solo coletadas de 0 a 20 cm de profundidade, foram determinados os atributos potencial de hidrogênio (pH), fósforo (P, $cmol_c dm^{-3}$) potássio (K, $cmol_c dm^{-3}$), cálcio (Ca, $cmol_c dm^{-3}$), magnésio (Mg, $cmol_c dm^{-3}$), matéria orgânica (M.O., $g dm^{-3}$), soma das bases (S, $cmol_c dm^{-3}$), capacidade de troca de cátions (T, $cmol_c dm^{-3}$), saturação por bases (V, %), saturação por alumínio (Al, m%), zinco (Zn, $mg kg^{-1}$), cobre (Cu, $mg kg^{-1}$), ferro (Fe, $mg kg^{-1}$), manganês (Mn, $mg kg^{-1}$), boro (B, $mg kg^{-1}$), enxofre (S, $mg kg^{-1}$), acidez potencial (H+AL, $cmol_c dm^{-3}$), terra fina seca ao ar (TFSA, $g kg^{-1}$), cascalho (C, $g kg^{-1}$), calhaus (Ca, $g kg^{-1}$), silte (s, $g kg^{-1}$), argila (r, $g kg^{-1}$) e areia (a, $g kg^{-1}$). Os teores de s, r e a foram obtidos da TFSA, seguindo as metodologias preconizadas pela Embrapa (1997). Para determinação da

capacidade de campo (CC), ponto de murcha permanente (PMP) e disponibilidade de água para a planta (DAP) foram selecionados sete pontos de coleta em função da variação dos teores de argila na área (103; 134,4; 160; 190,4; 210,4; 250 e 296 g kg⁻¹), visto que este teor interfere diretamente no comportamento físico-hídrico do solo. A CC foi determinada por meio da drenagem de coluna de solo (JUNCKER; MADISON, 1967) e o PMP conforme descrito por Klein (1998). Como o solo da Depressão Cuiabana apresenta elevada porcentagem de calhaus (9,1% ± 11,25%) e de cascalhos (32,8% ± 24%), fez-se a correção dos valores de CC e de PMP para a porcentagem real de terra fina seca ao ar (TFSA) de cada amostra por meio das equações 1 e 2:

$$\text{PMP}_{\text{real}} = \frac{\text{PMP TFSA}}{100} \quad (1) \quad \text{CC}_{\text{real}} = \frac{\text{CC TFSA}}{100} \quad (2)$$

Em que: PMP – umidade do solo equivalente ao ponto de murcha permanente obtida para uma amostra constituída por 100% de terra fina; CC – umidade do solo equivalente à capacidade de campo obtida para uma amostra constituída por 100% de terra fina; TFSA - porcentagem real de terra fina da amostra. A disponibilidade de água para as plantas foi obtida por meio da diferença entre CC_{real} e PMP_{real}. Estas variáveis foram estimadas para os demais pontos de coleta da camada superficial do solo por meio das equações 3 e 4, respectivamente, obtidas por Lucena *et al.* (não publicado):

$$\text{CC}_{\text{real}} (\%) = 11,625 + (-0,353 \text{ calhaus}) \quad R^2 = 0,94 \quad (3)$$

$$\text{PMP}_{\text{real}} (\%) = 2,94 + ((-0,107 \text{ cascalho}) + (0,139 \text{ silte})) \quad R^2 = 0,95 \quad (4)$$

Empregou-se o programa SPSS 17.0 (SPSS, Inc., Chicago, IL, EUA) para realizar a análise fatorial, com rotação varimax e normalização Kaiser. Assim foi possível ordenar as 23 variáveis em um pequeno grupo de eixos que representasse a máxima variação presente no solo. Foram consideradas as variáveis com autovetor > 0,6 e variância acumulada próxima de 70% para determinar o número de eixos.

Para avaliar a distribuição espacial das variáveis do solo, foram utilizadas as coordenadas (x, y) e os coeficientes dos quatro eixos. Para tanto, foi empregado o método de Análise Espacial por Índices de Distância (PERRY, 1995) por meio do programa estatístico SADIEShell, versão 1.22 (Rothamsted Research, Harpenden, UK). Obteve-se o índice de agregação $I_a = 1$ e $p > 0,05$ indicam distribuição aleatória; $I_a > 1$ e $p < 0,05$ é agregada; $I_a < 1$ e $p > 0,95$ é uniforme (PERRY, 1995). Para todas estas análises realizadas, empregaram-se 30.000 permutações. A partir dos resultados de similaridade, foram produzidos mapas de índices de agregação por meio do Software Surfer, versão 8.0 (Golden Software, Inc., Golden, CO, USA). Para avaliar se as variáveis, que compõem os eixos, diferiram entre os remanescentes, foi utilizado o teste *t* de permutação (N = 1000), empregando-se o programa estatístico gratuito Past 2.11 (HAMMER *et al.*, 2001).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Nossos resultados revelaram a ocorrência de 3 novas classes para esta região, Latossolo Amarelo distrófico, Latossolo Amarelo distrófico com plintita e Plintossolo Pétrico Litoplíntico típico (Tabela 2). Nesta mesma área, apenas haviam sido identificadas as classes Latossolo Vermelho Amarelo e Plintossolo Pétrico na escala de 1:100.000 (SHINZATO *et al.*, 2006), Latossolo Vermelho-Amarelo e Concrecionários Podzólicos distróficos na escala de 1:250.000 (PRODEAGRO, 2001).

O pH ácido foi registrado tanto para o Latossolo como para o Plintossolo. Em Latossolo Amarelo, o alumínio trocável atingiu valor máximo de $1,19 \text{ cmol}_c \text{ dm}^{-3}$, valor inferior ao registrado para Latossolo Vermelho-Amarelo e Latossolo Amarelo, com um máximo de $1,4 \text{ cmol}_c \text{ dm}^{-3}$ (Tabela 2) (MARIMON JUNIOR; HARIDASAN, 2005).

Tabela 2 – Classes e atributos do solo em remanescentes de Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal.

R	Classe de solo	H _z	Prof. (cm)	Cor (úmida)	C	Ca	TFSA	a	s	r	pH	Ca+Mg	K	S	Al ³⁺	H ⁺	T	V	P
1	FFlf típico	A	0-31	10 YR 4/6	0	9,2	90,8	737	20	243	4,6	0,3	0,2	0,4	1,3	2,9	4,5	8,8	2,0
1	FFlf típico	A _c	0-17	10 YR 3/3	6,0	66,7	27,3	830	20	150	5,0	1,6	0,2	1,9	0,4	5,9	8,2	23,3	9,1
1	FFc típico	A _c	0-18	7,5 YR 4/4	3,5	18,7	77,8	670	119	211	4,6	1,0	0,2	1,2	0,8	3,9	5,9	20,0	3,6
		B _{cf1}	18-59	10 YR 4/6	14,9	57,8	27,3	655	149	196	4,5	0,4	0,3	0,7	0,9	2,3	4,0	17,9	1,3
		B _{cf2}	59-100	10 YR 4/6	21,3	46,9	31,8	610	148	242	4,6	0,9	0,4	1,3	0,7	2,6	4,5	28,3	1,2
2	LAd típico com plintita	A	0-19	7,5 YR 4/4	--	--	--	730	89	181	4,90	1,26	0,07	1,3	0,4	1,8	3,6	37,2	1,5
		AB	19-45	7,5 YR 4/4	--	--	--	745	104	151	4,60	0,70	0,04	0,7	0,8	0,7	2,2	33,0	1,2
		B _w	45-100 +	7,5 YR 4/6	--	--	--	670	119	211	4,50	0,38	0,02	0,4	1,1	1,1	2,7	15,1	0,8
2	LAd típico	A	0-21	10 YR 3/4	--	--	--	715	104	181	4,7	0,8	0,2	0,9	0,5	1,5	2,9	31,5	1,2
		AB	21-38	10 YR 5/4	--	--	--	700	104	196	4,6	0,5	0,1	0,6	0,8	0,8	2,2	26,2	0,8
		B _w	38-100	10 YR 6/6	--	--	--	640	118	242	4,6	0,3	0,1	0,4	0,9	1,4	2,7	14,2	0,7
3	FFlf típico	A _c	0-11	10 YR 4/4	32	12	56	836	30	134	5,0	0,6	0,1	0,7	0,6	2,4	3,6	18,5	3,9
3	LAd petroplântico	A	0-22	10 YR 4/4	--	--	--	730	89	181	5,1	1,2	0,2	1,4	0,3	2,0	3,6	38,0	1,4
		AB	22-52	10 YR 4/6	--	--	--	670	103	227	4,6	0,7	0,1	0,8	0,8	1,0	2,5	31,1	0,8
		B _w	52-92 +	10 YR 6/8	--	--	--	610	133	257	4,6	0,6	0,1	0,6	0,8	0,8	2,3	27,6	0,7
4	FFc típico	A _c	0-18	7,5 YR 3/4	14,7	71,6	13,7	730	104	166	4,8	1,1	0,2	1,3	0,4	2,4	4,0	31,3	1,6
		B _c	18-47	7,5 YR 4/6	20,9	55,6	23,5	700	119	181	4,6	0,4	0,2	0,6	0,9	2,0	3,5	17,0	1,1
		B _{fc}	47-90 +	7,5 YR 5/8	10,6	58,3	31,1	610	148	242	4,6	0,4	0,1	0,4	1,1	1,7	3,2	13,8	0,5
4	FFc típico	A _c	0-19	7,5 YR, 3/4	67,3	19,6	13,1	610	163	227	4,9	4,1	0,4	4,5	0,1	5,0	9,6	46,7	9,1
		B _c	19-42	7,5 YR 4/6	50,7	11,4	37,9	730	134	136	4,7	0,9	0,2	1,1	0,6	1,4	3,1	35,1	2,6
		B _{cf}	42-90 +	7,5 YR 5/8	51,5	24,6	23,9	580	178	242	4,7	1,3	0,2	1,5	0,7	1,6	3,7	39,4	1,1
5	LAd petroplântico	A	0-18	7,5 YR 4/4	--	--	--	745	119	136	4,6	0,6	0,1	0,7	0,8	1,8	3,3	20,3	1,9
		B _w	18-68	7,5 YR 4/6	--	--	--	580	239	181	4,5	0,5	0,2	0,7	0,8	1,4	2,9	22,9	0,9
5	FFc típico	A _c	0-22	7,5 YR 3/2	21,4	61,5	17,1	760	44	196	4,7	1,0	0,3	1,3	0,6	3,9	5,8	22,5	5,3
		B _c	22-61	7,5 YR 5/6	6,3	71,1	22,0	670	119	211	4,7	0,6	0,2	0,8	0,7	1,8	3,3	24,5	0,9
		B _{fc}	61-110 +	5 YR 5/8	3,6	59,2	37,2	520	102	378	4,7	0,8	0,15	0,9	1,4	1,6	3,9	23,9	0,8

*R= remanescentes; Hz = horizonte; Prof. = profundidade; C = calhaus (%); Ca = cascalho (%); TFSA = terra fina seca ao ar (%); a = areia (g kg⁻¹); s = silte (g kg⁻¹); r = argila (g kg⁻¹); pH (H₂O); Ca²⁺ + Mg²⁺ (cmol_c dm⁻³); K⁺ = potássio (cmol_c dm⁻³); S = soma de bases (cmol_c dm⁻³); Al³⁺ = alumínio (cmol_c dm⁻³); H⁺ = hidrogênio (cmol_c dm⁻³); T = capacidade de troca de cátions (cmol_c dm⁻³); V = saturação por bases (%); P = fósforo (mg dm⁻³); FFlf = PLINTOSSOLO PÉTRICO Litoplântico ; FFc = PLINTOSSOLO PÉTRICO Concrecionário; LAd = LATOSSOLO AMARELO Distrófico.

Os remanescentes 1, 3 e 4 deste estudo, foram constituídos por Plintossolos com variação no 3º nível de classificação (Tabela 2). Estes solos apresentaram concreções ferruginosas, suscetíveis a inundações, assim como na Planície do Pantanal mato-grossense e no Planalto Central brasileiro. Plintossolos com horizonte plíntico ocorrem em várzeas, áreas com relevo plano ou suavemente ondulado, em zonas geomórficas de depressão ou condicionados à oscilação do lençol freático (EMBRAPA, 2006). Por outro lado, Plintossolos com horizonte concrecionário apresentam melhor drenagem e ocupam altitudes um pouco mais elevadas em relação aos Plintossolos Plínticos. A ocorrência de Plintossolos, associada a superfícies em rampas, indica horizontes pedológicos impermeáveis que favorecem o escoamento das águas (SHINZATO *et al.*, 2006), similar ao descrito por BEIRIGO (2008) em relevo de cordilheira constituído por Plintossolos direcionados ao campo de inundação no Pantanal. Nos remanescentes 2, 3 e 5 foram identificados Latossolos com variação no 4º e 5º nível de classificação (Tabela 2). Assim como registrado para a área em estudo, também foi descrita a ocorrência de Latossolo Amarelo Distrófico típico no Distrito Federal e na região de Dom Aquino - bordas do Planalto dos Guimarães, MT (MATSUOKA; MENDES; LOUREIRO, 2003) e Latossolo Amarelo distrófico Petroplíntico em Cerrado do Distrito Federal (LACERDA; BARBOSA, 2012).

A partir da análise fatorial, verificamos que os quatro primeiros eixos explicaram 69,22% da variância acumulada (Tabela 3). Com esses quatro eixos, foram selecionadas 16 variáveis da camada superficial do solo com autovetor > 0,6 (Tabela 4).

Tabela 3- Atributos físicos, químicos e hídricos da camada superficial do solo, constituintes de Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal.

Eixos	Atributos do solo	Variância (%)	Variância acumulada (%)
1	Al, Mg, Ca, pH, Mn	38,73	38,73
2	H+Al, CTC, M.O., S, K	12,04	50,78
3	PMP, calhau, cascalho, argila	10,53	61,31
4	DAP, CC	7,91	69,22

Tabela 4- Correlações entre os atributos da camada superficial do solo e os quatro eixos da análise fatorial. Correlações com $r > 0,6$ estão em negrito

Atributos de solo	Eixos principais			
	1	2	3	4
Al	-,875	-,006	-,287	,003
Mg	,853	,356	,028	-,039
Ca	,831	,330	,104	-,099
pH	,820	-,273	,286	-,031
Mn	,607	,421	,353	-,063
H+Al	,056	,928	,122	-,167
CTC	,542	,782	,127	-,139
M.O.	,549	,681	,291	-,081
S	-,199	,659	,055	,088
K	,527	,617	,164	,167
PMP	-,223	-,220	-,837	,256
Calhau	,267	,249	,816	-,245
Cascalho	,234	,429	,757	,051
Argila	-,101	,168	-,675	-,342
DAP	-,073	-,049	-,012	,964
CC	-,093	-,069	-,094	,962

Por meio da espacialização dos quatro eixos da análise fatorial, observou-se grande heterogeneidade espacial, com o predomínio de uma condição de aleatoriedade para os fatores 1 e 4 e agregação para os fatores 2 e 3 (Figuras 1 a 4). Para o eixo 1, a área mais clara dos mapas indicou e menor concentração de magnésio e cálcio, além de maior acidez (Figura 1). Segundo Nascimento (2012), a região em estudo corresponde à área de transferência de sedimento. Nesta condição, arenitos e calcários se constituem como as principais fontes de sedimentos e soluções transportados pelo rio Cuiabá na Depressão Cuiabana, influenciando os solos que compõe a planície pantaneira. Em remanescentes localizados no Médio Araguaia, uma região ecotonal que apresenta Plintossolos Pétrico Concrecionário e altitude entre 180 a 200 m, assim como na Depressão Cuiabana, foram identificados valores nulos de Al^{+3} e teores elevados de Ca^{+2} em $2,61\text{cmol}_c\text{ dm}^{-3}$ e pequena variação na concentração de Mg^{+2} em relação a concentração de Ca^{+2} , de forma que os autores indicam possível influência de calcário ou laterítica (MARTINS *et al.*, 2006).

Verificamos que a distribuição do eixo 2 nos remanescentes 2, 3 e 5 foi agregada, sendo que as áreas mais claras do mapa representaram regiões de maior acidez potencial, capacidade de troca catiônica, matéria orgânica, enxofre e potássio, o que caracterizou a classe dos Latossolos, ao passo que os remanescentes 1 e 4 apresentaram distribuição aleatória deste eixo, correspondente aos Plintossolos (Figura 2). A distribuição espacial do eixo 3 foi agregada nos remanescentes 1, 2 e 3 (Figura 3). Nas áreas mais claras dos mapas tem-se o predomínio da condição de maior PMP e menor quantidade de calhau, cascalho e argila, ao passo que as áreas mais escuras indicam a condição inversa. Esta condição está associada às classes de solos concrecionários e litoplínticos, tanto Plintossolos como em Latossolos Petroplíntico, caracterizados por grande quantidade de pedra canga ao longo do perfil (LACERDA; BARBOSA, 2012). O eixo 4 indicou que existe agregação apenas no remanescente 2, sendo que as áreas mais claras dos mapas indicam que as regiões de maior capacidade de campo e disponibilidade de água estão agregadas (Figura 4).

Quanto à comparação do horizonte superficial do solo descrito nesse estudo com os solos de Cerrado de outras áreas, registramos um predomínio de alto teor de saturação por alumínio (Tabela 5), assim como em solos do Planalto Central (LOPES; COX, 1977; RUGGIERO *et al.*, 2002). Por outro lado, os valores de alumínio foram similares ou mesmo menores que os observados para cerrado *stricto sensu* e cerradão da Planície do Pantanal (BEIRIGO 2008; NASCIMENTO 2012).

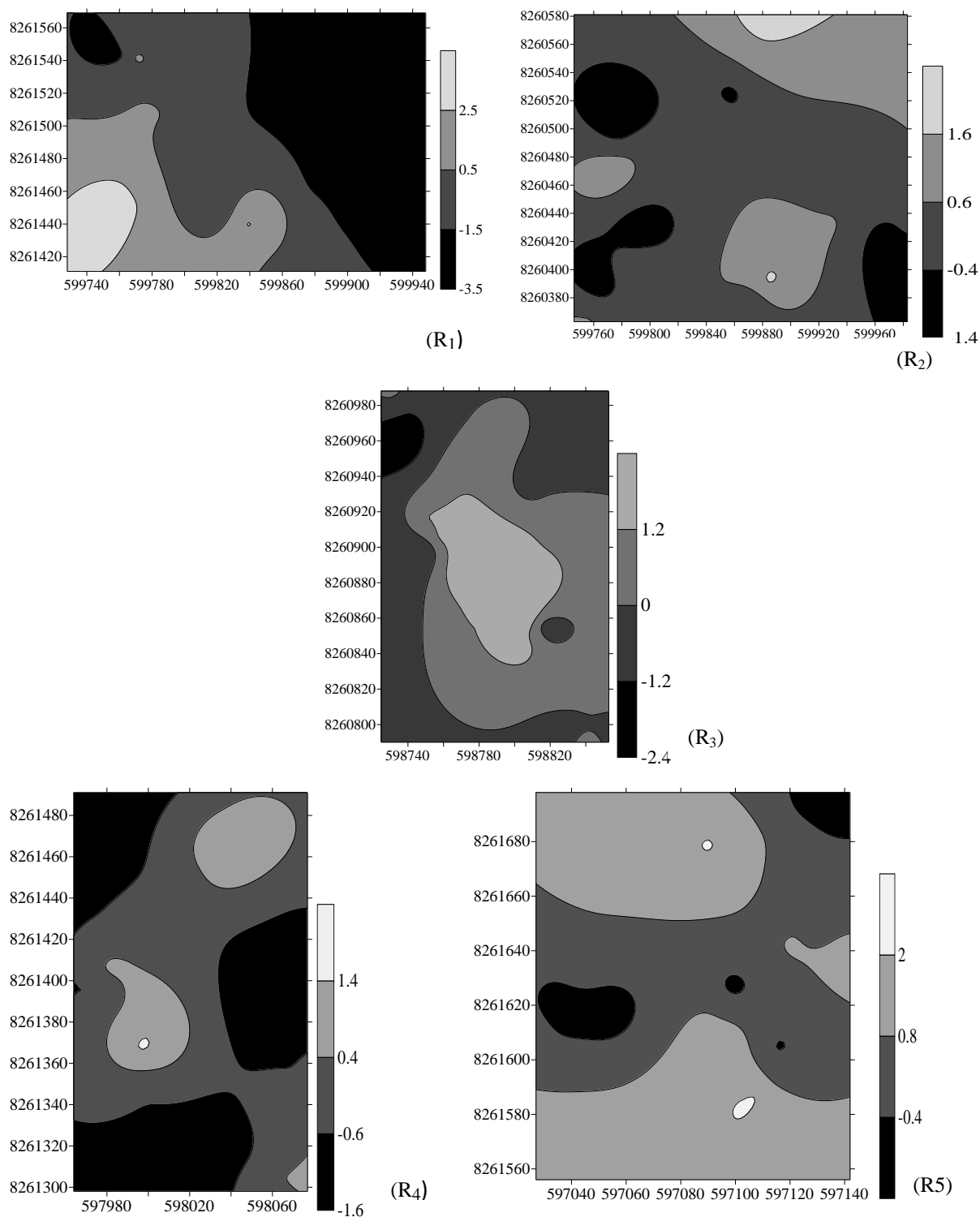


Figura 1 - Distribuição espacial do eixo 1, representando a saturação por alumínio (+), magnésio, pH, cálcio e manganês (-). Áreas claras indicam maior intensidade do eixo e áreas escuras o predomínio da condição oposta. R= remanescente de Cerrado; Ia = índice de agregação. *Espacialmente agregado ($p < 0,05$). R₁- Ia= 1,61*; R₂- Ia= 0,80; R₃- Ia= 1,06; R₄- Ia= 0,80; R₅- Ia= 0,84.

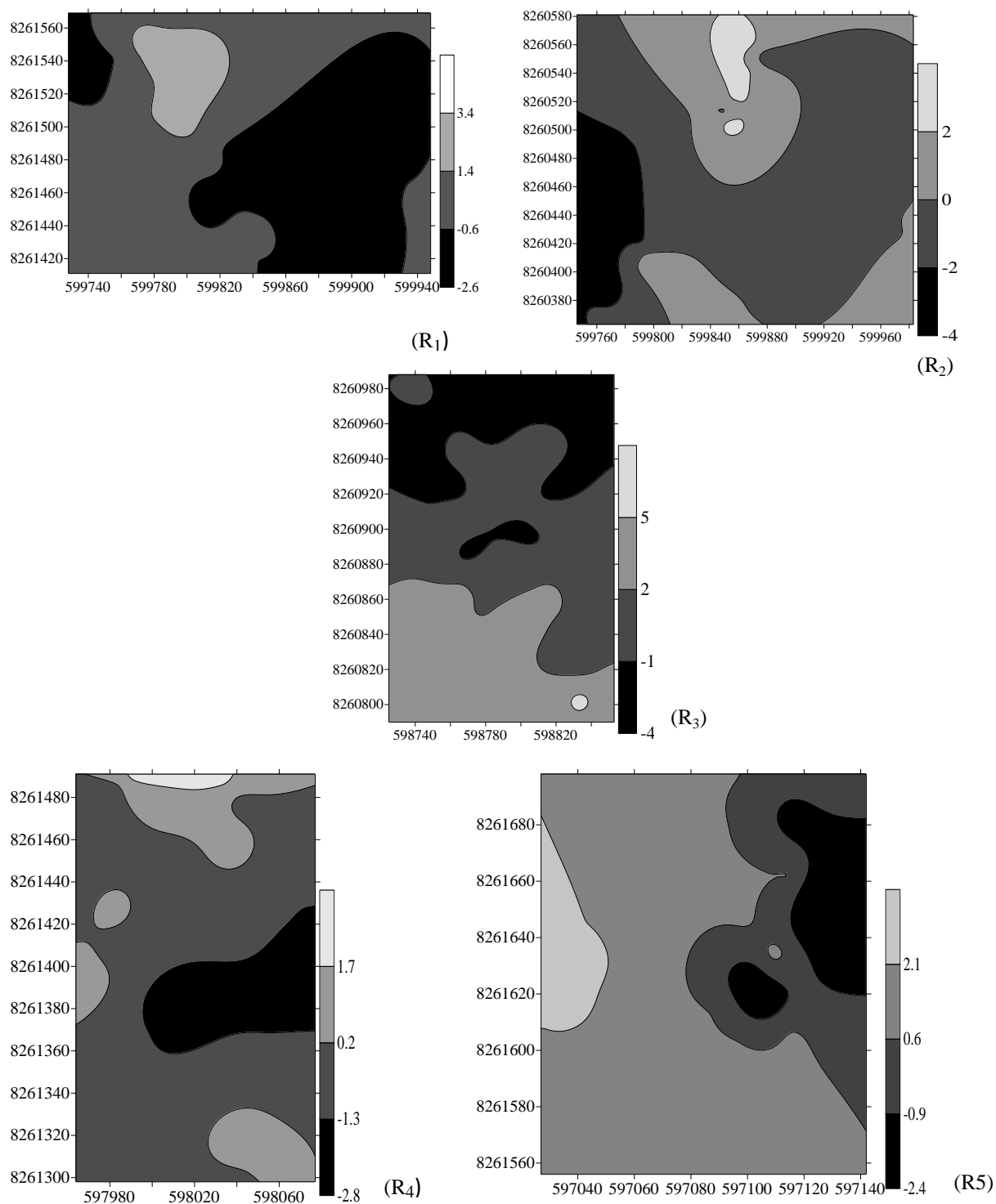


Figura 2 - Distribuição espacial do eixo 2, representando a acidez potencial, capacidade de troca catiônica, matéria orgânica, enxofre e potássio (+). Áreas claras indicam maior intensidade do eixo e áreas escuras o predomínio da condição oposta. R= remanescente de Cerrado; Ia = índice de agregação. *Especialmente agregado ($p < 0,05$). R₁- Ia= 1,34; R₂- Ia= 1,51*; R₃- Ia= 2,11*; R₄- Ia= 1,22; R₅- Ia= 1,64*.

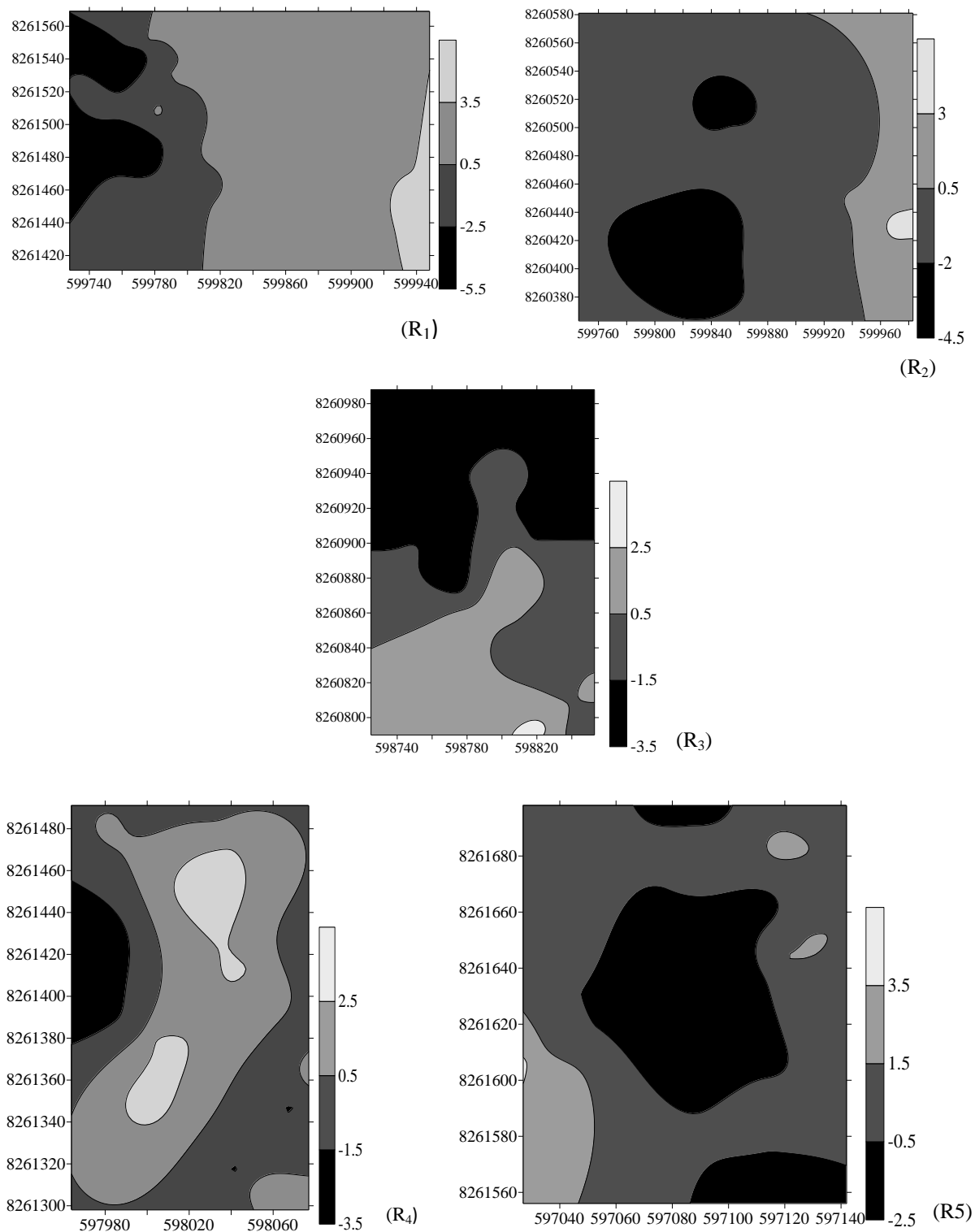


Figura 3- Distribuição espacial do eixo 3, representando o ponto de murcha permanente (+), calhaus, cascalho e argila (-). Áreas claras indicam maior intensidade do eixo e áreas escuras o predomínio da condição oposta. R= remanescente de Cerrado; Ia = índice de agregação. * Espacialmente agregado ($p < 0,05$). R₁ - Ia= 2,51*; R₂ - Ia= 1,58*; R₃ - Ia= 2,11*; R₄ - Ia= 0,80; R₅ - Ia= 1,16.

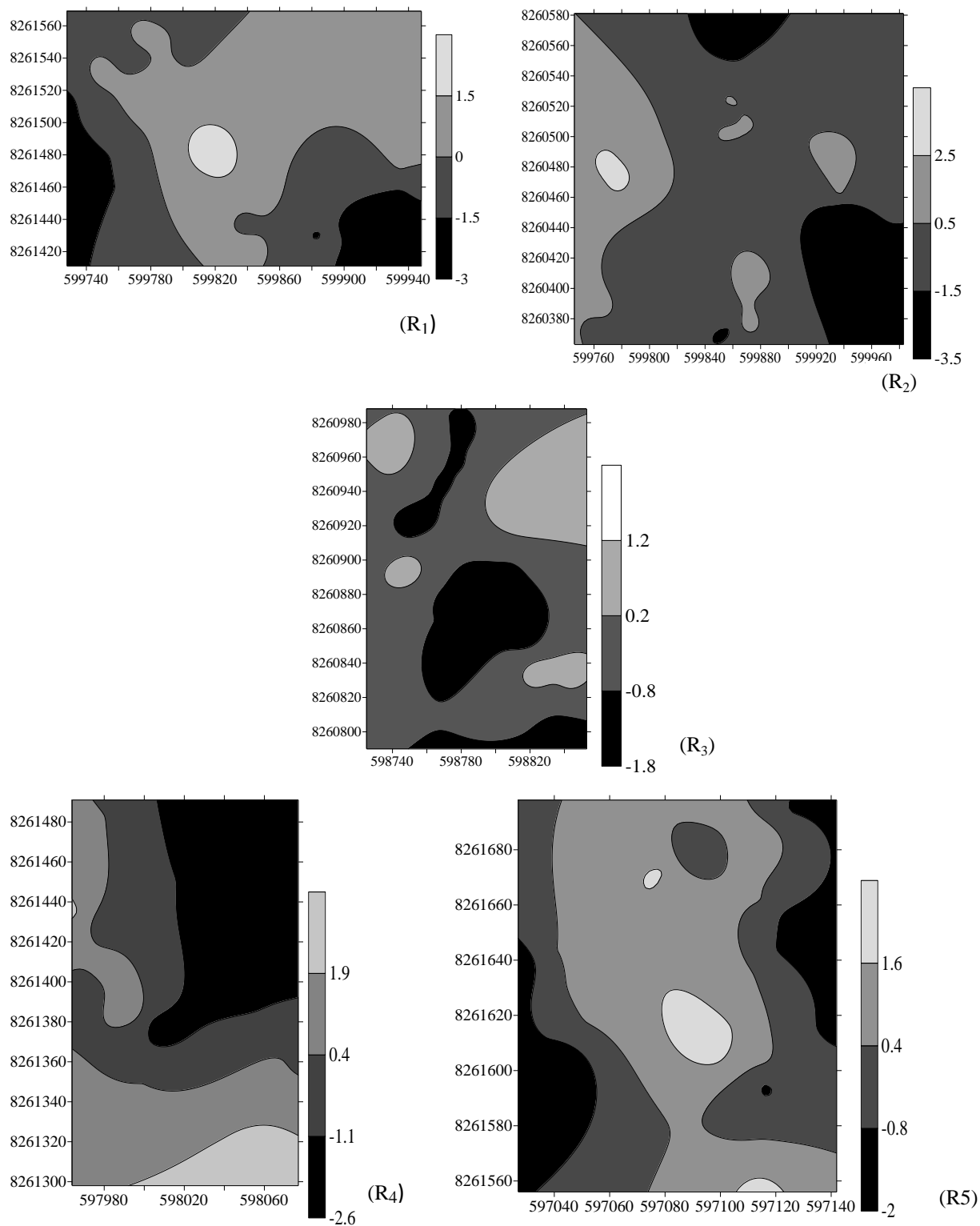


Figura 4- Distribuição espacial do eixo 4, representando a capacidade de campo e disponibilidade de água para a planta (+). Áreas claras indicam maior intensidade do eixo e áreas escuras o predomínio da condição oposta. R= remanescente de Cerrado; Ia = índice de agregação. * Espacialmente agregado ($p < 0,05$). R₁ - Ia= 1,05; R₂ - Ia= 1,47*; R₃ - Ia= 0,88; R₄ - Ia= 0,08; R₅ - Ia= 0,99.

Tabelas 5- Valores médios dos atributos da camada superficial do solo que compõe os 4 eixos da análise fatorial. Letras indicam diferença entre médias ($p < 0,05$).

Atributos da camada superficial do solo	Remanescentes					Total FFlf + FFc + LAd
	1 FFlf + FFc	2 LAd	3 LAd + FFlf	4 FFc	5 LAd + FFc	
Al	38,1 ± 20,5 a	27, ± 13, b	30,4 ± 18,7 a,b	7,7 ± 11,8 c	24,7 ± 14,37 b	25,6 ± 18,7
Mg	0,4 ± 0,2 a	0,4 ± 0,1 a	0,6 ± 0,3 a	1 ± 0,6 b	0,5 ± 0,3 a	0,6 ± 0,4
Ca	0,5 ± 0,5 a	0,6 ± 0,3 a	0,6 ± 0,6 a	1,9 ± 1,3 b	0,6 ± 0,4 a	0,8 ± 0,9
pH	4,9 ± 0,2 a	5,1 ± 0,2 b	5 ± 0,2 a,b	5,5 ± 0,2 c	5,1 ± 0,2 a,b	5,1 ± 0,3
H+Al	3,84 ± 1,4 a,c	2, ± 0,6 b	2,5 ± 0,5 b,c	3,2 ± 1,2 c	2,6 ± 1 c	2,8 ± 1,2
CTC	4,9 ± 2, a	3,2 ± 0,8 b	3,9 ± 1,1 a,b	6,4 ± 2,8 c	4, ± 1,8 a,b	4,5 ± 2,1
M.O.	17,3 ± 9,7 a	11,5 ± 3,3 b	11,5 ± 4,3 b	24,6 ± 11 c	15,4 ± 6,2 a,b	16, ± 8,9
S	10,6 ± 2,9 a	5,4 ± 2,2 b	7,9 ± 4,1 c	7,3 ± 3,6 b,c	9,1 ± 1,9 a,c	8,1 ± 3,5
K	0,17 ± 0,7 a,c	0,1 ± 0,04 b	0,1 ± 0,06 a,b	0,2 ± 0,09 c	0,2 ± 0,1 c	0,1 ± 0,09
Calhau	5,2 ± 7,4 a	1,8 ± 4,4 a	3, ± 6,9 a	22,7 ± 10,3 b	12,6 ± 10,3 c	9,1 ± 11,2
Cascalho	38, ± 23,7 a	13,8 ± 21,1 b	15,3 ± 16,3 b	50,5 ± 12,9 a	45,5 ± 17,3 a	32,8 ± 24
Argila	13,7 ± 4,7 a	13,8 ± 3,6 a	17,7 ± 4,5 b	9,7 ± 1,9 c	10, ± 2,2 c	13,1 ± 4,5
PMP	2,7 ± 0,8 a	3, ± 0,4 a	3,1 ± 0,7 a	1,4 ± 0,9 b	2,2 ± 1 c	2,5 ± 1
CC	9,7 ± 2,6 a	10,9 ± 1,5 a	10,5 ± 2,4 a	13,8 ± 13,6 a	26,4 ± 12,6 b	14,1 ± 10,1
DAP	7 ± 1,8 a	7,9 ± 1,2 a,b	7,4 ± 1,8 a,b	13 ± 12,8 b	24,1 ± 11,6 c	11,6 ± 9,8

Quando comparamos os solos dos remanescentes entre si, verificamos que os teores de magnésio e cálcio do remanescente 4 diferiu dos demais (Tabela 5). Estes teores médios foram predominantemente superiores aos registrados para fitofisionomias de Cerrado do Planalto Central (NERI *et al.*, 2012; RUGGIERO *et al.*, 2002) similares ou inferiores aos encontrados para as fitofisionomias da Planície do Pantanal (BEIRIGO, 2008; NASCIMENTO, 2012; SCHIAVO *et al.*, 2010). Observamos uma dominância de solos com acidez média nos remanescentes da Depressão Cuiabana (Tabela 5), também similares aos encontrados no Planalto Central e na Planície do Pantanal. Em média, os valores de CTC foram similares entre os remanescentes, com exceção ao 4, que apresentou valores maiores (Tabela 5).

De maneira geral, os valores de CTC foram menores aos encontrados nos solos do Planalto e da Planície do Pantanal. Em média, os valores de matéria orgânica encontrados

neste estudo também foram similares entre os remanescentes, com exceção do remanescente 4, que apresentou valores maiores (Tabela 5). O teor médio de matéria orgânica foi similar aos encontrados para diferentes fitofisionomias na Planície pantaneira (SALIS *et al.*, 2006) e Planalto Central (ASSIS *et al.*, 2011; LOPES; COX, 1977; NERI *et al.*, 2012). Quanto ao potássio, foram registradas diferenças entre os remanescentes, com predomínio de teor médio $> 0,15 \text{ cmol}_c \text{ dm}^{-3}$ (Tabela 5), oposto ao observado por Lopes e Cox (1977). Segundo estes autores, os solos de Cerrado apresentam teores de potássio entre 0,02 e 0,81 $\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$, sendo 84,9% das amostras $< 0,15 \text{ cmol}_c \text{ dm}^{-3}$.

A variação da fração grosseira do solo, composta por calhaus e cascalhos, variou em função das classes de solo, com classes desprovidas ou mesmo com até 77% de cascalho ou 40% de calhaus. A presença desse material se deve aos depósitos de cascalhos oriundos da desagregação dos veios de quartzo e a Cobertura Detrito-laterítica imatura, também constituída por “pedras de canga”, formando solo raso (SHINZATO *et al.*; 2006). A capacidade de campo e a disponibilidade de água para a planta foram maiores para o remanescentes 4 e 5 (Tabela 5). Os solos se enquadram nas classes textural arenosa a média (Tabela 5). Similar aos solos de diferentes fitofisionomias do Planalto (ASSIS *et al.*, 2011) e distintos em relação à planície pantaneira onde os solos tendem a ser mais argilosos (BEIRIGO 2008; SCHIAVO *et al.*, 2010).

CONCLUSÕES

Os atributos que melhor explicaram a variabilidade de solos foram saturação por alumínio, magnésio, cálcio, pH e manganês. As variáveis físicas, químicas e físico-hídricas foram distribuídas espacialmente, tanto de forma agregada como aleatória. Isto indica que a heterogeneidade da camada superficial do solo de Cerrado, em zona de ecótono com o Pantanal, em função de este ser constituído por características inerentes tanto aos solos de Cerrado do Planalto Central como da Planície do Pantanal.

REFERÊNCIAS

- ASSIS, A. C. C. *et al.* Water availability determines physiognomic gradient in an area of low-fertility soils under Cerrado vegetation. **Plant Ecology**, v. 212, p. 1135-1147, 2012.
- BEIRIGO, R. M. **Sistema pedológico Planossolo-Plintossolo no Pantanal de Barão de Melgaço – MT.** 2008. 69 p. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.
- CASTRO JUNIOR, P. R.; SALOMÃO, F. X. T.; BORDEST, S. M. L. Geomorfologia. *In:* Thomé Filho, J. J.; Scislewski, G.; Shinzato, E.; Rocha, G. A.; Dantas, M.; Castro Jr., P. R.; Araújo, E. S.; Melo, D. C. R.; Armesto, R. C. G.; Araújo, L. M. N. **Sistema de Informação Geoambiental de Cuiabá, Várzea Grande e Entorno – SIG CUIABÁ.** Goiânia: CPRM, 2006, p. 31 – 48.
- COUTINHO, L. M. O conceito de Cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v.1, p. 17-23, 1978.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Manual de métodos de análise de solo.** 2.ed. Rio de Janeiro, 1997. 212 p.
- PROJETO DE DESENVOLVIMENTO AGROAMBIENTAL DO ESTADO DE MATO GROSSO – PRODEAGRO. **Mapa de reconhecimento de baixa intensidade dos solos e pontos amostrais – MIR 388.** 1 Mapa. Escala 1: 250.000. 2001.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos.** 2. ed. – Rio de Janeiro, 2006. 306 p.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education e Data Analysis. . **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n.1, 2001. 9 p.

IBÁÑEZ, J. J. *et al.* Pedodiversity-area relationships for islands. **Ecological Modelling**, v. 182, n. 3-4, p. 257-269, 2005.

JUNCKER, P. H.; MADISON, J. J. Soil moisture characteristics tions for a method of putting green construction. USGA Green of sand-peat mixes. **Soil Science Society of American Journal**, v.31, p.5-8, 1967.

KER, J.C.; REZENDE, M. Recursos edáficos dos Cerrados: ocorrência e potencial. In: SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO: biodiversidade e produção sustentável de alimentos e fibras no cerrado, 8., 1996. **Anais...** Planaltina: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-CPAC, 1996. p.15-19.

KLEIN, V.A. **Propriedades físico-hídrico-mecânicas de um Latossolo Roxo, sob diferentes sistemas de uso e manejo.** 1998. 130p. Tese (Doutorado em Agronomia/ Solos e Nutrição de Plantas) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz , Universidade de São Paulo, Piracicaba,1998.

KÖPPEN, W.; GEIGER, R. *Klimate der Erde.* Gotha: Verlag Justus Perthes. 1928. Wall-map 150cmx200cm.

LACERDA, M. P. C.; BARBOSA, I. O. Relações Pedomorfogeológicas e Distribuição de Pedoformas na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 36, p. 709 - 721, 2012.

LOPES, A. S.; COX, F.R. A survey of the fertility status os surface soils under Cerrado vegetation in Brazil. **Soil Science Society of America Journal**, v. 41, n. 4, 1977.

MARIMON JUNIOR, B. H; HARIDASAN, M. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 913-

926, 2005.

MARTINS, A. K. E. *et al.* Relações solo-geoambiente em áreas de ocorrência de Ipucas na Planície do Médio Araguaia – Estado de Tocantins, **Revista Árvore**, v. 30, n. 2, p. 297-310, 2006.

MATSUOKA, M.; MENDES, I. C.; LOUREIRO, M. F. Biomassa microbiana e atividade enzimática em solos sob vegetação nativa e sistemas agrícolas anuais e perenes na região de Primavera do Leste (MT). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 27, p. 425-433, 2003.

NASCIMENTO, A. F. **Relações pedologia-geomorfologia-sedimentologia no Pantanal Norte**. 2012. 200 f. Tese (Doutorado em Ciências/Solos e Nutrição de Plantas) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 2012.

NERI, A. V. *et al.* The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 69, n. 1, p. 1–27, 2012.

PERRY, J.N. Spatial analysis by distance indices. **Journal of Animal Ecology**, v. 64. p. 303-314, 1995.

POOR, A. *et al.* Do physiological integration and soil heterogeneity influence the clonal growth and foraging of *Schoenoplectus pungens*? **Plant Ecology**, v. 181, p. 45–56, 2005.

POSSLEY, J.; WOODMANSEE, S. W.; MASCHINSKI, J. Patterns of Plant Composition in Fragments of Globally Imperiled Pine Rockland Forest: Effects of Soil Type, Recent Fire Frequency, and Fragment Size. **Natural Areas Journal**, v. 28, n. 4, p. 379-394, 2008.

RUGGIERO, P. G. C. *et al.* Soil-Vegetation Relationships in Cerrado (Brazilian savanna) and Semideciduous Forest, Southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 160, n. 1, p. 1-16, 2002.

SALIS, S. M. *et al.* Distribuição e abundância de espécies arbóreas em cerradões no Pantanal, Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 3, p.339-

352, 2006.

SCHIAVO, J. A. *et al.* Caracterização e classificação de solos desenvolvidos de arenitos da formação Aquidauana-MS. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 34, p. 881-889, 2010.

SHINZATO, E.; TEIXEIRA, W. G.; MARTINS, J.S. Solos. *In*: Thomé Filho, J. J.; Scislewski, G.; Shinzato, E.; Rocha, G. A.; Dantas, M.; Castro Jr., P. R.; Araújo, E. S.; Melo, D. C. R.; Armesto, R. C. G.; Araújo, L. M. N. **Sistema de Informação Geoambiental de Cuiabá, Várzea Grande e Entorno – SIG CUIABÁ**. Goiânia: CPRM, 2006, p. 117 – 161.

Capítulo 2

Crescimento clonal x reprodução sexuada em árvores de Cerrado: o *trade-off* explica a ampla distribuição de uma espécie clonal?

Resumo

1- Crescimento clonal é um importante fator ecológico que contribui para a sobrevivência e facilita a persistência de espécies sob distintas condições ambientais. No entanto, a heterogeneidade ambiental pode influenciar, de forma desigual, a reprodução sexuada e o crescimento clonal ao longo do desenvolvimento ontogenético e conseqüentemente a dinâmica populacional de espécies arbóreas de ampla distribuição.

2- A hipótese deste estudo é que uma espécie arbórea clonal do Cerrado investe diferentemente em reprodução sexuada e crescimento clonal sob diferentes tipos de solo e pluviosidade, o que garante sua elevada abundância e ampla distribuição geográfica. A dinâmica populacional foi avaliada em solos com características contrastantes: Plintossolo Pétrico (FF) e Latossolo Amarelo (LAd), nas estações seca e chuvosa. Crescimento, sobrevivência, retrogressão e reprodução de *C. americana* foram determinadas nas estações seca e chuvosa entre os anos de 2010 e 2012.

3- A reprodução sexuada e o crescimento de plântulas foram maiores em FF e o crescimento clonal em LAd. A taxa de crescimento populacional anual (λ) foi significativamente maior em FF, sendo que λ próximo de 1,0 indicaram a estabilidade populacional em LAd, com tendência de aumento em solo mais rico em nutrientes (FF). Como observado na análise de

* Segundo normas da Revista Journal of Ecology

elasticidade, a taxa de sobrevivência de adultos contribuiu proporcionalmente mais para λ em ambos os tipos de solo e estações do ano. Por meio da análise *life table response experiment* (LTRE) foi observado que a interação entre tipos de solo e a pluviosidade exerceu maior efeito sobre λ . Os fatores isolados não foram determinantes para o declínio, estabilidade ou para o crescimento populacional.

5- Síntese: Existe *trade-off* entre reprodução sexuada e o crescimento clonal, associada à qualidade do solo e à pluviosidade. Portanto, a hipótese de que uma espécie arbórea clonal investe diferentemente na produção de novos indivíduos em função de variáveis ambientais foi confirmada. Esta “plasticidade reprodutiva” pode contribuir para que esta espécie clonal se torne abundante e amplie sua distribuição em savanas.

Palavras-chave: dinâmica de população, LTRE, modelo matricial, interação planta-solo, pluviosidade

Introdução

A flutuação do número de indivíduos nas populações tem despertado a atenção de pesquisadores durante muito tempo (Silvertown 2008; de Kroon *et al.* 2000). Em habitats naturais, estudos demográficos são importantes para compreender a história de vida e mecanismos de persistência da população (Wepler *et al.* 2006). Ao longo dos anos, um grande esforço tem sido feito para que sejam compreendidos os mecanismos e processos envolvidos na dinâmica das populações, especialmente das espécies herbáceas ou arbóreas não clonais. No entanto, ainda existem lacunas sobre como as variáveis ambientais determinam as flutuações na dinâmica de espécies clonais, em particular de árvores clonais tropicais (Hoffmann 1999).

Estudos sobre plantas não-clonais são geralmente mais fáceis de serem conduzidos, uma vez que os indivíduos possuem um único caule formando uma unidade discreta (Tanner

2001). Por outro lado, mais difíceis de serem estudadas, as plantas clonais são organismos cujos módulos podem se tornar autônomos (Oborny *et al.* 2012). Dessa maneira, um indivíduo originado de reprodução sexuada (geneta) pode formar muitos indivíduos genética e fisiologicamente semelhantes (rametas) potencialmente capazes de levar uma vida individual (Silvertown & Charlesworth 2001; Oborny *et al.* 2012). Uma espécie arbórea pode apresentar crescimento clonal por meio da diferenciação do sistema radicular (Del Tredici 2001), como descrito para plantas de savanas australianas, africanas e brasileiras (Jeník 1994; Hoffmann 1999).

A evolução da estratégia reprodutiva das plantas pode ser representada pela relação entre reprodução sexuada e crescimento clonal (Wang *et al.* 2012). As principais vantagens da reprodução sexuada são a manutenção da diversidade genética e a maior capacidade de dispersão de propágulos, o que torna a espécie mais flexível para responder as variações ambientais naturais e não naturais (Silvertown 2008). Por outro lado, em habitats onde as condições não são favoráveis para a reprodução sexuada, o crescimento clonal pode garantir a persistência de uma população (Witte & Stöcklin 2010).

Além da persistência, a reprodução de clones garante que os genetas habitem grandes áreas (Birch & Hutchings 1994). Por sua vez, a persistência de uma população pode aumentar a estabilidade de uma comunidade, bem como a resiliência de um ecossistema (Eriksson (1996, 2000). Para plantas clonais, a reprodução vegetativa pode tamponar possíveis efeitos das variações ambientais e contribuir para esta estabilidade (Witte & Stocklin 2010). Além disso, a resiliência de uma comunidade pode ser aumentada pela manutenção contínua de habitat com condições similares criadas pela própria população, por meio da ciclagem de nutrientes e capacidade de (re) colonização após distúrbios (Witte & Stocklin 2010).

Em espécies clonais pode ocorrer *trade-off*, ou seja, uma correlação negativa entre reprodução sexuada e crescimento clonal. *Trade-off* ocorre em algumas espécies em função da

disponibilidade de recursos ou de um número limitado de meristemas disponíveis para um ou outro tipo de reprodução (Vallejo-Marín *et al.* 2010). Esta diferença de alocação de recursos pode variar dentro de uma mesma espécie frente às distintas condições ambientais (Liu *et al.* 2009; Xiao *et al.* 2011). Consequentemente, a dinâmica populacional pode depender fortemente da produção de novos rametas (Callaghan 1976; Eriksson 1992; Silvertown *et al.* 1993). No entanto, a relação entre os dois tipos de reprodução e a contribuição relativa de cada um para a taxa de crescimento populacional é pouco conhecida e, como pode variar em função das condições ambientais, nem sempre é fácil de avaliar (Mandujano *et al.* 2001).

Entre as variáveis ambientais, o solo é um importante elemento que determina a variabilidade espacial de uma população restringindo ou favorecendo a distribuição dos indivíduos. Por exemplo, a disponibilidade de água no solo é um fator limitante, pois o seu declínio aumenta a taxa de mortalidade de espécies arbóreas (Nepstad *et al.* 2007). Outro fator relevante é a disponibilidade de nutrientes, que altera a biomassa das árvores (Davidson *et al.* 2004) e exerce efeitos significativos sobre a taxa de crescimento (Dahlgren & Ehrlén 2009). Variações nas condições ambientais também podem afetar, de forma desigual, a fecundidade, a sobrevivência ou o crescimento do geneta e cada um dos rametas, de diferentes estádios ontogenéticos (Caswell 2001; Soliveres *et al.* 2010; Dahlgren & Ehrlén 2009). Consequentemente, um maior investimento na produção de rametas que em reprodução sexuada poderia explicar a elevada abundância de plantas clonais em diferentes ambientes (Wepler *et al.* 2006).

Nossa hipótese é que, para uma espécie arbórea, o crescimento clonal seja maior que a reprodução sexuada em solo com baixo teor de nutrientes, ao passo que ambos os tipos de reprodução sejam beneficiados em solos mais férteis sob diferentes níveis de pluviosidade. Se verdadeiro, esta plasticidade entre os tipos de reprodução pode propiciar abundância elevada e distribuição geográfica ampla de uma espécie arbórea clonal e contribuir para a

estabilidade de comunidade vegetal. Para testar esta hipótese, nós avaliamos a demografia de uma espécie arbórea clonal em áreas com diferentes tipos de solo, nas estações seca e chuvosa, por 3 anos. Assim, procuramos responder às seguintes perguntas: 1) O tipo de solo e a pluviosidade afetam os parâmetros demográficos e a taxa de crescimento populacional (λ)? 2) Qual parâmetro demográfico mais contribui para λ ? Nós estudamos a demografia de *Curatella americana* L. (Dilleniaceae), uma espécie arbórea clonal, de elevada abundância e ampla distribuição geográfica, encontrada na América Central e do Sul (Devillers & Devillers-Terschuren 1996; Bruniera & Groppo 2010), com elevada abundância nas Savanas do Brasil, Venezuela, Colômbia e Guiana (Devillers & Devillers-Terschuren 1996; Pott *et al.* 2011).

Material e Métodos

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido em uma área de 300 ha preservada do fogo há cerca de 20 anos (15°43' - 15°44' S; 56°04' - 56°06' W), município de Cuiabá – MT, Brasil. O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é do tipo Aw, com regime de chuvas tropical e temperatura média mensal variando entre 22°C e 27,2°C. A altitude varia entre 165 e 189 m. O local de estudo está inserido em uma área de 54.522 km² de Cerrado (Arruda *et al.* 2008) em zona de ecótono com o Pantanal.

ESPÉCIE SELECIONADA

Curatella americana L. (Dilleniaceae) é uma espécie arbórea perene, xerófita, tolerante à ação do fogo, e com plasticidade fenotípica arquitetural alta. Seu porte varia de arbustivo ao arbóreo, atingindo até 10 m de altura (Baruch 2011). Por apresentar ajustamento do seu sistema radicular às condições do ambiente, esta espécie pode crescer em diferentes

ecossistemas (Foldats & Rutkis 1975). *C. americana* apresenta reprodução sexuada com flores hermafroditas e pólen abundante (da Silva & Absy 2000). As sementes podem permanecer viáveis no solo após ocorrência de incêndios e/ou até que a disponibilidade de água seja suficiente para seu estabelecimento (Medina & Silva 1990). Esta espécie também apresenta crescimento clonal, com a produção de indivíduos de diferentes estádios ontogenéticos, de jovens até adultos, capazes de produzir novos rametas a partir de suas raízes (Observação pessoal).

Por meio de um levantamento florístico previamente realizado na área, verificou-se que esta espécie é a mais abundante e a de maior densidade na área em estudo (505 ind. ha⁻¹), com maior densidade em Plintossolo Pétrico (580 ind. ha⁻¹) que em Latossolo Amarelo (424 ind. ha⁻¹) (Lucena *et al.* unpublished data). Mesmo que esta espécie seja encontrada em diferentes tipos de solo, sua ocorrência tem sido relacionada a solos ácidos e inférteis (Ulate 2001; Baruch 2011).

DELINEAMENTO AMOSTRAL E ANÁLISE DE DADOS

A área selecionada apresenta diferentes tipos de solo, por estar localizada na confluência de diferentes formações geomorfológicas (Arruda *et al.* 2008). Duas classes de solo, com características físicas, químicas e hídricas contrastantes, foram selecionadas: Plintossolo Pétrico (FF) e Latossolo Amarelo (LAd). Por meio de análise química prévia da camada superficial do solo (0 – 20 cm) foram registrados valores médios de matéria orgânica (g/dm³), CTC (pH 7), acidez potencial (cmol_c/dm³), potássio (cmol_c/dm³), cálcio (cmol_c/dm³), fósforo (mg/dm³), magnésio (cmol_c/dm³) e manganês (mg/kg) assim como as variáveis físicas cascalho (%), calhaus (%) e a taxa de infiltração de água (mm/h) superiores em FF (18,9; 5,3; 3,4, 0,2; 4,7; 0,6, 83,9; 41,5; 12,2 e 291 respectivamente) em relação a LAd (11,4; 3,3; 2,2; 0,1; 0,5; 2,5; 0,5; 55,9; 12,8; 4,3 e 103 respectivamente) (Lucena *et al.* dados não publicados). No entanto, a capacidade de campo, e o ponto de murcha permanente são menores em FF

(12,6 e 2,2% respectivamente) em relação à LAd (16,1 e 2,9% respectivamente). Logo, foram selecionados dois tipos de solos, sendo um tipo referente a solo mais rico em nutrientes e com menor capacidade de retenção de água (FF) e, outro solo com características inversas a este, sendo mais pobre em nutrientes e com maior capacidade de retenção de água (LAd).

Os dados demográficos – crescimento, sobrevivência, retrogressão, reprodução sexuada e crescimento clonal – foram coletadas em intervalos semestrais. Considerou-se como estação chuvosa os meses cuja pluviosidade foi superior a 50 mm e, estação seca quando a pluviosidade foi igual ou menor que 50 mm (Melo & Cunha 2006). As coletas foram realizadas nos meses de abril de 2010, 2011 e 2012 referente à estação chuvosa e em outubro de 2010 e 2011 referente à estação seca. Foram estabelecidas 16 parcelas fixas em LAd e 19 em FF, de 20 x 50 m (100 m²), subdivididas em 10 subparcelas de 10 x 10 m, totalizando 3,5 ha de área amostrada.

A análise de dinâmica populacional levou em consideração as mudanças no número de rametas e genetas em cada intervalo de tempo. Tanto os rametas como os genetas foram tratados como indivíduos ecologicamente distintos. Dessa forma, todos os indivíduos de *C. americana* encontrados na área de solo FF (população 1) e LAd (população 2) foram identificados, individualizados e tiveram registradas suas medidas de altura e de diâmetro no nível do solo. Para classificar os indivíduos em estádios ontogenéticos (Tabela 1) foram utilizados os seguintes critérios: 1) a origem do indivíduo, se por reprodução sexuada ou crescimento clonal. Foram identificados 2 tipos de crescimento clonal: enraizamento da base do caule e brotamento a partir de gemas da raiz como descrito por Jeník (1994) 2) as medidas de altura e diâmetro 3) a presença ou ausência de características morfológicas externas de acordo com Gatsuk *et al.* (1980).

A matriz de dinâmica na forma $n_{(t+1)} = An_{(t)}$, foi utilizada para descrever as alterações nas taxas de crescimento anual da população (λ) (Caswell 2001). A matriz de transição A,

descreve como os indivíduos de cada estágio ontogenético, incluídos no vetor $n_{(t)}$ contribuem para os estádios ontogenéticos em $n_{(t+1)}$. Todas as possíveis transições estão representadas na figura 1. Para cada população, cada ano e intervalos semestrais, a taxa de crescimento populacional (λ) foi calculada como o autovalor dominante da matriz A. Os elementos da matriz foram definidos como funções das taxas de sobrevivência de indivíduos do estágio i (P), de crescimento dos indivíduos do estágio i para o estágio j (G), de retrogressão dos indivíduos do estágio j para o estágio i (R_{ji}), fecundidade como o número de plântulas produzidas no intervalo de tempo por adulto (F) e crescimento clonal (C) como o número de rametas (jovem 1, jovem 2 ou imaturo) produzidos pelo número total de indivíduos, exceto plântulas, durante um dado intervalo de tempo (por estação do ano e por ano). Então, os elementos da matriz foram escritos com uma função das taxas vitais, tanto de indivíduos provenientes de reprodução sexuada como de crescimento clonal, e apresentadas na matriz A (Fig. 1).

Para detectar *trade-off* entre reprodução sexuada e o crescimento clonal, foi analisado se a produção de plântulas estava correlacionada negativamente com a produção de rametas. Foi utilizado o modelo misto linear generalizado – função lmer (modelo linear de efeito misto) com método Laplace – tendo a produção de plântulas como variável dependente e distribuição do tipo Poisson. O número de rametas foi utilizado como efeito fixo e as parcelas como variável aleatória, para cada tipo de solo e diferentes estações do ano.

Para avaliar se a contribuição das taxas vitais de um mesmo estágio diferiu entre as populações no mesmo intervalo de tempo, foi aplicada a análise de bootstrap (5000 execuções) que calcula a variabilidade nas estimativas das taxas vitais, bem como os intervalos de confiança (95%) e, o teste de significância (p) calculado por meio de diferença (Dif) entre as taxas obtidas para cada população conforme descrito por Manly (2007).

A análise de elasticidade foi aplicada para avaliar a contribuição proporcional de cada taxa vital para a taxa de crescimento populacional (de Kroon *et al.* 2000). A análise *life table response experimente* (LTRE) – foi utilizada para avaliar o efeito dos tipos de solo (LAd e FF), das estações do ano (seca e chuvosa) e da interação entre estes fatores sobre a dinâmica das populações. LTRE permite a decomposição da importância de cada tratamento sobre as taxas de crescimento populacional (Caswell 2001). Todas as análises foram realizadas utilizando o programa R (Pacote Popbio, R Development Core Team 2012).

Resultados

TAXAS VITAIS X VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Foi registrado *trade-off* entre reprodução sexuada e assexuada em áreas de solo mais pobre em nutrientes e com maior capacidade de retenção de água (LAd). A produção anual de rametas exerceu efeito negativo sobre a produção de plântulas em LAd. Este *trade-off* ocorreu durante a estação chuvosa neste tipo de solo (Tabela 2). Por outro lado, em solo com maior disponibilidade de nutrientes e menor retenção de água (FF), o número de novas plântulas foi positivamente associada com a produção de rametas (Tabela 2).

Houve diferença significativa nos valores encontrados para reprodução sexuada e crescimento clonal entre as estações e entre os tipos de solos (Tabela 3). Em média, a taxa de reprodução sexuada foi significativamente maior em FF (Dif = -0,009, $p= 0,001$) (Tabela 3). Por outro lado, a produção média de rametas jovens 1 e jovens 2 foi maior em LAd (Dif= 0,009 e 0,001 respectivamente, $p= 0,001$) (Tabela 3). Quando comparadas as taxas de crescimento clonal entre as estações do ano, a produção de rametas jovens 1 foi significativamente maior em LAd nas estações secas (Fig. 2). Na estação chuvosa, a produção de rametas jovens 1 foi maior em FF. A produção de rametas jovens 2 foi maior em FF exceto

para a estação seca de 2010, enquanto a produção de rametas imaturos foi maior em LAd exceto para a estação chuvosa de 2011 (Fig. 2).

Os valores médios de sobrevivência, crescimento e de retrogressão não diferiram entre os tipos de solo, com exceção da sobrevivência de adultos que foi significativamente maior em FF (Tabela 3). Para ambos os tipos de solo, a taxa de sobrevivência tende a aumentar e o crescimento e retrogressão tendem a diminuir dos estádios juvenis até a fase adulta, tanto para indivíduos provenientes de reprodução sexuada como de crescimento clonal (Tabela 3). Diferenças foram registradas apenas para as probabilidades de sobrevivência e permanência na mesma classe (P) e, sobrevivência e crescimento para o estágio seguinte (G) entre as classes de solo nas estações do ano (Figs. 3 e 4). Para rametas jovem 1, o valor de P foi maior em FF na estação seca de 2010 (Dif= -0,104; 0,044). Exceto na estação chuvosa de 2011, verificou-se que todas as plântulas cresceram para o estágio seguinte, sendo que o maior valor de G, de plântula para jovem 1, foi observada na estação chuvosa de 2012 em FF (Dif= -0,6; p=0,004). Os maiores valores de P para indivíduos adultos foram observados na chuvosa de 2012 em FF (Dif= -0,027; p= 0,006). Não foram observadas diferenças significativas na taxa de retrogressão tanto dos indivíduos de origem sexuada como dos indivíduos originados por crescimento clonal (Fig. 5).

TAXA DE CRESCIMENTO POPULACIONAL (λ), ANÁLISE DE ELASTICIDADE E LTRE

A taxa de crescimento populacional anual diferiu entre os tipos de solos, sendo significativamente maior em FF entre os anos de 2011 e 2012 (Tabela 4). A taxa de crescimento também diferiu entre as estações do ano. Em ambas as classes de solo, a taxa de crescimento populacional foi maior na estação seca que na chuvosa (Tabela 5).

Conforme análise de elasticidade, a sobrevivência de adultos contribuiu com mais de 90% para a taxa de crescimento populacional, em ambas as classes de solo e estações do ano (Fig. 6). A análise de LTRE indicou que FF contribuiu positivamente para λ , enquanto o oposto foi observado em LAd (Fig. 7). Com relação ao efeito da pluviosidade, a estação seca teve um efeito positivo sobre λ , enquanto a estação chuvosa teve um efeito negativo (Fig. 7). A análise de interação entre as duas variáveis ambientais indicou que LAd exerceu maior efeito durante a estação seca, enquanto o efeito de FF foi mais pronunciado na estação chuvosa (Fig. 7).

Discussão

TAXAS VITAIS X VARIÁVEIS AMBIENTAIS

A ocorrência de *trade-off* entre reprodução sexuada e o crescimento clonal pode ser influenciada pela disponibilidade de recursos (Sutherland & Vickery 1988; Liu *et al.* 2009). Para *C. americana*, a ocorrência de *trade-off* entre reprodução sexuada e crescimento clonal depende do tipo de solo e da pluviosidade. Em solo mais pobre em nutrientes (LAd), a espécie investiu mais em crescimento clonal. Embora a reprodução sexuada permita à espécie a dispersão à longa distância (Husband & Barrett 1996), o crescimento clonal garante a persistência da espécie em condições mais adversas (Whitte & Stöcklin 2010). A ausência de *trade-off* em solo mais rico em nutrientes (FF) sugere que para *C. americana*, a reprodução sexuada, apesar de ocorrer em menor proporção que o crescimento clonal, exerce importante efeito sobre a história de vida de uma espécie arbórea clonal. As diferentes funções exercidas na produção de novos indivíduos, em termos de diversidade genética e/ ou persistência (Wang *et al.* 2005; Silvertown 2008), representa uma estratégia adaptativa da espécie sob distintas condições do ambiente.

O estabelecimento de plântulas constitui um grande gargalo demográfico para populações de plantas não clonais, não só por limitações na produção e dispersão das sementes, mas também por fatores ambientais importantes durante esta fase vulnerável (McCarthy-Neumann & Ibáñez 2012). Um dos filtros importantes para o estabelecimento das plântulas é o *feedback* planta-solo, determinante para a amplitude de distribuição das espécies (McCarthy-Neumann & Ibáñez 2012). Em ambientes desfavoráveis plantas clonais utilizam as estratégias de crescimento clonal produzindo rametas de forma direcional em busca de melhores condições ambientais (Hutchings & de Kroon 1994; Oborny & Englert 2012). *C. americana* utiliza as duas estratégias, demonstrando uma típica plasticidade entre reprodução sexuada e crescimento clonal como resposta aos diferentes tipos de solo. Conseqüentemente, mudanças de investimento na produção de novos indivíduos podem provocar importante impacto sobre a dinâmica e o crescimento populacional (Mandujano *et al.* 2001; Clark-Tapia *et al.* 2005; Wepler *et al.* 2006; Mandujano *et al.* 2007).

A teoria de partição ótima dos recursos sugere que as plantas respondam as variações nas condições ambientais por meio da alocação diferencial de recursos, por exemplo, entre a biomassa aérea e subterrânea, para maximizar a sua taxa de crescimento (Chapin *et al.* 1987). Então, plantas alocariam maior proporção de recursos para a produção de folhas e de sementes em ambientes ricos em nutrientes e úmidos, enquanto em ambientes pobres a alocação de recurso seria mais direcionada para o desenvolvimento do sistema radicular (McConnaughay & Coleman 1999).

O predomínio de ausência de diferença observada nas taxas de sobrevivência, crescimento e retrogressão podem estar associados à plasticidade morfológica de *C. americana* em relação à biomassa aérea e subterrânea como resposta às diferenças nutricionais e de umidade entre os dois tipos de solo. Esta espécie apresenta sistema radicular extenso horizontal e verticalmente, de forma que um indivíduo pode apresentar 5 metros de

altura e um sistema radicular com mais de 20 metros de extensão, dependendo das condições ambientais (Foldats & Rutkis 1975). Assim, a tendência observada no aumento das taxas de sobrevivência e decréscimo das taxas de retrogressão dos estádios juvenis até o estágio adulto indica sua adaptação ao passar pelo estágio ontogenético crítico inicial.

TAXA DE CRESCIMENTO POPULACIONAL (λ), ANÁLISE DE ELASTICIDADE E LTRE

Foram observadas diferenças na taxa anual de crescimento populacional entre tipos de solo e estações do ano, com tendência de aumento no solo mais rico em nutrientes (FF) na estação chuvosa. Os valores encontrados são próximos de 1, indicando que o tamanho da população é estável, próximo do equilíbrio ($\lambda = 1$). No entanto, valores de $\lambda < 1,5$ indicam que as populações são mais sensíveis às variações ambientais (Menges 1998). É possível que em regiões de savanas, onde as condições ambientais tenda a ser estressantes, em termos do valor nutricional do solo, profundidade de lençol freático, sazonalidade acentuada e alta vulnerabilidade a incêndios, a taxa de crescimento das populações sejam mais próximas de 1 (Silva *et al.* 2009; Virillo *et al.* 2011; Curth *et al.* 2012).

A taxa de sobrevivência de adultos foi a que mais contribuiu para o crescimento populacional em ambos os tipos de solo e na estação seca. De modo geral, esta é a taxa vital mais importante para as espécies perenes que possuam ciclo de vida longo (Franco & Silvertown 2004), incluindo espécies tropicais (Silva Matos *et al.* 1999; Guedje *et al.* 2003; Portela *et al.* 2010). Os indivíduos adultos de *C. americana* possuem folhas que armazenam água (Medina & Francisco 1994) e sistema radicular profundo (Foldats & Rutkis 1975) que lhes garante o acesso à água, favorecendo sua sobrevivência durante a estação seca.

A análise LTRE indicou que a interação entre os fatores tipo de solo e a pluviosidade afetou a taxa de crescimento populacional. Este resultado destaca a influência positiva da

pluviosidade associada a um solo mais rico em nutrientes (FF) sobre o crescimento da população. Esse tipo de solo (FF), embora mais rico em nutrientes, possui baixa capacidade de retenção de água. Assim, a relação positiva na taxa de crescimento populacional foi associada à estação chuvosa. A interação entre o solo pobre em nutrientes, mas com alta capacidade de retenção de água (LAd) e estação seca também exerceu efeito positivo, porém menor, sobre a taxa de crescimento populacional. Populações de espécies ou grupos funcionais respondem diferentemente às mudanças de umidade e disponibilidade de nutrientes. Quando estes fatores interagem, podem provocar alterações no crescimento, na reprodução e na alocação de recursos das plantas (Klanderud 2005).

Concluindo, 1) a espécie arbórea clonal selecionada pode apresentar *trade-off* entre a reprodução sexuada e o crescimento clonal associada à qualidade do solo e à disponibilidade de água; 2) as taxas vitais, principalmente às relacionadas à produção de novos indivíduos foram afetadas pelo tipo de solo e a pluviosidade. Durante a estação seca, o crescimento clonal foi mais importante em áreas de Latossolo Amarelo, conhecido por sua baixa fertilidade, mas com maior capacidade de retenção de água. Na estação chuvosa, a reprodução sexuada foi maior do que o crescimento clonal e esteve positivamente relacionada com o Plintossolo, tipo de solo mais rico em nutrientes, porém com menor capacidade de reter água; 3) a taxa de sobrevivência de adultos foi o parâmetro demográfico que mais contribuiu para λ em ambos os tipos de solo e estações do ano. Assim, pode-se afirmar que as taxas vitais de diferentes estádios de vida de *C. americana* dependem da variação espaço-temporal do solo e da pluviosidade. Portanto, a hipótese de que esta espécie arbórea clonal apresenta investimento diferenciado em reprodução sexuada e o crescimento clonal em função das variáveis ambientais é verdadeira. Esta característica permite que a espécie possa se tornar abundante e ocupar ambientes diferentes, e possivelmente, superando condições de mudanças ambientais. A inclusão da variabilidade espacial do solo e temporal da pluviosidade faz-se

absolutamente necessário para se obter um resultado mais apurado da demografia de uma espécie clonal.

Referências

Arruda, M.B., Proença, C.E.B., Rodrigues, S.C., Campos, R.N., Martins, R.C. & Martins, E.S. (2008) Ecorregiões, Unidades de Conservação e Representatividade Ecológica do Bioma Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora* (eds S. M. Sano, S. P. Almeida & J. F. Ribeiro) pp. 231-272. Embrapa Cerrados, Brasília, DF.

Baruch, Z. (2011) Leaf trait variation of a dominant neotropical savanna tree across rainfall and fertility gradients. *Acta Oecologica*, **37**, 455-461.

Birch, C.P.D. & Hutchings, M.J. (1994) Exploitation of patchily distributed soil resource by the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, **82**, 653-664.

Bruniera, C.P. & Groppo, M. (2010) Flora da serra do cipó, Minas Gerais: Dilleniaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, **28**, 59-67.

Carter R., Kim J.A., Chambers W.B., Teixeira P. & Girard P. (2004) *Inter-linkages Approach for Wetland Management: The Case of The Pantanal Wetland*. United Nations University Institute of Advanced Studies. Yokohama, Japan.

Callaghan, T.V. (1976) Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment. *Oikos*, **27**, 402-413.

Caswell, H. (2001) Matrix population models: construction, analysis, and interpretation, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Chapin, F.S., Bloom. A J., Field C.B. & Waring (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, **37**, 49-57.

Clark-Tapia, R., Mandujano, M.C., Valverde, T., Mendoza, A. & Molina-Freaner, F. (2005) How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species? The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, Mexico. *Biological Conservation*, **124**, 123-132.

Curth, M.I.T., Ghermandi, L., Biscayart, C. (2012) Are *Fabiana imbricata* shrublands advancing over northwestern Patagonian grasslands? A population dynamics study involving fire and pluviosity. *Journal of Arid Environments*, **83**, 78-85.

Da Silva, S.J.R., & Absy, M.L. (2000) Análise do pólen encontrado em amostras de mel *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae) em uma área de savana de Roraima, Brasil. *Acta amazônica*, **30**, 579-588.

Dahlgren, J.P. & Ehrlén, J. (2009) Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology* **97**, 666-674.

Davidson, E.A., Carvalho, C.J.R., Vieira, I.C.G., Figueiredo, R.D.O., Moutinho, P., Ishida, F.Y., Santos, M.T.P.D., Guerrero, J.B., Kalif, K. & Saba, R.T. (2004) Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications*, **14**, 150–163.

de Kroon, H., Van Groenendael, J. & Ehrle, J. (2000) Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, **81**, 607-618.

Del Tredici, P. (2001) Sprouting in Temperate Trees: A Morphological and Ecological Review. *The Botanical Review*, **67**, 121-140.

Devillers, P., & Devillers-Terschuren, J. (1996) *A classification of South American habitats*. Report. Institute of Terrestrial Ecology, Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, BE.

- Eriksson, O. (1992) Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos*, **63**, 439-448.
- Eriksson O. (1996) Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source–sink and metapopulations. *Oikos*, **77**, 248-258.
- Eriksson O. (2000) Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **9**, 443-449.
- Foldats, E. & Rutkis, E. (1975) Ecological studies of Chaparro (*Curatella americana* L.) and Manteco (*Byrsonima crassifolia* H.B.K.) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, **2**, 159-178.
- Franco, M. & Silvertown, J. (2004) A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, **85**, 531-538.
- Gatsuk, L.E., Smirnova, O.V., Vorontzova, L.I., Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. (1980) Age States of Plants of Various Growth Forms: A Review. *Journal of Ecology*, **68**, 675-696.
- Guedje, N.M., Lejoly, J., Nkongmeneck, B. & Jonkers, W.B.J. (2003) Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests Forest. *Ecology and Management*, **177**, 231–241.
- Hoffmann, W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, **80**, 1354-1369.
- Husband, B.C. & Barrett, S.C.H. (1996) A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology*, **84**, 461-469.
- Hutchings, M.J. & Bradbury, I.K. (1986) Ecological perspective on clonal perennial herbs. *BioScience*, **36**, 178-182.
- Hutchings, M.J., de Kroon, H. (1994) Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, **25**, 159–238.

Hutchings, M.J. (1995) Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, **83**, 143–152.

Ikegami, M., Whigham, D.F. & Werger, M.J.A. (2008) Optimal biomass allocation in heterogeneous environment in a clonal plant – spatial division of labour. *Ecological Modelling*, **213**, 156-164.

Jeník, J. (1994) Clonal Growth in Woody Plants: A Review. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **29**, 291-306

Klanderud, K. (2005) Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology*, **93**, 127-137.

Liu, F., Chen, E.J., & Wang, E.Q. (2009) Trade-offs between sexual and asexual reproduction in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae): the effect of different nutrient levels. *Plant Systematic and Evolution*, **277**, 61-65.

Mandujano, M.C., Montana, C., Franco, M., Golubov, J., & Flores-Martinez, A. (2001) Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, **82**, 344-359.

Mandujano, M. C., J. Golubov, & L. F. Huenneke. (2007) Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology*, **49**, 141-153.

Manly, B.F.J. (2007) *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo methods in Biology*. Chapman & Hall/ CRC, 455 p.

McCarthy-Neumann, S. & Ibáñez, I. (2012) Tree range expansion may be enhanced by escape from negative plant–soil feedbacks. *Ecology*, **93**, 2637-2649.

McConnaughay, K.D.M. & Coleman, J.S. (1999) Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, **80**, 2581-2593.

Medina, E. & Francisco, M. (1994) Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology*, **14**, 1367-1381.

Medina, E. & Silva, J. (1990) The savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography*, **17**, 403- 413.

Melo, D.C.R. & Cunha, M.A.C. (2006). Hidrologia. *Sistema de Informação Geoambiental de Cuiabá, Várzea Grande e Entorno – SIG CUIABÁ* (eds. J. J. Thomé Fo, G. Scislewski, E. Shinzato, G. A. Rocha, M. Dantas, P. R. Castro Jr., E. S. Araújo, D. C. R. Melo, R. C. G. Armesto, L. M. N. Araújo), pp. 234-236. CPRM, Goiânia.

Menges, E.S. (1998) Evaluating extinction risks in plant populations. *Conservation Biology for the Coming Decade* (P.L. Fiedler & P.M. Kareiva), pp. 49-65. Chapman & Hall, New York.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hot-spots for conservation priorities. *Nature*, **203**, 853–858.

Nepstad, D.C., Tohver, I.V., Ray, D., Moutinho, P. & Cardinot, G. (2007) Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology*, **88**, 2259-2269.

Oborny, B. & Englert, P. (2012) Plant growth and foraging for a patchy resource: a credit model. *Ecological modeling*, **234**, 20-30.

Oborny, B., Molyb, C. & Herben, T. (2012) From virtual plants to real communities: A review of modelling clonal growth. *Ecological Modelling*, **234**, 3-19.

Pivello, V.R., Shida, C.N. & Meirelles, S.T. (1999) Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 1281-1294.

Portela, R.C.Q., Bruna, E.M & Santos, A.M. (2010) Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2389–2403.

Pott, A., Oliveira, A.K.M; Damasceno-Junior, G.A. & Silva, J.S.V. (2011) Plant diversity of the Pantanal wetland. *Brazilian Journal of Biology*, **71**, 265-273.

R Development Core Team (2012) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Resende, R.O. & Pinho, F.E.C. (2011) Estudo da espécie *Curatella americana* L – (Lixeira) utilizada como bioindicador em região aurífera do distrito de Cangas-Poconé-MT. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, **11**, 48-63.

Sarukhan, J. (1974) Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology*, **62**, 151-177.

Silva, I.A., Valenti, M.W. & Silva Matos, D.M. (2009) Fire effects on the population structure of *Zanthoxylum rhoifolium* Lam (Rutaceae) in a Brazilian savanna. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 813-818.

Silva Matos, D.M., Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (1999) The Role of density dependence in the population dynamics of a Tropical Palm. *Ecology*, **80**, 2635-2650.

Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. (1993) Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, **81**, 465–476.

Silvertown, J. (2008) The evolutionary maintenance of sexual reproduction: evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of*

Plant Sciences, **169**, 157-168.

Silvertown, J. & Charlesworth, D. (2001) *Introduction to Plant Population Biology*, 4th edn. Blackwell Science, Oxford.

Soliveres, S., De Soto, L., Maestre, F.T. & Olano, J.M. (2010) Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 227- 234.

Sutherland S. & Vickery, R.K. (1988) Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Mimulus*. *Oecologia*. **76**, 330-335.

Tanner, J.E. (2001) The influence of clonality on demography: patterns in expected longevity and survivorship. *Ecology*, **82**, 1971–1981.

Ulate, G.V. (2001) Fitogeografía de ecosistemas secos en la meseta de ignimbritas de Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, **49**, 227-238.

Vallejo-Marín, M., Dorken, M.E., Barrett, S.C.H. (2010) The Ecological and Evolutionary Consequences of Clonality for Plant Mating. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **41**,193-213.

Virillo, C.B., Martins, F.R., Tamashiro, J.Y. & Santos, F.A.M. (2011) Is size structure a good measure of future trends of plant populations? An empirical approach using five woody species from the Cerrado (Brazilian savanna). *Acta Botanica Brasilica*, **25**, 593-600.

Wang H.Y., Wang Z.W., Li L.H., Chen Y.J., Ren L.Y. (2005) Reproductive tendency of clonal plants in various habitats – *Chinese Journal of Ecology*, **24**, 670–676.

Wang, J.C., Shi, X., Yin, L.K. & Zhang, D.Y. (2012) Variation of sexual and clonal reproduction in *Eremosparton songoricum* (litv.) (Fabaceae) on drought in arid regions: an experimental approach. *Polish Journal of Ecology*, **60**, 145-152.

Weppler, T., Stoll, P. & Stöcklin, J. (2006) The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant *Geum reptans*. *Journal of Ecology*, **94**, 869–879.

Witte, L.C. & Stöcklin, J. (2010) Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of Botany*, **106**, 859–870.

Xiao, Y., Tang, J., Qing, H., Zhou, C., Kong, W. & An, S. (2011) Trade-offs among growth, clonal, and sexual reproduction in an invasive plant *Spartina alterniflora* responding to inundation and clonal integration. *Hydrobiologia*, **658**, 353-363.

Tabela 1- Estádios ontogenéticos de *Curatella americana*, conforme Gatsuk *et al.* (1980).

Forma de reprodução	Estádio ontogenético	Características principais
Sexuada	1) plântula (Pl)	presença de folhas cotiledonares
	2) jovem 1 (J ₁)	ausência de cotilédones e ramificações
	3) jovem 2 (J ₂)	presença de ramificações
	4) imaturo (I)	presença de ramificações e reiteraões
Crescimento clonal	5) jovem 1 (J _{1c})	ausência de cotilédones e ramificações
	6) jovem 2 (J _{2c})	presença de ramificações
	7) imaturo (I _c)	presença de ramificações e reiteraões
Ambas	8) adulto (A)	todos os indivíduos com diâmetro e altura iguais ou maiores que as do menor indivíduo reprodutivo

Tabela 2- Resultados do efeito do modelo misto linear generalizado para o número total de plântulas de *Curatella americana* nos anos de 2010, 2011 e 2012. Asteriscos indicam inclusão de interações entre variáveis e fatores. As parcelas foram incluídas como efeito aleatório e o número de rametas como efeito fixo.

plântulas~rametas*solo 2010 - 2011	Inclinação?	Erro Padrão	Teste Estatístico	<i>p</i>
Latossolo amarelo	-3,257	0,8432	-3,863	0,0001
Plintossolo Pétrico	-0,007	0,0623	-0,124	0,901
<hr/>				
plântulas~rametas*solo 2011 - 2012				
Latossolo amarelo	-25,093	4,6865	0	0,999
Plintossolo Pétrico	0,448	0,14	3,202	0,001
<hr/>				
plântulas~rametas *seca 2010				
Latossolo amarelo	-1,319x10 ⁻⁹	3,715	0	1
Plintossolo Pétrico	-6,465x 10 ⁻¹⁰	7,144	0	1
<hr/>				
plântulas~rametas *seca 2011				
Latossolo amarelo	-17,27	8,724	-0,002	0,998
Plintossolo Pétrico	-0,245	0,4171	-0,590	0,555
<hr/>				
plântulas~rametas *chuva 2011				
Latossolo amarelo	-2,5979	0,593	-4,376	1,21x10 ⁻⁵
Plintossolo Pétrico	0,133	0,079	1,682	0,092
<hr/>				
plântulas~rametas *chuva 2012				
Latossolo amarelo	-24,602	6,3482	0	0,999
Plintossolo Pétrico	0,466	0,089	5,207	1,91x10 ⁻⁷

Tabela 3 – Comparação entre os valores médios semestrais dos parâmetros demográficos de *Curatella americana*: sobrevivência e permanência no mesmo estágio ontogenético (P), crescimento para o estágio seguinte (G), retrogressão para o estágio anterior (R) (razão entre o número de indivíduos que sobreviveram ou cresceram ou retrogrediram pelo número total de indivíduos por estação do ano), fecundidade (F) (número de plântulas produzidas em razão do número de adultos por estação do ano) e crescimento clonal (C) (razão entre o número de rametas - J_{1c}, J_{2c} ou I_c - produzidos pelo número total de indivíduos, exceto plântulas por estação do ano) em Plintossolo Pétrico (FF) e Latossolo Amarelo (LAd). Os estágios ontogenéticos incluem indivíduos de reprodução sexuada: 1- plântula (Pl), 2- jovem 1 (J₁), 3- jovem (J₂), 4- imaturo (I); de crescimento clonal: 5- jovem 1 (J_{1c}), 6- jovem 2 (J_{2c}), 7- imaturo (I_c) e de ambas: 8- adulto (A).

Taxas vitais	Estádios	LAd	FF	<i>p</i>
(P)	Pl	0	0	1
	J ₁	0,539	0,554	0,681
	J ₂	0,541	0,529	0,747
	I	0,868	0,876	0,650
	J _{1c}	0,597	0,619	0,351
	J _{2c}	0,540	0,543	0,939
	I _c	0,802	0,839	0,264
	A	0,982	0,989	0,024
(G)	Pl	0,083	0,169	0,586
	J ₁	0,094	0,116	0,368
	J ₂	0,160	0,161	0,952
	I	0,055	0,049	0,615
	J _{1c}	0,113	0,116	0,832
	J _{2c}	0,115	0,112	0,890
	I _c	0,026	0,019	0,594
(R)	J ₂	0,147	0,180	0,316
	I	0,022	0,027	0,569
	J _{2c}	0,226	0,023	0,782
	I _c	0,093	0,077	0,436
	A	0,005	0,005	0,738
(F)	Pl	0,004	0,014	0,0002
(C)	J _{1c}	0,065	0,061	0,0002
	J _{2c}	0,013	0,012	0,0002
	I _c	0,005	0,006	0,409

Tabela 4 – Taxa de crescimento populacional anual (λ) de *Curatella americana* em Latossolo Amarelo (LAd) e Plintossolo Pétrico (FF).

Intervalos anuais	LAd	FF	<i>p</i>
2010 a 2011	1,01	1,013	0,901
2011 a 2012	0,956	0,975	0,02

Tabela 5 - Taxa de crescimento populacional (λ) de *Curatella americana* nas (1) estações seca de 2010 x chuva de 2011; (2) seca de 2011 x chuva de 2012 em Latossolo Amarelo (LAd) e Plintossolo Pétrico (FF).

Classes de solo	Estações seca x			<i>p</i>
	chuvosa	Seca	Chuva	
LAd	(1)	1,03	0,95	0,0002
	(2)	1,11	0,99	0,0002
FF	(1)	1,11	0,99	0,0002
	(2)	1,01	0,97	0,0002

Fig. 1- (A) Matriz de projeção populacional (A) do ciclo de vida de *Curatella americana* correspondente a figura 1B. (B) Diagramas do ciclo de vida de *C. americana*. Os estádios ontogenéticos incluem indivíduos de reprodução sexuada: 1- plântula (PI), 2- jovem 1 (J_1), 3- jovem (J_2), 4- imaturo (I); de crescimento clonal: 5- jovem 1 (J_{1c}), 6- jovem 2 (J_{2c}), 7- imaturo (I_c) e de ambas: 8- adulto (A). Setas indicam possíveis transições entre os estádios. Transições incluem sobrevivência e permanência na mesma classe (P), crescimento para a classe seguinte (G), retrogressão (R), fecundidade (F) e crescimento clonal (C).

Fig. 2- Taxas de reprodução sexuada (número de plântulas produzidas em razão do número de adultos por estação do ano) e de crescimento clonal de *Curatella americana* (razão entre o número de rametas - J_{1c} , J_{2c} ou I_c - produzidos pelo número total de indivíduos, exceto plântulas por estação do ano) em Latossolo Amarelo (branco) e Plintossolo Pétrico (cinza). * indica diferença ($p < 0,05$) para um mesmo estágio entre as classes de solo. Reprodução sexuada (a), crescimento clonal: jovem 1 (b), jovem 2 (c), imaturo (d).

Fig. 3 – Taxa de sobrevivência e permanência de *Curatella americana* no mesmo estágio ontogenético (razão entre o número de indivíduos do estágio i que sobreviveram e permaneceram no mesmo estágio pelo número total de indivíduos do estágio i por estação do ano) em Latossolo Amarelo (branco) e Plintossolo Pétrico (cinza). * indicam diferença ($p < 0,05$) para um mesmo estágio entre as classes de solo. Sobrevivência de indivíduos originados de reprodução sexuada: jovem 1 (a), jovem 2 (c), imaturo (e); de crescimento clonal: jovem 1 (b), jovem 2 (d), imaturo (f) e ambas: adulto (g).

Fig. 4- Taxa de crescimento de *Curatella americana* para o estágio seguinte (razão entre o número de indivíduos que cresceram do estágio i para o estágio seguinte j , pelo número total de indivíduos do estágio i por estação do ano) em Latossolo Amarelo (branco) e Plintossolo Pétrico (cinza). * indica diferença ($p < 0,05$) para um mesmo estágio entre as classes de solo. Sobrevivência de indivíduos originados de reprodução sexuada: plântula (a), jovem 1 (b), jovem 2 (d), imaturo (f); de crescimento clonal: jovem 1 (c), jovem 2 (e), imaturo (g).

Fig. 5- Taxa de retrogressão de *Curatella americana* para o estágio anterior (razão entre o número de indivíduos que retrogrediram da classe j para a classe i pelo número total de indivíduos da classe j por estação do ano) em Latossolo Amarelo (branco) e Plintossolo Pétrico (cinza). * indica diferença ($p < 0,05$) para um mesmo estágio entre as classes de solo. Sobrevivência de indivíduos originados de reprodução sexuada: jovem 2 (a), imaturo (c); de crescimento clonal: jovem 2 (b), imaturo (d).

Fig. 6- Valores de Elasticidade para matriz media semestral de *Curatella americana*. Os estádios ontogenéticos incluem indivíduos de reprodução sexuada: plântula (PI), jovem 1 (J_1), jovem (J_2), imaturo (I); de crescimento clonal: jovem 1 (J_{1c}), jovem 2 (J_{2c}), imaturo (I_c) e de ambas: adulto (A) de *C. americana* em diferentes classes de solo e pluviosidade. F = fecundidade

Fig. 7 – Análise de decomposição dos efeitos das variáveis (LTRE) solo, pluviosidade e interação entre estas variáveis sobre a taxa de crescimento populacional semestral de *Curatella americana*.

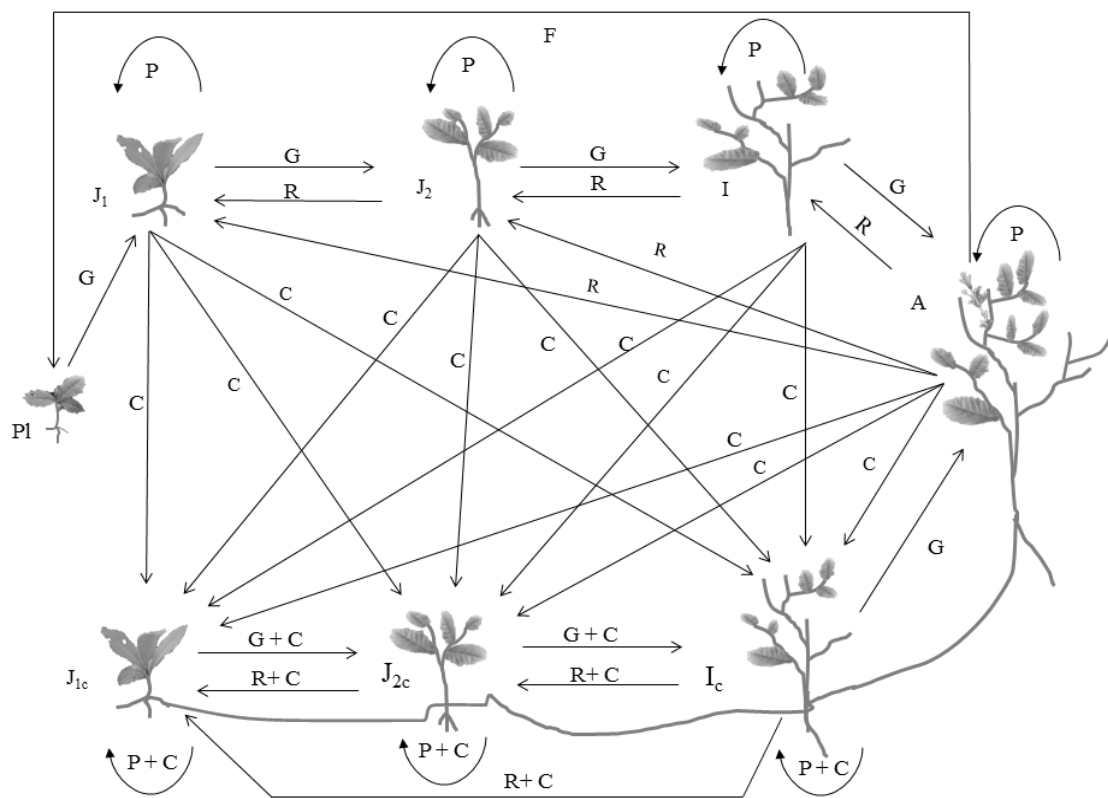
$$A = \begin{array}{|c|c|c|c|c|c|c|c|} \hline 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & F_8 \\ \hline G_{1,2} & P_2 & R_{3,2} & R_{4,2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & G_{2,3} & P_3 & R_{4,3} & 0 & 0 & 0 & R_{8,3} \\ \hline 0 & G_{2,4} & G_{3,4} & P_4 & 0 & 0 & 0 & R_{8,4} \\ \hline 0 & C_{2,5} & C_{3,5} & G_{4,5} + C_{4,5} & P_5 + C_{5,5} & R_{6,5} + C_{6,5} & R_{7,5} + C_{7,5} & C_{8,5} \\ \hline 0 & C_{2,6} & C_{3,6} & C_{4,6} & G_{5,6} + C_{5,6} & P_6 + C_{6,6} & R_{7,6} + C_{7,6} & C_{8,6} \\ \hline 0 & C_{2,7} & C_{3,7} & C_{4,7} & G_{5,7} + C_{5,7} & G_{6,7} + C_{6,7} & P_7 + C_{7,7} & C_{8,7} \\ \hline 0 & 0 & 0 & G_{4,8} & 0 & G_{6,8} & G_{7,8} & P_8 \\ \hline \end{array}$$


Fig. 1

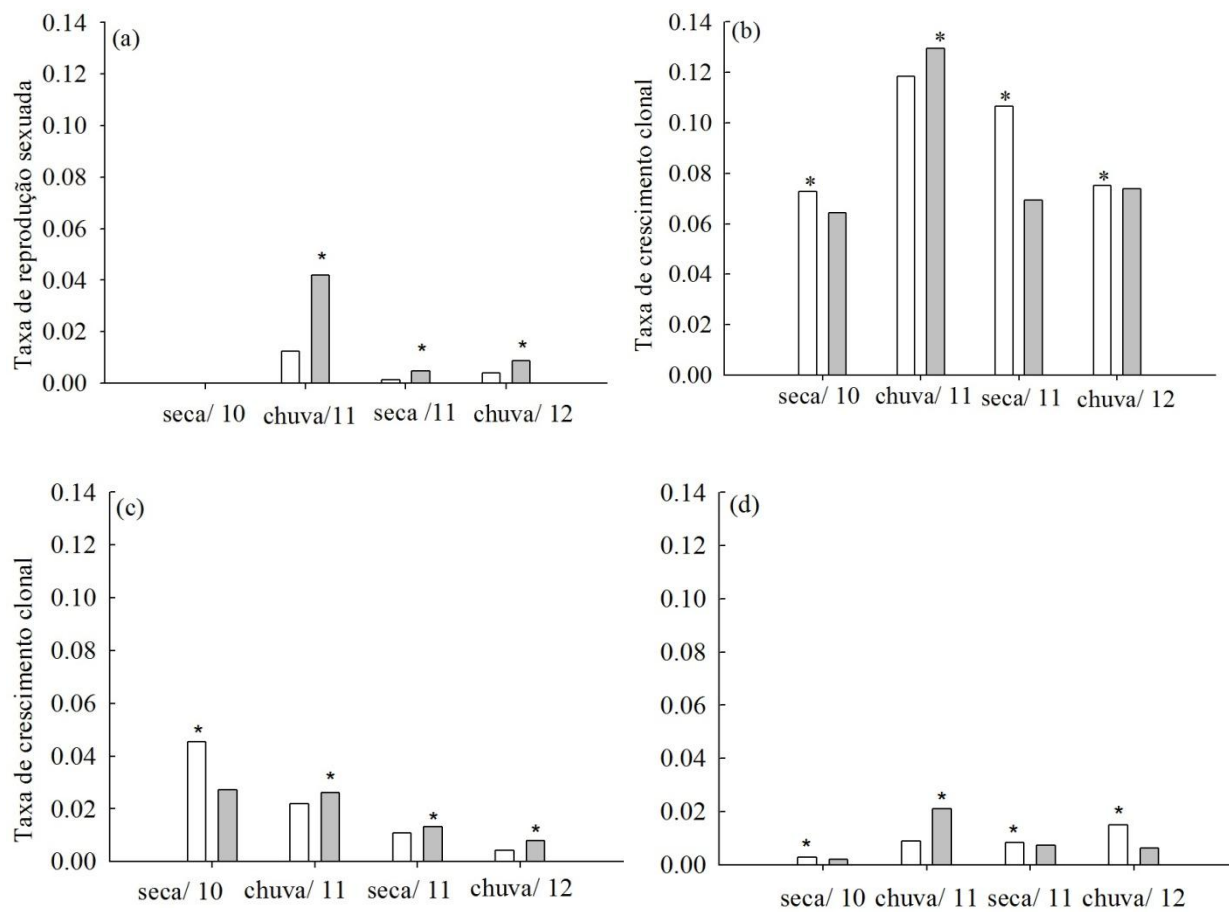


Fig. 2

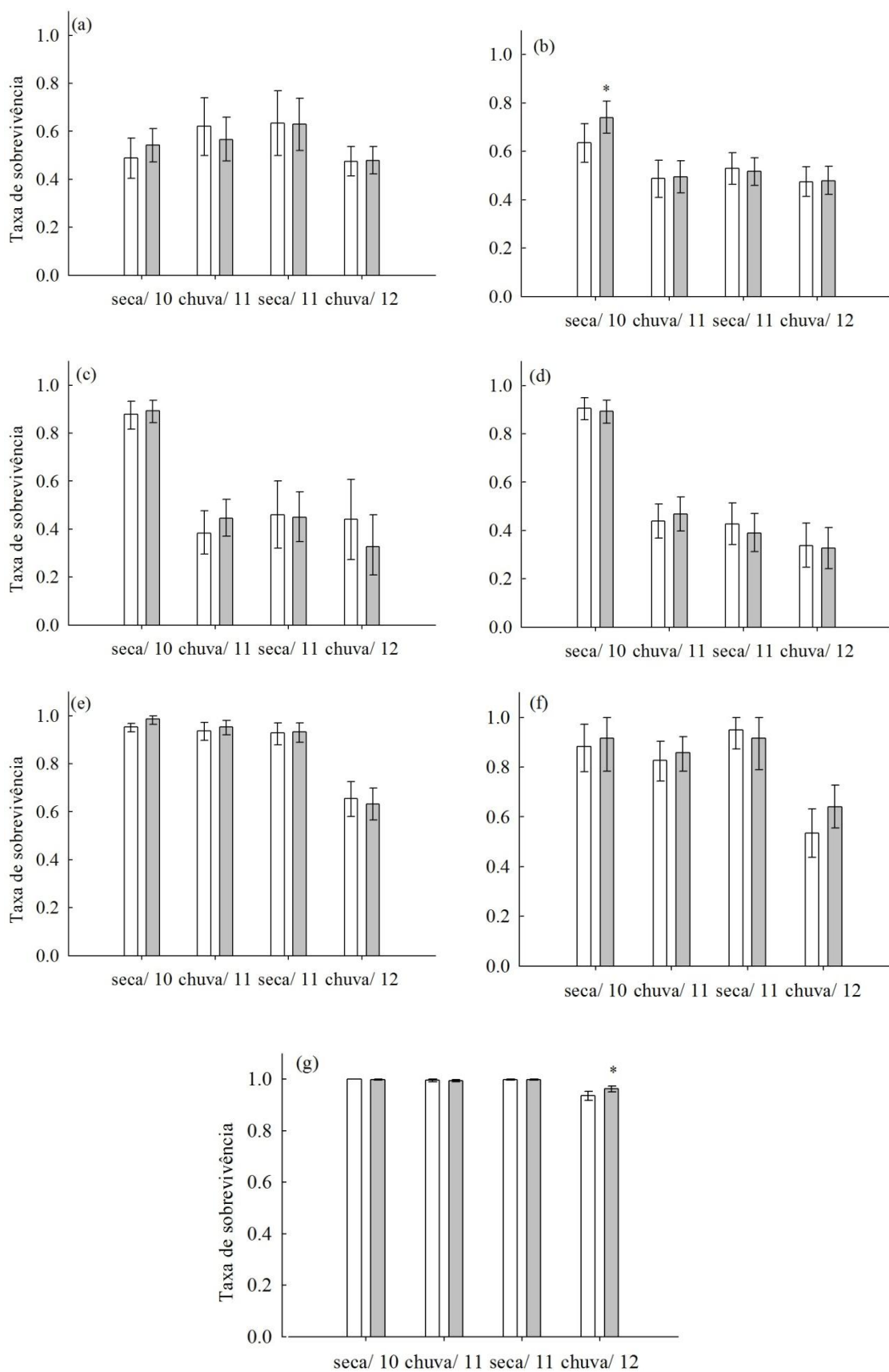


Fig. 3

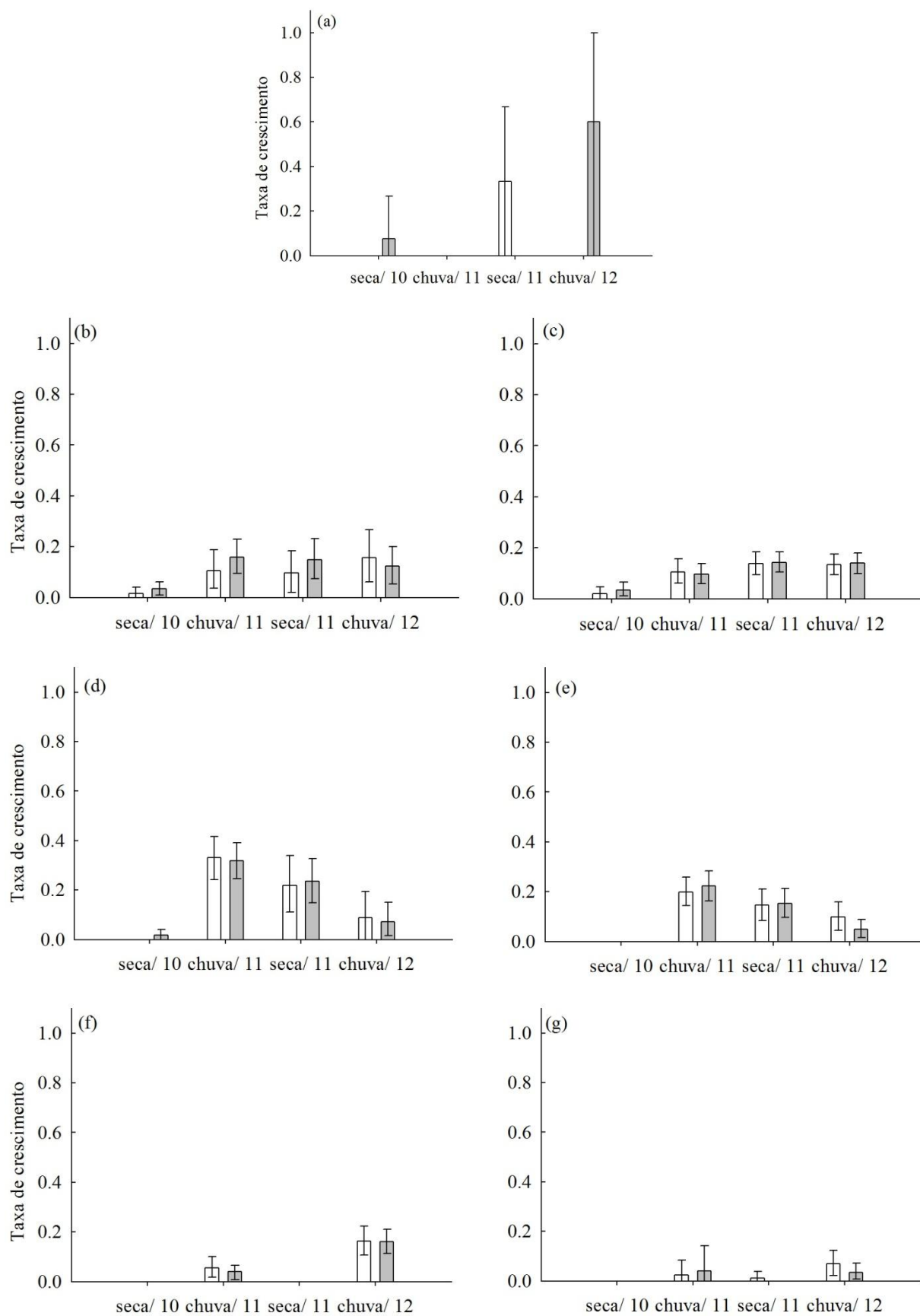


Fig. 4

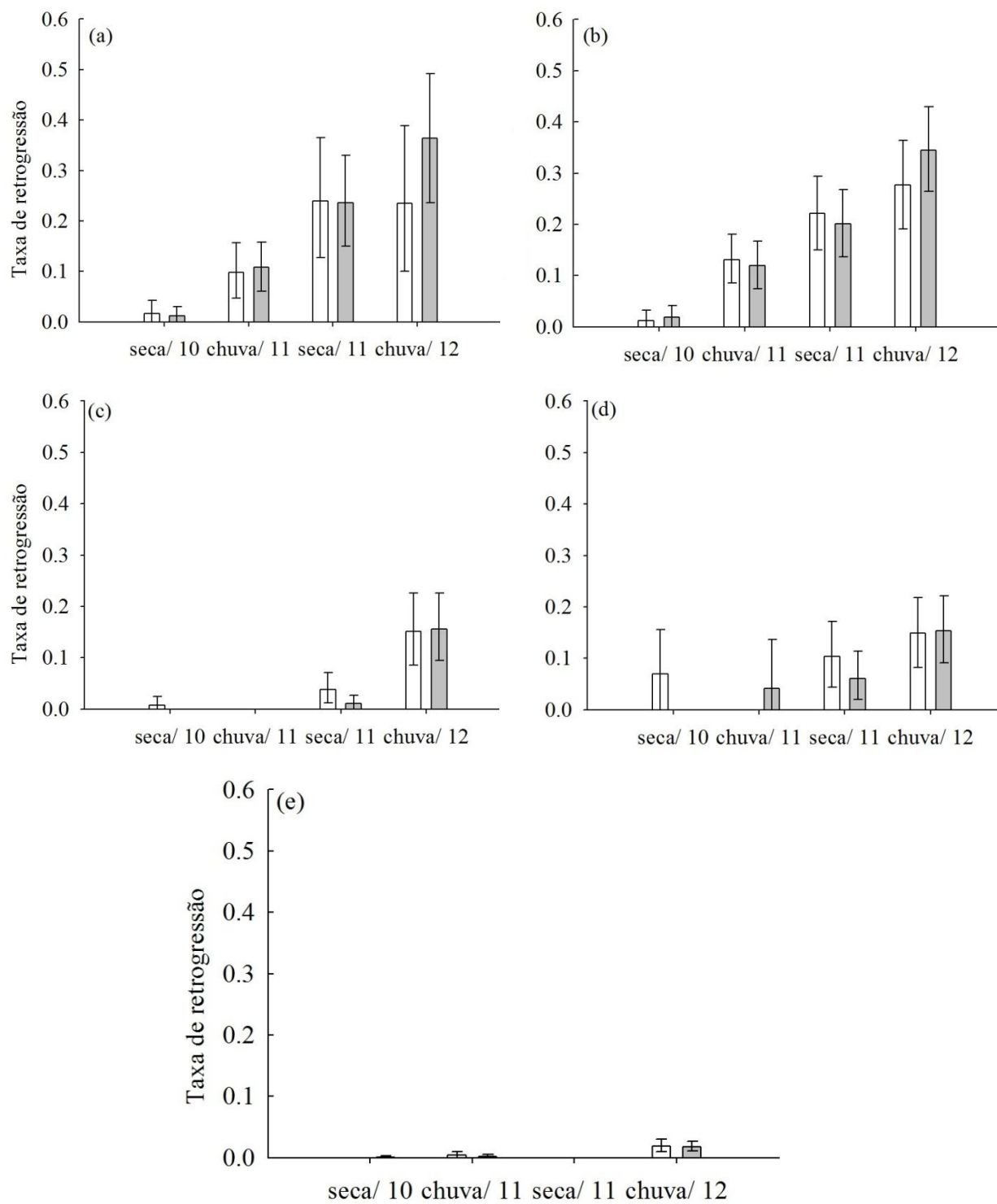


Fig. 5

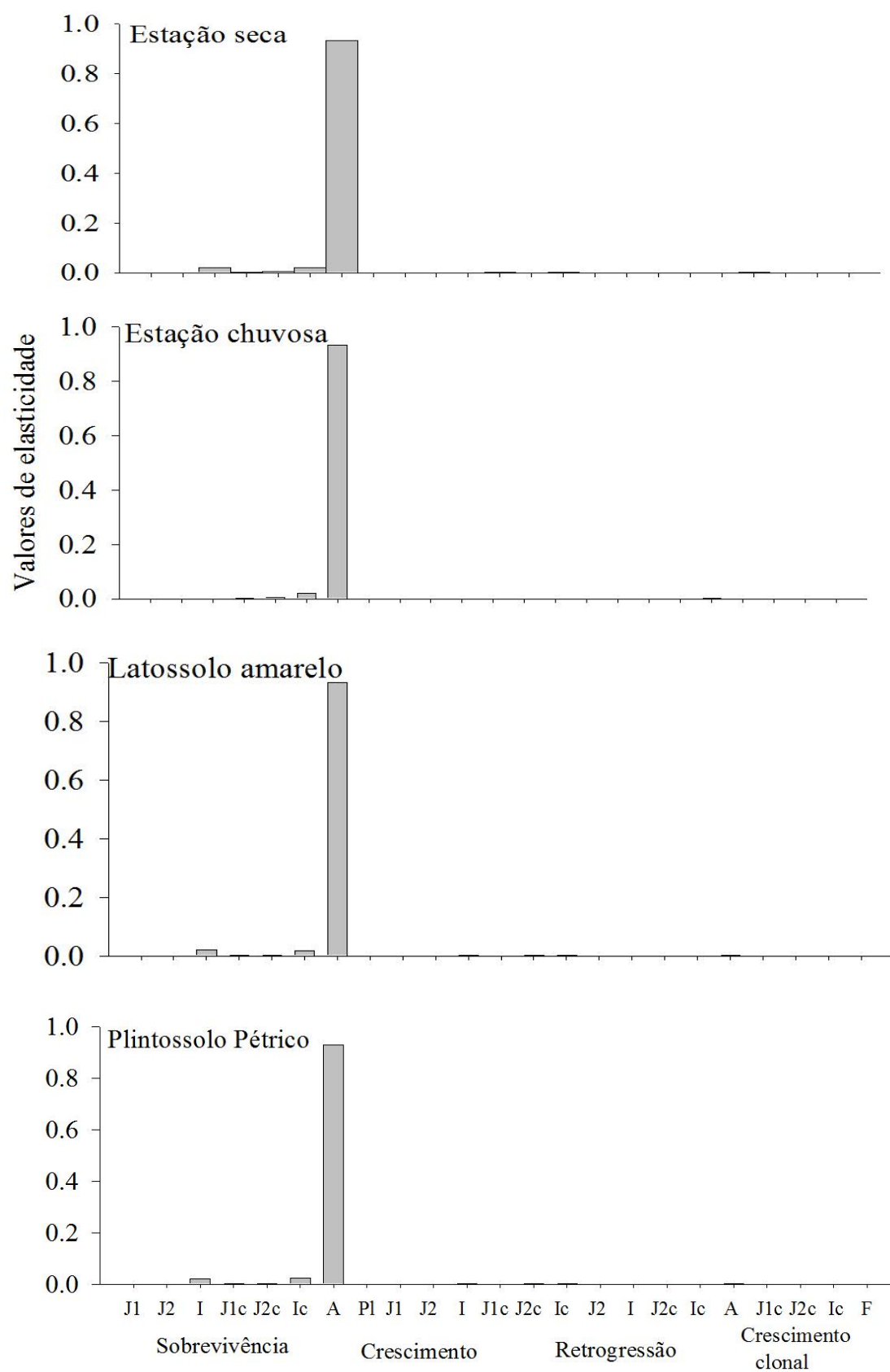


Fig. 6

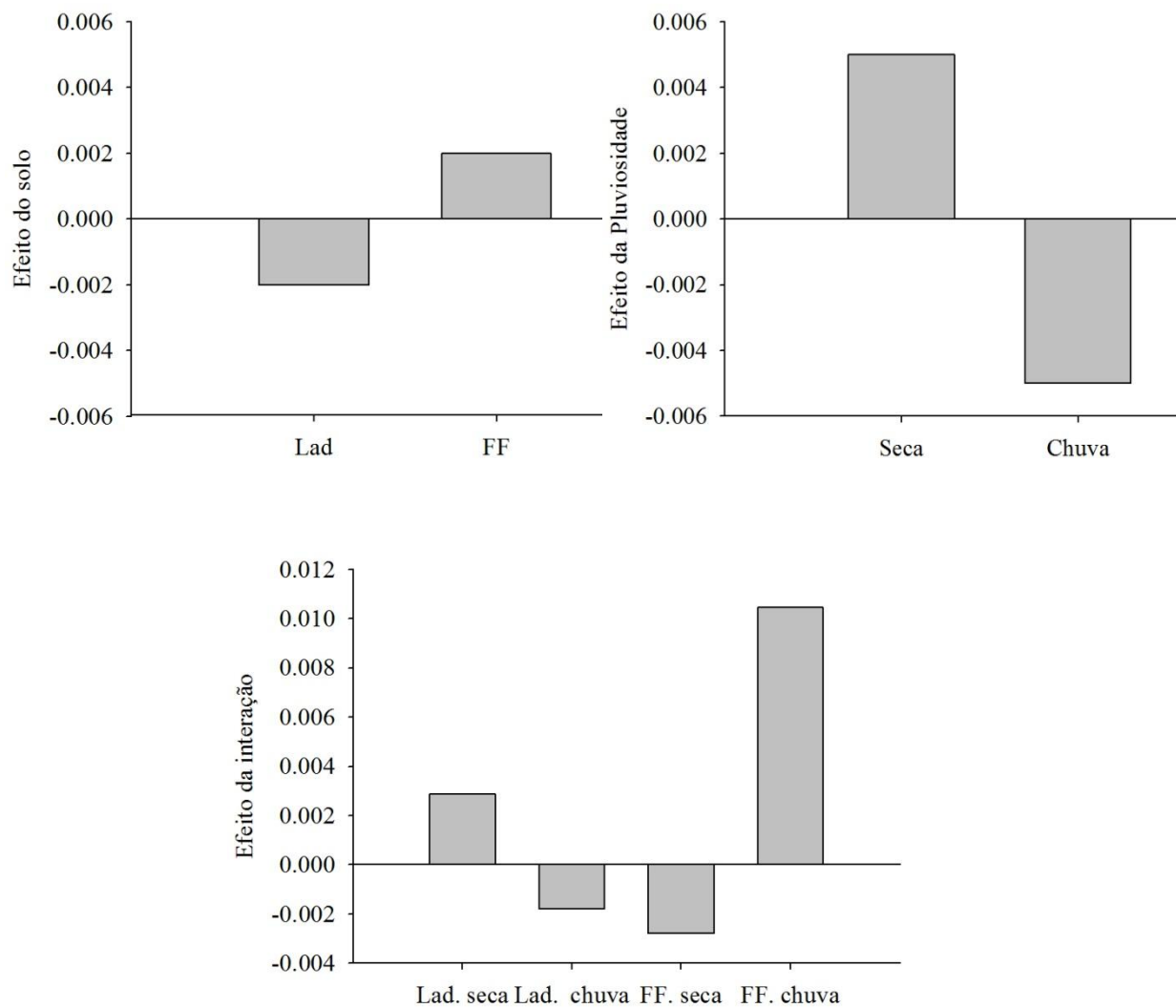


Fig. 7

Capítulo 3

Qual a contribuição do crescimento clonal para espécies lenhosas de diferentes tamanhos populacionais?

Resumo

1- Diferenças no tamanho populacional podem estar relacionadas à dinâmica da população e a resposta do crescimento clonal frente às variações ambientais.

2- O crescimento clonal pode ser ajustado às condições, o que pode contribuir para a manutenção da taxa de crescimento populacional (λ) de espécies lenhosas clonais.

3- A hipótese deste estudo é que o tamanho populacional de lenhosas clonais depende da capacidade das espécies ajustarem o crescimento clonal, o que contribui para a manutenção da taxa de crescimento populacional nos diferentes ambientes.

4- De 2010 à 2012 foi avaliada a dinâmica de populações grandes (*Curatella americana* e *Caryocar brasiliense*) e pequenas (*Roupala montana* e *Bowdichia virgilioides*) de espécies lenhosas clonais. A dinâmica destas populações foram avaliadas em 2 classes de solo: Plintossolo Pétrico (FF) e Latossolo Amarelo (LAd), nas diferentes estações do ano.

5- A densidade de juvenis, imaturos e adultos de *C. americana* e *C. brasiliense* foram superiores à de *R. montana* e *B. virgilioides* em LAd e FF. As dinâmicas populacionais de *R. montana* e *B. virgilioides* foram mais suscetíveis às variações do solo e da pluviosidade que *C. americana* e *C. brasiliense*. As maiores taxas de reprodução sexuada foram registradas para *C. americana* e *C. brasiliense*, enquanto o crescimento clonal foi maior para *R. montana* e *B. virgilioides*.

6- As taxas que mais contribuíram para λ de *B. virgilioides* e *R. montana* foram a sobrevivência de rametas jovens em LAd e em FF. Para λ de *B. virgilioides* foi a

* Segundo normas da Revista Journal of Ecology

sobrevivência de imaturos e adultos, para *R. montana* a sobrevivência de rametas jovens e de adultos foram as taxas que mais contribuíram para λ durante as estações seca e chuvosa, respectivamente. Para *C. americana* e *C. brasiliense*, a sobrevivência de adultos foi a taxa que mais contribuiu para λ em ambas as classes de solo e estações do ano.

7- Síntese: os tamanhos populacionais de espécies lenhosas clonais do Cerrado não dependem do ajuste das taxas de reprodução para a manutenção da taxa de crescimento populacional nos diferentes ambientes. Foi constatado que pequenas populações apresentaram maior investimento na sobrevivência de indivíduos jovens e imaturos, provenientes do crescimento clonal e maiores taxas de crescimento clonal, enquanto grandes populações investiram em reprodução sexuada e na sobrevivência de indivíduos adultos. Tais resultados caracterizaram as principais diferenças no tamanho populacional de espécies lenhosas clonais.

Palavras-chave: dinâmica de população, solo, água, taxa de crescimento populacional

Introdução

Estudos demográficos em habitats naturais são importantes para compreender a história de vida e os mecanismos de persistência de uma espécie (Wepler *et al.* 2006). Mesmo que as espécies constituídas por pequenas populações apresentem maior produção de sementes e frutos que de populações maiores e amplamente distribuídas (Simon & Hay 2003) é possível que variáveis biológicas, por exemplo a baixa densidade de indivíduos reprodutivos, dificultem a atração de polinizadores e dispersores, consequentemente limitando algumas espécies às pequenas populações. A ausência de mecanismos eficientes de polinização e dispersão pode limitar o alcance ou a distribuição de uma espécie (Rossetto & Kooyman 2005).

A relação entre os atributos reprodutivos e o tamanho populacional é um importante critério para a identificação de espécies prioritárias para a conservação (Mandel 2010). Espécies que ocorrem em grandes populações e em muitas localidades são capazes de manter

sua alta abundância e ampla distribuição, produzindo mais descendentes. A maior produção de descendentes aumenta as chances de colonização de novos habitats ampliando sua distribuição geográfica (Verbek 2012). Assim, espécies que formam populações grandes e amplamente distribuídas estão menos suscetíveis ao desaparecimento e à extinção local, o que difere de pequenas populações que estão mais propensas à extinção (Verberk 2012).

A abundância e a distribuição regional são variáveis dependentes entre si (Hanski 1982). Logo, quanto maior a abundância de uma determinada espécie, maior será sua distribuição espacial e menor é a probabilidade de extinção devido ao aumento de locais ocupados. No entanto, as espécies vegetais, comuns e amplamente distribuídas, podem ser constituídas tanto por populações grandes como por pequenas. Esta variação no tamanho populacional pode estar relacionada às restrições ambientais sobre a dinâmica da população. Variações nas condições ambientais também podem afetar, de forma desigual, a fecundidade, a sobrevivência ou o crescimento dos indivíduos de diferentes estádios ontogenéticos (Caswell 2001; Soliveres *et al.* 2010; Dahlgren & Erhén 2009). Em adição, uma mesma espécie pode apresentar predomínio de reprodução sexuada num ambiente e assexuada em outro, também em função das variáveis ambientais locais (Moreno 2009). Para espécies arbóreas sabe-se que o crescimento clonal contribui para a sobrevivência e para a rápida regeneração do indivíduo após distúrbios como o fogo e a herbivoria (Hoffmann 1999). Isso pode explicar a elevada abundância de plantas clonais em diferentes ambientes, uma vez que essas podem responder positivamente às condições ambientais desfavoráveis (Hutchings 1999; Wepler *et al.* 2006), garantindo a persistência da população em condições adversas (Whitte & Stocklin 2010).

Populações de plantas são fortemente influenciadas pela magnitude e variabilidade de fatores abióticos, tais como precipitação e disponibilidade de nutrientes (Shefferson & Roach 2012). Por exemplo, a ocorrência e a densidade de uma população podem estar associadas de

forma positiva ou negativa a um determinado tipo de solo (Santana & Naves 2003; Neri *et al.* 2012), sendo que espécies dominantes podem ser menos suscetíveis às variações edáficas (Putten *et al.* 2013). Também há evidências de que variações climáticas causem mudanças nos padrões sazonais como é o caso da antecipação do período reprodutivo (IPCC 2001). ME savanas, sabe-se que a dinâmica de crescimento de ramos de espécies lenhosas está relacionada com a sazonalidade climática (Rossato & Franco 2008) e que mesmo uma espécie dominante tem suas características foliares afetadas pela pluviosidade (Baruch 2011).

A hipótese deste estudo é que o tamanho populacional de lenhosas clonais seja dependente da capacidade das espécies ajustarem a reprodução sexuada e o crescimento clonal, o que contribui para a manutenção da taxa de crescimento populacional nos diferentes ambientes. Desta forma, estas espécies seriam capazes de manter populações maiores do que espécies que não possuem esta capacidade de ajuste. Para testar essa hipótese, avaliou-se a densidade (de juvenis, imaturos e adultos), os parâmetros demográficos (sobrevivência, crescimento, retrogressão e reprodução) e a taxa de crescimento populacional de 4 espécies com diferentes tamanhos populacionais para responder as seguintes questões: 1) Quais parâmetros e densidade melhor caracterizam pequenas e grandes populações de espécies lenhosas clonais? 2) Como as dinâmicas populacionais dessas espécies são afetadas pelas variáveis solo e pluviosidade? 3) as contribuições dos parâmetros demográficos relacionados ao crescimento clonal para a taxa de crescimento populacional diferem entre as populações pequenas e grandes?

Material e Métodos

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido em uma área de Cerrado, preservada do fogo há cerca de 20 anos (300 ha, 15°43' - 15°44' S; 56°04' - 56°06' W), município de Cuiabá – MT, Brasil. O

clima da região é do tipo Aw, com uma temperatura média mensal variando entre 22°C e 27,2°C (Köppen & Geiger 1928). O local de estudo está inserido em uma pequena área de Cerrado que ocupa cerca de 54.522 km², delimitada pela Província Serrana (norte/ oeste), Chapada dos Guimarães e Bacia do Paraná (leste) e Pantanal (sul) (Arruda *et al.* 2008).

Foram selecionadas duas classes de solo constituídas por características físicas, químicas e hídricas contrastantes: Plintossolo Pétrico (FF) e Latossolo Amarelo (LAd). FF é o solo mais rico em nutrientes e com menor capacidade de retenção de água, enquanto que LAd é constituído por características inversas, sendo mais pobre em nutrientes e com maior capacidade de retenção de água. Por meio de análise prévia de 160 amostras da camada superficial do solo (0 – 20 cm), foi confirmado que os valores médios das variáveis químicas e físicas de FF foram significativamente maiores que LAd. A matéria orgânica (g dm⁻³), CTC (pH 7), acidez potencial (cmol_c dm⁻³), potássio (cmol_c dm⁻³), cálcio (cmol_c dm⁻³), fósforo (mg dm⁻³), magnésio (cmol_c dm⁻³) e manganês (mg kg⁻¹), cascalho (%), calhaus (%) e a taxa de infiltração de água (mm h⁻¹) foram respectivamente 18,9; 5,3, 3,4; 0,2; 4,7; 0,6; 83,9; 41,5; 12,2 e 291 e em LAd foram 11,4; 3,3; 2,2; 0,1; 0,5; 2,5; 0,5; 55,9; 12,8; 4,3; 103 respectivamente (Lucena *et al.* dados não publicados). A capacidade de campo e o ponto de murcha permanente foram menores em FF (12,6; 2,2% respectivamente) que em LAd (16,1 e 2,9% respectivamente).

Para a área de estudo, considerou-se como estação chuvosa os meses cuja pluviosidade foi superior a 50 mm e, estação seca quando a pluviosidade foi igual ou menor que 50 mm (Melo & Cunha 2006).

ESPÉCIES SELECIONADAS

A seleção das espécies foi baseada no levantamento florístico das espécies com diâmetro ≥ 3 cm, previamente realizado na área de estudo que identificou as espécies com alta e baixa densidade, presença tanto de reprodução sexuada como de crescimento clonal. O

tamanho populacional de cada espécie foi determinado pela densidade (número de indivíduos/ hectare) amostrados na área de estudo. Assim, foram selecionadas *Curatella americana* L. (515,6 ind. ha⁻¹), *Caryocar brasiliense* Camb. (65 ind. ha⁻¹), *Bowdichia virgilioides* Kunth. (14,3 ind. ha⁻¹) e *Roupala montana* Aubl. (7,5 ind. ha⁻¹).

C. americana ocorre desde a América Central até a Bolívia (Bruniera & Groppo 2010). É uma espécie dominante em ambientes savânicos (San José & Fariñas, 1983; Silva *et al.* 2001; Blydenstein, 1967; Rippstein *et al.* 2001; Miranda *et al.* 2002). No Pantanal, esta é a espécie que apresenta maior frequência, dominância, índice de valor de importância e maior densidade (175,4 ind. ha⁻¹) que *C. brasiliense* (22,5 ind. ha⁻¹) e *B. virgilioides* (14,7 ind. ha⁻¹) (Costa *et al.* 2010). Os parâmetros fitossociológicos, como o índice de valor de importância, também foram maiores para *C. americana* que outras lenhosas em Cerrado (Guarim *et al.* 1994; Marimon *et al.* 1998), ecótono entre a o Cerrado e a Floresta Amazônica (Felfili *et al.* 2002) e entre Floresta Úmida e savanas da Colômbia (Cavelier *et al.* 1998). Ocorre em áreas de cerrado *sensu stricto* sob Latossolo Amarelo, Latossolo Vermelho-Amarelo, Cambissolo Háplico, exceto em áreas de cerradão sob Latossolo Vermelho (Neri *et al.* 2012). *C. brasiliense* distribui-se pelas Américas do Sul e Central, sendo também uma espécie comum em análises de composição florística e a principal representante da família Caryocaraceae em Cerrado (Araujo 1995). No sudeste do Brasil, é uma das espécies mais abundantes e com alta densidade (300 ind. ha⁻¹) (Oliveira 1997). Estudo indica que a densidade desta espécie varia em função da classe de solo (Santana & Naves 2003). Ocorre em cerradão sob Latossolo Vermelho, cerrado *sensu stricto* sob Latossolo Amarelo e Latossolo Vermelho-Amarelo, exceto em Cambissolo (Neri *et al.* 2012).

B. virgilioides, família Fabaceae, apresenta uma ampla distribuição geográfica, ocorrendo naturalmente nas regiões norte e central do Brasil (Almeida *et al.* 1998; Silva júnior & Santos 2005). Espécie tolerante às variações edáficas (Neri *et al.* 2012). Típica de

savana tropical, distribuída no Brasil (Kanegae *et al.* 2000; Smirdele & Sousa 2003). Nas áreas de cerrado *sensu stricto*, esta espécie ocorre isoladamente na paisagem (Ribeiro & Walter 2008).

Roupala montana Aubl., Proteaceae, é uma espécie amplamente distribuída em Cerrado (Ratter & Dargie 1992; Felfili & da Silva Jr. 1993). Apesar de comum, esta espécie já apresenta indícios de redução na ocupação de área, sendo citada na lista oficial de espécies ameaçadas de extinção no Estado de São Paulo (D.O.E. 1998).

DELINEAMENTO AMOSTRAL E ANÁLISE DE DADOS

As taxas vitais (crescimento, sobrevivência, retrogressão, reprodução sexuada e crescimento clonal) foram obtidos em intervalos semestrais (seca e chuva) ao longo de 3 anos consecutivos (2010 a 2012). Para isto foram estabelecidas 15 parcelas em LAd e 15 em FFlf, de 20 x 50 m (1000 m²), subdivididas em 10 subparcelas de 10 x 10 m, totalizando 3 ha de área amostrada.

A análise de dinâmica populacional levou em consideração as mudanças no número de rametas e genetas em cada intervalo de tempo. Rametas e genetas foram tratados como indivíduos ecologicamente distintos. Assim, todos os indivíduos de *cada espécie* foram identificados na área de solo FF (população 1) e LAd (população 2), individualizados e registradas suas medidas de altura e de diâmetro no nível do solo. Para classificar os indivíduos em estádios ontogenéticos (Tabela 1) foram utilizados os seguintes critérios: 1) a origem do indivíduo, se por reprodução sexuada ou crescimento clonal, Foram identificados 2 tipos de crescimento clonal: enraizamento da base do caule e brotamento a partir de gemas da raiz como descrito por Jeník (1994), 2) as medidas de tamanho e 3) a presença ou ausência de características morfológicas externas de acordo com Gatsuk *et al.* (1980).

Para comparar a densidade total e para cada estádio entre as espécies, foi utilizado o teste *t* de permutação, programa estatístico Past, versão 2.11. (Hammer *et al.* 2001). Para

descrever as alterações nas taxas de crescimento populacional anual e semestral (λ), foi utilizada a matriz de transição da forma $n_{(t+1)} = An_{(t)}$ (Caswell 2001). O modelo matricial A, descreve como os indivíduos de cada estágio, incluídos no vetor $n_{(t)}$ contribuem para os estádios ontogenéticos em $n_{(t+1)}$. Os elementos da matriz foram definidos como funções das taxas de sobrevivência de indivíduos do estágio i (P), de crescimento dos indivíduos do estágio i para o estágio j (G), de retrogressão dos indivíduos do estágio j para o estágio i (R_{ji}), fecundidade como o número de plântulas produzidas no intervalo de tempo por adulto (F), crescimento clonal como o número de novos rametas produzidos (jovens ou imaturos) pelo número total de indivíduos, exceto plântulas. Na matriz, as taxas foram apresentadas em frações e, quando multiplicadas por 100 obteve-se os valores em porcentagem. Os indivíduos foram organizados, da esquerda para a direita e da parte superior para a inferior da matriz na seguinte ordem: plântulas, jovens, imaturos, rametas jovens, rametas imaturos e adultos. As taxas foram escritas conforme a equação 1:

$$A = \begin{array}{|c|c|c|c|c|c|} \hline P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & F_6 \\ \hline G_{1,2} & P_2 & R_{3,2} & 0 & 0 & 0 \\ \hline 0 & G_{2,3} & P_3 & 0 & 0 & R_{6,3} \\ \hline 0 & C_{2,4} & C_{3,4} & P_4 + C_{4,4} & R_{5,4} + C_{5,4} & C_{6,4} \\ \hline 0 & C_{2,5} & C_{3,5} & G_{4,5} & P_5 + C_{5,5} & C_{6,5} \\ \hline 0 & 0 & G_{3,6} & 0 & G_{5,6} & P_6 \\ \hline \end{array} \quad (1)$$

Para avaliar se a taxa de crescimento populacional e as taxas vitais de um mesmo estágio ontogenético diferiram entre as populações para um mesmo intervalo de tempo, foi aplicada a análise de bootstrap (5000 execuções). Por meio desta análise foi possível obter a variabilidade nas estimativas das taxas vitais e os intervalos de confiança (95%). O teste de significância (p) foi calculado a partir da diferença (Dif) entre as taxas obtidas para cada população conforme descrito por Manly (2007).

A análise de elasticidade foi utilizada para avaliar a contribuição proporcional de cada

parâmetro demográfico para a taxa de crescimento populacional (de Kroon *et al.* 2000) em cada estação do ano e classe de solo. Todas as análises foram realizadas utilizando o programa R (Pacote Popbio, R Development Core Team 2012).

Resultados

DENSIDADE

Ao longo das cinco coletas, foram marcados 14.084, 1.940, 907 e 907 indivíduos de *C. americana*, *C. brasiliense*, *R. montana* e *B. virgilioides*, respectivamente, totalizando juntas 28.829 indivíduos em 3 hectares de Cerrado. A densidade de plântulas de *C. americana* e *C. brasiliense* foram superiores à de *R. montana* em ambas as classes de solo (Tabela 2). Para *B. virgilioides*, não foram identificadas plântulas durante o período de amostragem. Em LAd e em FF, a densidade dos demais estádios - juvenis, rametas juvenis, imaturos, rametas imaturos e adultos - foi maior para *C. americana*, seguido de *C. brasiliense*, *B. virgilioides* e *R. montana*.

Ao comparar a densidade de uma mesma espécie entre os diferentes tipos de solo, constatou-se que a densidade de plântulas, jovens, rametas jovens e imaturos de *C. americana* em LAd foi similar a FF. O mesmo resultado foi obtido para *C. brasiliense*. Para ambas as espécies, a densidade de rametas imaturos e de adultos foram maiores em FF que em LAd, mas esta diferença não foi suficiente para afetar a densidade total de indivíduos destas espécies em função do solo e da pluviosidade. Por outro lado, a densidade total de *R. montana* e *B. virgilioides* foi maior em FF que em LAd para os cinco intervalos de tempo analisados. Este resultado está diretamente associado à maior densidade de jovens, imaturos e adultos destas espécies em FF (Tabela 2).

TAXAS VITAIS ANUAIS

As taxas de sobrevivência de todos os estádios ontogenéticos foram similares entre as espécies com pequenas e grandes populações (Tabela 3). Apesar da similaridade entre as

espécies quanto às taxas de sobrevivência, verificou-se que a espécie de maior tamanho populacional, *C. americana*, tendeu a apresentar a maior taxa de maior sobrevivência média anual de adultos (Tabela 3). A taxa de reprodução sexuada da pequena população de *R. montana* foi significativamente maior que as espécies constituídas por grandes populações. No entanto, não foi observada a produção de plântulas para a pequena população de *B. virgilioides* (Tabela 3). Por outro lado, para *R. montana* e *B. virgilioides*, as taxas de crescimento de plântulas e jovens, a retrogressão de imaturos e a produção de novos rametas foram significativamente superiores às de *C. americana* e *C. brasiliense* (Tabela 3).

TAXAS VITAIS ANUAIS POR CLASSE DE SOLO

Não foi registrado padrão que diferencie a taxa de sobrevivência de pequenas e grandes populações no primeiro intervalo anual (Tabela 4). No entanto, no segundo intervalo (2011 – 2012), em LAd, a sobrevivência de jovens de *C. americana* e *C. brasiliense* foi maior que a de *B. virgilioides* e *R. montana*. Para o mesmo intervalo, em FF, esta taxa foi similar entre as espécies. A taxa de sobrevivência de imaturos de *R. montana* em FF foi a menor quando comparada com as outras espécies, e para a mesma espécie em LAd.

A taxa média anual de sobrevivência das espécies seguiu o mesmo resultado descrito para o primeiro intervalo de tempo (2010 – 2011). Apesar da taxa de sobrevivência de adultos não diferir estatisticamente entre as espécies, esta tendeu a ser menor para *R. montana* e *B. virgilioides* em ambas as classes de solo. A classe de solo restringiu a taxa média anual de sobrevivência. Para *R. montana*, a sobrevivência de jovens e de rametas jovens foi significativamente menor em LAd do que em FF, e o inverso foi registrado para *B. virgilioides*.

A taxa de crescimento anual foi significativamente maior para plântulas, jovens e rametas jovens das pequenas populações nos dois intervalos de tempo e para a média anual

(Tabela 4). Para a taxa de crescimento médio anual, *R. montana* se destacou visto que cerca de 0,5% de plântulas em LAd e 0,8% em FF passam para o estágio juvenil após um ano, sendo estes os maiores valores registrados dentre as espécies estudadas. A maior taxa de crescimento de juvenis foi registrada para *B. virgilioides* em ambas as classes de solo. Para imaturos, esta taxa foi similar entre as espécies e para a mesma espécie em ambos os solos.

A taxa de retrogressão de imaturos e adultos foi maior para *B. virgilioides* e *R. montana* nos dois intervalos anuais e a taxa média anual seguiu o mesmo resultado. A taxa de retrogressão também variou entre as classes de solo (Tabela 4). Para *R. montana*, a retrogressão de imaturos foi maior em FF que em LAd, o mesmo foi observado para a retrogressão de adultos de *B. virgilioides*. A taxa de retrogressão de imaturos foi menor para *B. virgilioides* em FF.

Quanto à produção de novos indivíduos, tanto em LAd como em FF, a taxa de crescimento clonal foi maior as pequenas populações de *B. virgilioides* e de *R. montana*, enquanto a reprodução sexuada foi maior para *C. americana* e *C. brasiliense* (Tabela 4).

Também foram registradas diferenças para uma mesma espécie entre as classes de solo. Para *C. americana*, a produção de plântulas e o crescimento clonal de imaturos foram maiores em FF que em LAd, enquanto o crescimento clonal de jovens foi maior em LAd que em FF. Resultado inverso para *C. brasiliense*, ou seja, reprodução sexuada e produção de rametas imaturos maior em LAd, e formação de rametas jovens em FF. A produção de plântulas e o crescimento clonal de *R. montana* foi maior em FF.

TAXAS VITAIS POR CLASSE DE SOLO E ESTAÇÕES DO ANO

Durante a estação seca de 2010, em LAd, a taxa de sobrevivência de plântulas foi 0% para *C. americana* e *C. brasiliense*. Para as outras espécies, foi registrada a ausência de

plântulas neste período, portanto não foi possível calcular a sobrevivência deste estágio. Nesta mesma estação, em FF, a taxa de sobrevivência de plântulas foi de 0% para *C. americana*, 25% para *C. brasiliense*, 100% para *R. montana* (Tabela 5).

Durante a estação chuvosa de 2011, em FF, 66% de plântulas de *R. montana* sobreviveram. Na estação chuvosa de 2012, foi registrada apenas a sobrevivência de plântulas de *C. brasiliense* (100%) em LAd. Para *B. virgilioides* foi registrada a ausência de plântulas para todos os intervalos de tempo analisados (Tabela 5).

Durante os dois intervalos de seca, não foi registrado um padrão de sobrevivência característico de jovens, rametas jovens, imaturos e rametas imaturos para separar pequenas e grandes populações (Tabela 5). A sobrevivência de adultos de *R. montana* foi menor que de *C. americana* e *C. brasiliense* durante a estação chuvosa de 2012 para ambas as classes de solo. A sobrevivência de adultos de *B. virgilioides* foi significativamente menor que das outras espécies durante a seca de 2011 para ambas as classes de solo, e durante estação chuvosa do mesmo ano em FF.

Em ambas as estações, a taxa de crescimento de plântulas ocorreu principalmente para *C. americana* e *C. brasiliense* (Tabela 5). Apenas na seca e na chuva de 2011 esta taxa foi registrada para *R. montana* em FF. Para jovens e rametas jovens, a taxa de crescimento foi maior para *B. virgilioides* e *R. montana* nas duas estações e classe de solo. Para uma mesma espécie, apenas o crescimento de jovens de *C. americana* diferiu em função do solo, sendo maior em FF que em LAd na seca de 2011.

A taxa de retrogressão foi similar entre as espécies (Tabela 5). Apenas na estação chuvosa de 2012, esta taxa foi maior para imaturos de *R. montana* que das demais espécies. Para *B. virgilioides*, a retrogressão de imaturos foi maior em LAd que em FF durante as estações seca de 2010 e chuvosa de 2011 e 2012. A maior taxa de retrogressão foi registrada para *R. montana* em FF durante a estação chuvosa de 2011.

De forma geral, a taxa de reprodução sexuada foi maior para *C. americana* e *C. brasiliense*, enquanto que o crescimento clonal de jovens e de imaturos foi maior para *R. montana* e *B. virgilioides* em ambas as estações e classes de solo em todos os períodos de tempo avaliados (Tabela 5).

TAXA DE CRESCIMENTO POPULACIONAL E ANÁLISE DE ELASTICIDADE

Em Latossolo, a taxa de crescimento populacional (λ) anual se aproximou de 1 para todas as espécies (Tabela 6). Por outro lado, em FF, λ ultrapassou este valor no primeiro intervalo de tempo para as pequenas populações, enquanto que no segundo intervalo a taxa se aproximou de 1.

Ao compararmos uma mesma espécie entre as classes de solo, verificamos que *C. americana* e *C. brasiliense* mantiveram a taxa de crescimento populacional similar e próxima de 1, independentemente das condições edáficas (Tabela 6). No primeiro intervalo de tempo e na média anual, o valor de λ para *R. montana* e para *B. virgilioides* foram significativamente maiores em FF.

Quanto à taxa de crescimento populacional por estação do ano, verificamos que em LAd, *B. virgilioides* tende a apresentar maior valor de λ na estação seca que na chuvosa (Tabela 7). Em FF, o valor de λ para *R. montana* foi maior durante a estação seca que na chuvosa.

As taxas que mais contribuíram para o crescimento populacional (λ) de *B. virgilioides* e *R. montana*, em LAd e em FF, foram a sobrevivência de rametas jovens (Tabela 8). Para λ de *B. virgilioides*, a sobrevivência de imaturos e adultos foram, as taxas que mais contribuíram durante as estações seca e chuvosa, respectivamente. Para *R. montana*, foram a sobrevivência de rametas jovens e de adultos para as mesmas estações do ano. Para *C. americana* e *C. brasiliense*, a sobrevivência de adultos foi a taxa que mais contribuiu para λ

em ambas as classes de solo e estações do ano (tabela 8).

Discussão

DENSIDADE

A amplitude de distribuição de uma espécie pode ser controlada pelo solo ou por outros fatores ambientais como o clima (Blach-Overgaard *et al.* 2010). O solo pode exercer efeito positivo, resultando em maior densidade de uma determinada espécie, ou ainda negativo, restringindo a densidade às determinados tipos de solo (Putten *et al.* 2013). Para o Cerrado, confirmou-se que o solo limitou a densidade das espécies com pequenas populações, *B. virgilioides* e *R. montana*. Este resultado pode ser explicado em função da amplitude de nichos (Guo *et al.* 2000). Espécies que ocorrem em grande número e em diferentes locais podem manter sua ampla distribuição e alta abundância produzindo um maior número de indivíduos (Verbek 2012).

A densidade de *C. brasiliense* e de *C. americana* foram similares entre Latossolo e Plintossolo. No entanto, estudos anteriores a este indicaram que a densidade de *C. brasiliense* varia em função da classe de solo. A densidade desta espécie foi maior em Cambissolo e Litossolo que em Latossolo (Santana & Naves 2003) e também foi registrada a ausência de indivíduos em Cambissolo (Neri *et al.* 2012).

A similaridade da densidade de plântulas, juvenis, rametas juvenis e imaturos de *C. americana* e *C. brasiliense*, mesmo sob condições contrastantes de solo e de pluviosidade, condizem com os resultados dos estudos fitossociológicos. Segundo estes estudos, estas espécies geralmente apresentam valores elevados de abundância e densidade em ambientes savânicos (Araujo 1995; San José & Fariñas 1983; Oliveira 1997; Blydenstein 1967; Miranda *et al.* 2002). As densidades mais elevadas de rametas imaturos e adultos de *C. americana* em FF podem estar associadas ao maior teor de cálcio nesta classe de solo ($4,7 \text{ cmol}_c/\text{dm}^3$) em comparação com LAd ($0,5 \text{ cmol}_c/\text{dm}^3$), como indicado em estudos anteriores (Furley *et al.*

1988; Haridasan & Araújo 1988; Ratter *et al.* 1996).

Tais resultados diferiram do obtido para as pequenas populações de *R. montana* e *B. virgilioides*, que estão mais suscetíveis às variações edáficas e hídricas do ambiente. Neste estudo, FF foi a classe de solo mais propícia para a manutenção da maior densidade de *B. virgilioides* e *R. montana*. Este resultado pode estar associado às características desta classe de solo. Apesar da presença de grande quantidade de estruturas grosseiras como cascalhos e calhaus e baixa capacidade de retenção de água, FF possui maior teor de nutrientes que LAd. Quando exposto à chuva, FF apresenta condições mais favoráveis para estas espécies.

Para pequenas populações, a baixa densidade, principalmente de indivíduos adultos em ambas as classes de solo, pode dificultar a atração de polinizadores. Consequentemente, pequenas e esparsas manchas florais podem não atrair um número de suficiente de polinizadores (Sih & Baltus 1987; Kwak *et al.* 1998), resultando em um baixo sucesso reprodutivo e promovendo a manutenção de um baixo número de indivíduos com capacidade reprodutiva.

TAXAS VITAIS

As propriedades do solo podem desempenhar um papel fundamental sobre o crescimento e o sucesso reprodutivo de uma planta, sendo que espécies com grandes populações estão menos suscetíveis às variações edáficas (Putten *et al.* 2013). Os resultados indicam—que pequenas populações de *R. montana* e *B. virgilioides* investiram mais em crescimento clonal para manter sua taxa de crescimento populacional frente às distintas condições edáficas e de pluviosidade. Geralmente, o crescimento clonal apresenta-se como uma importante estratégia de resistência a distúrbios ambientais e permite à espécie tolerar um longo período com baixo recrutamento (Bond & Midgley 2001). Mesmo na ausência de distúrbios, o crescimento clonal pode contribuir para a persistência local e a manutenção da diversidade genética (Rosseto & Kooyman 2005).

A sobrevivência de adultos e a reprodução sexuada nas pequenas populações estudadas foram menores que o crescimento clonal em função das variáveis analisadas. O sucesso reprodutivo de uma espécie pode estar positivamente associado ao tamanho da população (Severns 2003; Brys *et al.* 2004; Kéry & Matties 2004). Para pequenas populações, o alcance ou a distribuição de espécies pode ser limitado pela ausência de mecanismos de dispersão eficientes ou ainda resultantes de uma falha reprodutiva (Rossetto & Kooyman 2005). Neste trabalho, observou-se reduzida taxa de reprodução sexuada para *R. montana* e *B. virgilioides*, espécies com populações pequenas, em função do solo.

Variações demográficas são fortemente determinadas por variações espaciais e temporais. As variações espaciais ocorrem em função do tipo de matriz em que a espécie ocorre (Gros *et al.* 2006). Nesse estudo, observamos que até mesmo as espécies com grandes populações estão suscetíveis às variações da matriz solo. Isso foi constatado ao avaliarmos diferenças para uma mesma espécie nos dois tipos de solo: para *C. americana* e *C. brasiliense*, a taxa de reprodução sexuada e o crescimento clonal diferiram em função das diferentes classes de solo. Além disso, observamos que a menores taxas de sobrevivência de adultos e de reprodução sexuada e a maior retrogressão nas pequenas populações de *R. montana* e *B. virgilioides* contribuíram para limitar a densidade destas espécies às manchas de solo mais propícias para o seu estabelecimento, neste caso, a classe de solo Plintossolo Pétrico (FF). As variações temporais refletem a influência do clima (Kerkhoff & Ballantyne 2003). Essa influência favorece a evolução de características que minimizam o impacto de variáveis temporais ao longo da história de vida de uma espécie. Para *R. montana*, por exemplo, a sobrevivência de plântulas foi registrada tanto na estação seca como na chuvosa apenas em FF. Por outro lado, a sobrevivência de plântulas de *C. brasiliense* foi registrada para ambas as estações e classes de solo quando comparada às outras espécies. Além disso, a menor taxa de sobrevivência de adultos de *R. montana* durante a estação chuvosa e de *B.*

virgilioides durante a seca confirma que as taxas vitais de espécies com pequenas populações sofrem limitações diante das variações na pluviosidade. Estas variações exercem pouco efeito sobre as taxas vitais de espécies com grandes populações, visto que estas mantiveram sua taxa de sobrevivência mesmo diante de diferentes níveis de pluviosidade.

TAXA DE CRESCIMENTO POPULACIONAL E ANÁLISE DE ELASTICIDADE

De forma geral, a taxa de crescimento populacional das espécies com grandes populações foi estável e próximo do equilíbrio ($\lambda = 1$), independentemente da condição edáfica. Este resultado diferiu do observado para pequenas populações de *R. montana* e *B. virgilioides*, em que esta taxa variou em função do solo. Para estas espécies, a taxa ultrapassou o valor mínimo ($\lambda = 0,84$) e máximo ($\lambda = 1,12$) registrados para espécies arbóreas de Cerrado (Hoffmann 1999; Virillo *et al.* 2011) em Plintossolo, mas se manteve estável ($\lambda = 1$) em Latossolo. Este resultado indicou que pequenas populações estão mais suscetíveis às variações ambientais e que, apesar de tal suscetibilidade, populações de *B. virgilioides* e *R. montana* se mantêm viáveis com tendência de aumento em Plintossolo em intervalos anuais.

A sobrevivência de indivíduos adultos garantiu, principalmente às espécies com grandes populações, a manutenção da taxa de crescimento populacional independentemente da classe de solo e estações do ano. Já a sobrevivência de indivíduos provenientes do crescimento clonal foi a que mais contribuiu para a taxa de crescimento populacional de *B. virgilioides* e de *R. montana*. De forma geral, a sobrevivência de adultos é a taxa mais importante para o crescimento populacional, o que é típico de espécies de vida longa (Hoffmann 1999; Silva Matos *et al.* 1999; Guedje *et al.* 2003; Portela *et al.* 2010). Este resultado pode estar relacionado à adaptação destas espécies às condições ambientais. Para *C. americana*, a variabilidade de características foliares permite a coexistência desta com outras espécies em diversos ambientes (Hulshof & Swenson, 2010; Ramirez-Valiente *et al.* 2010),

além da capacidade de armazenamento de água em função de um sistema radicular profundo (Foldats & Rutkis 1975). Estas características podem explicar a sobrevivência de adultos mesmo sob diferentes condições ambientais, e conseqüentemente, sua ampla distribuição geográfica. O mesmo pode ser esperado para *C. brasiliense*, espécie que teve sua taxa de crescimento populacional reduzida apenas sob alta exploração de frutos (Zardo 2008).

R. montana tem acesso à água do solo mesmo durante a estação seca e o crescimento da parte aérea ocorre no início da estação chuvosa (Franco 1998). Para *R. montana* e *B. virgilioides*, a contribuição da sobrevivência de indivíduos originados por crescimento clonal, mesmo durante a estação seca, pode estar associada a este fato. A contribuição da sobrevivência de rametas jovens para *R. montana* e de rametas imaturos e jovens indica a dificuldade dos indivíduos destas espécies em atingir a fase adulta e a de se estabelecer apenas em pequenas populações.

Podemos concluir que 1) as taxas de sobrevivência de adultos e de reprodução sexuada foram significativamente maiores para as espécies com grandes populações, *C. americana* e *C. brasiliense*. A densidade sempre foi maior para *C. americana* e *C. brasiliense*, independente do estágio ontogenético e do tipo de solo. O crescimento clonal, a retrogressão e a transição de um estágio para o outro caracterizaram as espécies com pequenas populações, *R. montana* e *B. virgilioides*. 2) a dinâmica de pequenas populações de *R. montana* e *B. virgilioides* foi mais suscetível às variações do solo e da pluviosidade. Todas as taxas avaliadas — sobrevivência, crescimento, retrogressão e reprodução — foram afetadas por estas variáveis. 3) as maiores taxas de reprodução sexuada foram registradas para as espécies com grandes populações, *C. americana* e *C. brasiliense*, enquanto o crescimento clonal foi maior para as espécies com pequenas populações, *R. montana* e *B. virgilioides*. 4) o crescimento clonal não foi a taxa que mais contribuiu para a taxa de crescimento populacional (λ) de lenhosas clonais. No entanto vale ressaltar que a

sobrevivência de indivíduos jovens e imaturos, provenientes do crescimento clonal, foi a taxa que mais contribuiu para pequenas populações λ de *B. virgilioides* e *R. montana*. Portanto, o tamanho populacional de espécies lenhosas clonais do Cerrado não depende da contribuição da reprodução sexuada e do crescimento clonal para a manutenção da taxa de crescimento populacional nos diferentes ambientes.

Referências

- Almeida, S.P., Proença, C.E.B., Sano, S.M. & Ribeiro, J.F. (1998) *Cerrado: espécies vegetais úteis*. Planaltina: Embrapa/ CPAC, 464p.
- Araujo, F.D. (1995) A Review of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae): An Economically Valuable Species of the Central Brazilian Cerrados. *Economic Botany*, **49**, 40-48.
- Arruda, M.B., Proença, C.E.B., Rodrigues, S.C., Campos, R.N., Martins, R.C. & Martins, E.S. (2008) Ecorregiões, Unidades de Conservação e Representatividade Ecológica do Bioma Cerrado. *Cerrado: ecologia e flora* (eds S. M. Sano, S. P. Almeida & J. F. Ribeiro) pp. 231-272. Embrapa Cerrados, Brasília, DF.
- Aspinwall, N. & Christian, T. (1992) Pollination biology, seed production, and population structure in queen-of-the-prairie, *Filipendula rubra* (Rosaceae) at Botkin Fen, Missouri. *American Journal of Botany*, **79**, 488-494.
- Baruch, Z. (2011) Leaf trait variation of a dominant neotropical savanna tree across rainfall and fertility gradients. *Acta Oecologica*, **37**, 455-461.
- Blach-Overgaard, A., Svenning, J., Dransfield, J., Greve, M. & Balslev, H. (2010) Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography*, **33**, 380-391.
- William J. Bond and Jeremy J. Midgley (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the

persistence niche *Trends in Ecology & Evolution* Vol.16, 45-51.

Bruniera, C.P. & Groppo, M. (2010) Flora da serra do cipó, Minas Gerais: Dilleniaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, **28**, 59-67.

Brys, R., Jacquemyn, H., Endels, P., Rossum, F.V., Hermy, M., Triest, L., Bruyn, L. & Blust, G.D.E. (2004) Reduced reproductive success in small populations of the self-incompatible *Primula vulgaris*. *Journal of Ecology* 2004, **92**, 5-14.

Caswell, H. (2001) Matrix population models: construction, analysis, and interpretation, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Cavelier, J., Aide, T.M., Santos, C., Eusse, A.M. & Dupuy, J.M. (1998) The savannization of moist Forest in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Journal of Biogeography*, **25**, 901- 912.

Costa, C.P., Cunha, C.N., Costa, S.C. (2010) Caracterização da flora e estrutura do estrato arbustivo-arbóreo de um cerrado no Pantanal de Poconé, MT. *Biota Neotropica*, **10**, 61-73.

Dahlgren, J.P. & Ehrlén, J. (2009) Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology*, **97**, 666-674.

D.O.E. 1998. Espécies da flora ameaçadas de extinção no Estado de São Paulo. Diário Oficial do Estado de São Paulo, **1**, 23.

de Kroon, H., Van Groenendael, J. & Ehrle, J. (2000) Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*, **81**, 607-618.

Del Tredici, P. (2001) Sprouting in Temperate Trees: A Morphological and Ecological Review. *The Botanical Review*, **67**, 121-140.

DeMauro, M.M. (1993) Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *glabra*). *Conservation Biology*, **7**, 542-550.

Felfili, J.M. & da Silva Jr., M.C. (1993) A comparative study of Cerrado (*sensu stricto*)

vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **9**, 277-289.

Foldats, E. & Rutkis, E. (1975). Ecological studies of Chaparro (*Curatella americana* L.) and Manteco (*Byrsonima crassifolia* H.B.K.) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, **2**, 159- 178.

Fischer, M. & Matthies, D. (1998) Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *Journal of Ecology*, **86**, 195–204.

Franco, A.C. (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* **136**, 69-76.

Gatsuk, L.E., Smirnova, O.V., Vorontzova, L.I., Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. (1980) Age States of Plants of Various Growth Forms: A Review. *Journal of Ecology*, **68**, 675-696.

Guarim Neto, G., Guarim, V.L.M.S. & Prance, G.T. (1994) Structure and floristic composition of the trees of an area of Cerrado. *Kew Bulletin*, **49**, 499-509.

Guedje, N.M., Lejolya, J., Nkongmeneck, B., Jonkers, W.B.J., (2003) Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests. *Forest Ecology and Management*, **177**, 231–241.

Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, **4**, 9 pp.

Hanski, I (1982). Dynamics of Regional Distribution: The Core and Satellite Species Hypothesis. *Oikos*, **38**, 210-221.

Hoffmann, W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, **80**, 1354-1369.

Hulshof, C.M., Swenson, N.G. (2010) Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, **24**, 217-223.

Intergovernmental Panel On Climate Change IPCC (2001) *Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

Jacquemyn, H., Brys, R., Jongejans, A.E. (2010) Seed limitation restricts population growth in shaded populations of a perennial woodland orchid. *Ecology*, **91**, 119-129.

Kanegae, M.F., Braz, V.S., Franco, A.C. (2000) Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira de Botânica*, **23**, 459-468.

Kwak, M.M., Velterop, O. & van Andel, J. (1998) Pollen and gene flow in fragmented habitats. *Applied Vegetation Science*, **1**, 37–54.

Kerkhoff, A.J. & Ballantyne, F. (2003) The scaling of reproductive variability in trees. *Ecological Letters*, **6**, 850–856.

Kéry, M., Matthies, D. (2004) Reduced Fecundity in Small Populations of the Rare Plant *Gentianopsis ciliate* (Gentianaceae). *Plant Biology*, **6**, 683–688.

Kéry, M., Matthies, D. & Spillmann, H.H. (2000) Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology*, **88**, 17–30.

Köppen, W. & Geiger, R. (1928) *Klimate der Erde*. Gotha: Verlag Justus Perthes. Wall-map 150cmx200cm.

Liu, F., Chen, E.J., & Wang, E.Q. (2009) Trade-offs between sexual and asexual reproduction in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae): the effect of different nutrient levels. *Plant Systematic and Evolution*, **277**, 61-65.

Luijten, S.H., Dierick, A., Oostermeijer, G.J.B., Raijmann, L.E.L. & Den Nijs, H.C. (2000) Population size, genetic variation, and reproductive success in a rapidly declining, self-

incompatible perennial (*Arnica montana*) in The Netherlands. *Conservation Biology*, **14**, 1776–1787.

Mandel, J.R. (2010) Clonal diversity, spatial dynamics, and small genetic population size in the rare sunflower, *Helianthus verticillatus*. *Conservation Genetics*, **11**, 2055–2059.

Mandujano, M.C., Montana, C., Franco, M., Golubov, J., & Flores-Martinez, A. (2001) Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, **82**, 344-359.

Manly, B.F.J. (2007) *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo methods in Biology*. Chapman & Hall/ CRC, 455 p.

Marimon, B.S., Varella, R.F. & Marimon Júnior, B.H. (1998) Fitossociologia de uma área de cerrado de encosta em Nova Xavantina, Mato Grosso. *Boletim do Herbario Ezechias Paulo Heringer*, **3**, 82-101.

Melo, D.C.R. & Cunha, M.A.C. (2006). Hidrologia. *Sistema de Informação Geoambiental de Cuiabá, Várzea Grande e Entorno – SIG CUIABÁ* (eds. J. J. Thomé Fo, G. Scislewski, E. Shinzato, G. A. Rocha, M. Dantas, P. R. Castro Jr., E. S. Araújo, D. C. R. Melo, R. C. G. Armesto, L. M. N. Araújo), pp. 234-236. CPRM, Goiânia.

Menges, E.S. (1998) Evaluating extinction risks in plant populations. *Conservation Biology for the Coming Decade* (P.L. Fiedler & P.M. Kareiva), pp. 49-65. Chapman & Hall, New York.

Miranda, I.S., Absy, M.L. & Rebelo, G.H. (2002) Community structure of woody plants of Roraima savannahs. Brazil. *Plant Ecology*, **164**, 109-123.

Moreno, M.A. (2009) Estrutura genética e diversidade clonal de jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stignocarpa* Mart. Ex. Hayne) em duas populações no Cerrado do estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

Neri, A.V., Schaefer, C.E.G.R., Silva, A.F., Souza, Y.A.L., Ferreira-Junior, W.G., & Meira-Neto, J.A.A. (2012) The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. *Edinburgh Journal of Botany*, **69**, 1-27.

Oliveira, P.S. (1997) The Ecological Function of Extra floral Nectaries: Herbivore Deterrence by Visiting Ants and Reproductive Output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology*, **11**, 323-330.

Oostermeijer, J.G.B., van Eijck, M.W. & den Nijs, J.C.M. (1994) Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia*, **97**, 289– 296.

Poot, P. & Lambers, H. (2003) Are trade-offs in allocation pattern and root morphology related to species abundance? A congeneric comparison between rare and common species in the south-western Australian flora. *Journal of Ecology*, **91**, 58-67.

Portela, R.C. Q., Bruna, E.M & A. M. Santos. (2010) Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2389–2403.

Putten, W.H., Bardgett, R.D., Bever, J.D., Bezemer, M., Casper, B.B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J.N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J.A. Suding, K.N., Voorde, T.F.J.V. & Wardle, D.A. (2013) Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, **101**, 265-276.

Ramirez-Valiente, J.A., Sánchez-Gómez, D., Aranda, I., Valladares, F. (2010) Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology*, **30**, 618-627.

Ratter, J.A. & Dargie, T.C.D. (1992) An analysis of the floristic composition of 26 cerrado areas in Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, **49**, 235–250.

Ratter, J.A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. (2003) Analysis of the floristic composition of

the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the wood vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* **60**, 57-109.

R Development Core Team (2012) *R: A language and environment for statistical computing*.

R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. Cerrado: Ambiente e Flora (ed. by S. M. Sano and S. P. Almeida). EMBRAPA, Brasília, 89–168.

Rossatto, D.R. & Franco, A.C. (2008) Expansão e mortalidade de ramos em espécies arbóreas do cerrado *sensu stricto*. *Revista Brasileira de Botânica*, **31**, 715-719.

Rossetto, M. & Kooyman, R.M. (2005) The tension between dispersal and persistence regulates the current distribution of rare palaeo-endemic rain forest flora: a case study. *Journal of Ecology*, **93**, 906–917.

San José, J.J. & Fariñas, M.R. (1983) Changes in Tree Density and Species Composition in a Protected Trachypogon Savanna, Venezuela. *Ecology*, **64**, 447-453.

Santana, J.G. & Naves, R.V. (2003) Caracterização de ambientes de Cerrado com alta densidade de pequizeiros (*Caryocar brasiliense* camb.) na região sudeste do estado de Goiás. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, **33**, 1-10.

Severns, P. (2003) Inbreeding and small population size reduce seed set in a threatened and fragmented plant species, *Lupinus sulphureus* ssp *kincaidii* (Fabaceae). *Biological Conservation*, **110**, 221-229.

Shefferson, R.P. & Roach, D.A. (2012) The triple helix of *Plantago lanceolata*: Genetics and the environment interact to determine population dynamics *Ecology*, **93**, 793-802.

Silva Matos, D.M., Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (1999). The Role of Density Dependence in the Population Dynamics of a Tropical Palm. *Ecology*, **80**, 2635-2650.

Silva Júnior, M.C. & Santos, G.C. (2005) *100 Árvores do Cerrado: guia de campo*. Brasília: Ed. Rede de Sementes do Cerrado.

Simon, F.M. & Hay, J.D.V (2003) Comparison of a common and rare species of *zimos* (Mimosaceae) in Central Brazil. *Austral Ecology*, **28**, 315-326.

Smiderle, O.J.; Sousa, R.C.P. (2003) Dormência em sementes de Paricarana (*Bowdichia virgilioides* Kunth-Fabaceae-Papilionidae). *Revista Brasileira de Sementes*, **25**, 48-52.

Soliveres, S., De Soto, L., Maestre, F.T. & Olano, J.M. (2010) Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 227- 234.

Sutherland, S. & Vickery, R.K. (1988) Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Mimulus*. *Oecologia*. **76**, 330-335.

Taylor, R.A., White, A. & Sherratt, J.A. (2013) How do variations in seasonality affect population cycles? *Proceedings of the Royal Society* 280: 20122714. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2714>.

Swart, C. (2008) Life history, population dynamics and conservation status of *Oldenburgia grandis* (Asteraceae), an endemic of the Eastern Cape of South Africa. Master of science, Rhodes University.

Verbek, W.C.E. (2012) Explaining General Patterns in Species Abundance and Distributions. *Nature Education Knowledge*, **3**, 38.

Virillo, C.B., Martins, F.R., Tamashiro, J.Y. & Santos, F.A.M.. (2011) Is size structure a good measure of future trends of plant populations? An empirical approach using five woody species from the Cerrado (Brazilian savanna). *Acta Botanica Brasilica*, **25**, 593-600.

Weppeler, T., Stoll, P. & Stöcklin, J. (2006) The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant *Geum reptans*. *Journal of Ecology*, **94**, 869–879.

Witte, L.C. & Stöcklin, J. (2010) Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of Botany*, **106**, 859–870.

Zardo, R.N. (2008) Efeito do impacto da extração de frutos na demografia do pequi (*Caryocar brasiliense*) no Cerrado do Brasil Central. Pós graduação em Ecologia (UNB) Mestre em Ecologia.

Tabela 1- Estádios ontogenéticos identificados para *Curatella americana*, *Caryocar brasiliense*, *Bowdichia virgilioides* e *Roupala montana*.

Forma de reprodução	Estádios ontogenéticos	Principais características
Sexuada	1) plântula (Pl)	presença de folhas cotiledonares
	2) jovem 1 (J)	ausência de cotilédones e ramificações
	3) imaturo (I)	presença de ramificações e reiteraões
Crescimento clonal	4) jovem 1 (J _c)	ausência de cotilédones e ramificações
	5) imaturo (I _c)	presença de ramificações e reiteraões
Ambas	6) adulto (A)	todos os indivíduos com diâmetro e altura iguais ou maiores que as do menor indivíduo reprodutivo

Tabela 2 – Densidade (número de indivíduos ha⁻¹) de *Curatella americana* (CA), *Caryocar brasiliense* (CB), *Bowdichia virgilioides* (BV) e *Roupala montana* (RM) em Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal (15°43' - 15°44' S; 56°04' - 56°06' W). Letras indicam diferenças entre espécies para a mesma classe de solo. * indica diferença para o estágio de uma mesma espécie entre os tipos de solo. LAd = Latossolo Amarelo; FF = Plintossolo Pétrico.

Estádios	Estações do ano	Solo	CA	CB	BV	RM	
Plântula	Chuva de 2010	LAd	7a	7a	0	0	
		FF	87 a	13 a	0	7 b	
	Seca de 2010	LAd	0	7	0	0	
		FF	0	13 a	0	20 a	
	Chuva de 2011	LAd	53 a	73 a	0	7 b	
		FF	293 a	27 b	0	20 b	
	Seca de 2011	LAd	7a	27 a	0	0	
		FF	20 a	7a	0	0	
	Chuva de 2012	LAd	20 a	50 b	0	0	
		FF	60 a	67 a	0	0	
	Genetas jovens	Chuva de 2010	LAd	1.607 a	380 b	60 c*	113 c*
			FF	1.567 a	353 b	347 b	510 b
Seca de 2010		LAd	1.100 a	233b	93 c*	86 c*	
		FF	1.086 a	250 b	326 b	476 b	
Chuva de 2011		LAd	627 a	173 b	40 c*	73 c*	
		FF	700 a	220 b	153b	409 a,b	
Seca de 2011		LAd	493 a	187 a	20 b*	60 b*	
		FF	553 a	213 b	133 b	369 a,b	
Chuva de 2012		LAd	393 a	160 b	26 c*	33 c*	
		FF	413 a	160 b	80 b	302 a,b	
Genetas imaturos		Chuva de 2010	LAd	813 a	167 b	67 c*	33.3 c
			FF	787 a	133 b	180 b	27 c
	Seca de 2010	LAd	773 a	167 b	67 c*	33 c	
		FF	787 a	140 b	227b	20 c	
	Chuva de 2011	LAd	987 a	200 b	87 c*	33 c	
		FF	1.007 a	153 b	313 c	47 d	
	Seca de 2011	LAd	1.013 a	193 b	80 c*	33 c	
		FF	1.060 a	153 b	313 c	67 b	
	Chuva de 2012	LAd	713 a	93 b	73 b*	27 b	
		FF	813 a	153 b	267 b	47 c	

continuação...

Estádios	Estações do ano	Solo	CA	CB	BV	RM	
Rametas jovens	Chuva de 2010	LAd	1.967 a	147 b	40 b,c	7 c	
		FF	1.747 a	173 b	7 c	47 b,c	
	Seca de 2010	LAd	2.340 a	227 b	113 b,c	60 c*	
		FF	2.073 a	213 b	193 b	335 b	
	Chuva de 2011	LAd	2.220 a	200 b	127 b	93 b*	
		FF	2.340 a	220 b	173 b	416 b	
	Seca de 2011	LAd	2.307 a	240 b	127 b	213 b	
		FF	2.047 a	200 b	180 b	517 b	
	Chuva de 2012	LAd	2.080 a	193 b	173 b	153 b	
		FF	2.013 a	220 b	193 b	467 b	
	Rametas imaturos	Chuva de 2010	LAd	280*	0	0	0
			FF	127 b	0	7 b	0
Seca de 2010		LAd	260 a	0	13 b	0	
		FF	127 a	13 b	27 b	0	
Chuva de 2011		LAd	560 a*	7 b	53 b	13 b	
		FF	127 a	27 b	87 a	67 a,b	
Seca de 2011		LAd	647 a	20 b,c	66 c	6 b*	
		FF	640 a	33 b	87 b	73 b	
Chuva de 2012		LAd	480 a	40 b	53 b	13 b	
		FF	560 a	40 b	93 b	33 b	
Adultos		Chuva de 2010	LAd	4.613 a*	520 b*	93 c*	53 c*
			FF	5.540 a	853 b	207 c	80 d
	Seca de 2010	LAd	4.613 a*	513 b	93 c*	53 c	
		FF	5.540 a	820 b	213 c	87 d	
	Chuva de 2011	LAd	4.613 a*	507 b*	120 c	53 c	
		FF	5.527 a	820 b	200 c	87 d	
	Seca de 2011	LAd	4.613 a*	507 b	120 c	53 c	
		FF	5.527 a	820 b	200 c	87 d	
	Chuva de 2012	LAd	4.580 a*	493 b*	120 c	53 c	
		FF	5.553 a	766.7b	227 c	93 d	
	Total	Chuva de 2010	LAd	9.28 a	1.213 b	0.427 c*	0.207 c*
			FF	9.987 a	1.54 b	0.747 c	0.671 c
Seca de 2010		LAd	9.087 a	1.147 b	0.38 c*	0.233 c*	
		FF	9.729 a	1.453 b	0.987 b	0.939 b	
Chuva de 2011		LAd	9.06 a*	1.16 b	0.427 c*	0.273 c*	
		FF	10.541 a	1.4 b	0.927 c	1.047 b,c	
Seca de 2011		LAd	9.08 a	1.173 b	0.373 c*	0.367 c*	
		FF	9.979 a	1.36 b	0.927 b	1.114 b	
Chuva de 2012		LAd	8.267 a	1.013 b	0.447 c*	0.28 c*	
		FF	9.413 a	1.407 b	0.86 b	0.946 b	

Tabela 3 – Comparação entre os parâmetros demográficos médios anuais - sobrevivência e permanência no mesmo estágio ontogenético (P), crescimento para o estágio seguinte (G), retrogressão para o estágio anterior (R) (razão entre o número de indivíduos que sobreviveram ou cresceram ou retrogrediram pelo número total de indivíduos por ano), fecundidade (F) (número de plântulas produzidas em razão do número de adultos por ano) e crescimento clonal (C) (razão entre o número de rametas - J_{1c} , J_{2c} ou I_c - produzidos pelo número total de indivíduos, exceto plântulas, por ano) - de *Curatella americana* (CA), *Caryocar brasiliense* (CB), *Bowdichia virgilioides* (BV) e *Roupala montana* (RM) em Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal (15°43' - 15°44' S; 56°04' - 56°06' W). Letras indicam diferenças entre espécies para um mesmo estágio ontogenético. Estádios idênticos à descrição da tabela 1.

Taxas vitais	Estádios	CA	CB	RM	BV
P	J	0,439 a,c	0,597 b	0,68 a,b	0,403 c
	I	0,77 a	0,78 a,b	0,611 b	0,749 a,b
	Jc	0,45a	0,425 a	0,657 c	0,285 a,c
	Ic	0,754 a	0,333 b	0,25 b	0,858 a,b
	A	0,972 a	0,941 b	0,952 a,b	0,932 b
G	P	0,035 a	0,133 a,b	0,875 c	0 d
	J	0,116 a	0,089 a,b	0,070 a,b	0,326 c
	I	0,102 a	0,1 a	0,180 a	0,077 a
	Jc	0,086 a	0,016 b	0,069 a,c,d	0,142 d
	Ic	0,036 a	0 a	0 a,b	0,023 a,b
R	I	0,041 a	0,036 a	0,166 b	0,043 a,b
	Ic	0,082 a	0,166 a	0,166 a	0,047 a
	A	0,011 a	0 b	0 a,b,c	0,022 a
F	P	0,021a	0,084b	0,1 d	0 e
C	Jc	0,120 a	0,099 b	0,388 d	0,211 e
	Ic	0,010 a	0,006 b	0,042 d	0,119 e

Tabela 4 – Parâmetros demográficos anuais - sobrevivência e permanência no mesmo estágio ontogenético (P), crescimento para o estágio seguinte (G), retrogressão para o estágio anterior (R) (razão entre o número de indivíduos que sobreviveram ou cresceram ou retrogrediram pelo número total de indivíduos por ano), fecundidade (F) (número de plântulas produzidas em razão do número de adultos por ano) e crescimento clonal (C) (razão entre o número de rametas - J_{1c}, J_{2c} ou I_c - produzidos pelo número total de indivíduos, exceto plântulas, por ano) - de *Curatella americana* (CA), *Caryocar brasiliense* (CB), *Bowdichia virgilioides* (BV) e *Roupala montana* (RM) em Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal (15°43' - 15°44' S; 56°04' - 56°06' W). Letras indicam diferenças entre espécies para a mesma classe de solo. * indica diferença para o estágio de uma mesma espécie entre os tipos de solo. Estádios idênticos à descrição da tabela 1. LAd = Latossolo Amarelo; FF = Plintossolo Pétrico.

Taxas vitais	Estádios	Classe de solo	2010 - 2011				2011 - 2012				Média anual				
			CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV	
P	Pl	LAd	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	
		FF	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	0 a	
	J	LAd	0,39 a	0,465 a	0,647 a	0,33 a	0,468 a	0,666 a	0,272 b	0,25 b	0,429 a	0,566 a	0,46 a,b	0,291 b	
		FF	0,438 a	0,584 a	0,789 b	0,423 a	0,462 a	0,676 a	0,655 a*	0,408 b*	0,45 a	0,631 b	0,723 b*	0,416 a	
	I	LAd	0,909 a	1 a	1 a	0,9 a	0,628 a	0,467 a	0,692 a	0,692 a	0,769 a	0,704 a	0,7 a	0,796 a	
		FF	0,915 a	0,954 a	0,75 a	0,85 a	0,629 a	0,72 a	0,285 b*	0,617 c	0,772 a	0,837 a	0,518 b	0,734 a	
	Jc	LAd	0,471 a	0,545 a	---	0,66 a	0,411 a	0,31 b	0,428 a	0,529 c	0,442 a	0,428 a	0,214 a,b	0,598 a*	
		FF	0,511 a	0,384 a	0,857 b	---	0,411 a	0,468 a,b	0,596 b	---	0,461 a	0,427 a	0,726 b*	0 c	
	Ic	LAd	0,928 a	---	---	---	0,476 a	1 b	1 b	0,625 a	0,702 a	0,497 a	0,468 a	0,235 b	
		FF	0,888 a	---	---	1 a	0,712 a	0,5 a	0,4 a	0,538 a	0,8 a	0,25 b	0,2 b	0,769 a,b	
	A	LAd	0,995 a	0,974 a	1 a	1 a	0,94 a	0,881 b	0,75 b	0,857 b	0,968 a	0,928 a	0,875 a	0,928 a	
		FF	0,992 a	0,918 b	1 a	0,903 b	0,96 a,b	0,98 a*	0,92 b	0,966 a,b	0,976 a	0,95 a	0,961 1 a	0,935 a	
	G	Pl	LAd	---	---	---	---	---	0,181 a	1 b	---	0 a	0,091 a,b	0,5 b	---
			FF	0,076 a	---	1 b	---	---	0,25 a	0,66 b	---	0,038 a	0,25 a	0,833 b	---
J		LAd	0,141 a	0,086 a	---	0,44 b	0,053 a	---	0,181 b	0,25 c	0,097 a	0,043 a	0,091 a	0,347 b	
		FF	0,174 a	0,075 a	0,052 a	0,423 b	0,094 a*	0,176 a	0,081 b	0,224 a	0,134 a	0,126 a	0,067 b	0,324 c	
I		LAd	0,024	---	---	---	0,168 a	0,233 a	0,4 a	0,153 a	0,097 a	0,13 a	0,2 a	0,077 a	
		FF	0,25 a	---	0,25 a	0,07 a	0,192 a	0,16 a	0,142 a	0,085 a	0,109 a	0,08 a	0,196 a	0,08 a	

continuação...

Taxas vitais	Estádios	Classe de solo	2010 - 2011				2011 - 2012				Média anual			
			CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV
G	J _c	LAd	0,098 a	---	---	0,33 b	0,066 a	0,034 a	---	0,117 a	0,082 a	0,017 b	0 a,b	0,225 c
		FF	0,129 a	---	0,142 a	---	0,054 a	0,031 a	0,016 a	---	0,092 a	0 b	0,079 a	0 b
	I _c	LAd	---	---	---	---	0,095 a	---	---	---	0,048	0	0 a	0 a
		FF	---	---	---	---	0,05 a	---	---	0,076 a	0,025 a	0 a	0 a	0,038 a
R	I	LAd	---	---	---	0,1	0,087 a	0,133 a	0,2 a	0,076 a	0,044 a	0,074 a	0,1 a	0,088 a
		FF	---	---	0,75 a	0,037 b	0,079 a	---	0,428 b	0,021 a	0,04 a	0,289 a	0,214 b	0,029 a
	I _c	LAd	---	---	---	---	0,214 a	---	---	0,25 a	0,107 a	0 a	0 a	0 a
		FF	---	---	---	---	0,112 a	0,5 b	0,4 b	---	0,05 a	0,25 b	0,2 b	0 a
	A	LAd	0,004 a	---	---	---	0,018 a	---	---	---	0,012 a,b	0 a	0 a	0 a,b
		FF	0,002 a	---	---	0,064 b	0,019	---	---	---	0,011 a	0 a	0 a	0,032 b
F	Pl	LAd	0,011 a	0,141 b*	0,125 c	---	0,004 a	0,105 b*	---	---	0,008 a	0,123 b*	0,063 c	---
		FF	0,052 a*	0,032 b	0,25 c*	---	0,01 a*	0,088 b	---	---	0,032 a*	0,061 b	0,125 c*	---
C	J _c	LAd	0,142 a*	0,087 b	0,451 c	0,33 d*	0,117 a	0,122 b*	0,425 c*	0,214 d*	0,13 a*	0,105 b*	0,438 c	0,274 d*
		FF	0,107 a	0,111 b*	0,565 c*	0,232 d	0,114 a	0,077 b	0,189 c	0,143 d	0,111 a	0,095 b	0,378 c*	0,188 d
	I _c	LAd	0,011 a	0,005 b*	0,064 c	0,153 d*	0,004 a	0,006 b	---	0,017 c	0,008 a*	0,006 a*	0,032 b	0,086 c*
		FF	0,021 a*	0,004 b	0,098 c*	0,107 d	0,004 a	0,009 b*	---	0,028 c*	0,013 a	0,007 b	0,04 c*	0,068 d

Tabela 5- Parâmetros demográficos - sobrevivência e permanência no mesmo estágio ontogenético (P), crescimento para o estágio seguinte (G), retrogressão para o estágio anterior (R) (razão entre o número de indivíduos que sobreviveram ou cresceram ou retrogrediram pelo número total de indivíduos por estação do ano), fecundidade (F) (número de plântulas produzidas em razão do número de adultos por estação do ano) e crescimento clonal (C) (razão entre o número de rametas - J_{1c}, J_{2c} ou I_c - produzidos pelo número total de indivíduos, exceto plântulas, por estação do ano) - de *Curatella americana* (CA), *Caryocar brasiliense* (CB), *Bowdichia virgilioides* (BV) e *Roupala montana* (RM) em Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal (15°43' - 15°44' S; 56°04' - 56°06' W). Letras indicam diferenças entre espécies para a mesma classe de solo. * indica diferença para o estágio de uma mesma espécie entre os tipos de solo. Estádios idênticos à descrição da tabela 1. LAd = Latossolo Amarelo; FF = Plintossolo. Pétrico.

Taxas vitais	Estádios	Classe de solo	Seca de 2010				Seca de 2011				Chuva de 2011				Chuva de 2012				
			CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV	
P	Pl	LAd	0 a	0 a	---	---	0 a	0 a	0 a	---	---	0	---	---	0 a	1 b	---	---	
		FF	0 a	0,25 b	1 c	---	0 a	0 a	0 a	---	---	0 a	0,666 b	---	0 a	0 a	---	---	
	J	LAd	0,68 a	0,614 a	0,764 a	0,777 a	0,702 a	0,807 a	0,727 a	0,5 a	0,569 a	0,714 a	0,846 a	0,375 b	0,608 a	0,714 a	0,444 a	0,333 a	
		FF	0,689 a	0,849 b*	0,934 a	0,826 a	0,752 a	0,818 a	0,868 a	0,782 a	0,638 a	0,702 a,b	0,845 b	0,458 c	0,554 a	0,75 a,b	0,763 b*	0,50 a	
	I	LAd	0,95 a	1 a	1 a	0,9 a	0,952 a	0,933 a	1 a	0,923 a	0,956 a	1 a	1 a	0,9 a	0,644 a	0,444 a	0,4 a	0,75 a	
		FF	0,983 a	1 a	0,75 a	0,92 a	0,96 a	0,913 a	1 a	0,911 a	0,956 a	1 a	1 a	0,851 b	0,628 a	0,739 a	0,5 a	0,652 a	
	Jc	LAd	0,8 a	0,818 a	1 a	1 a	0,672 a	0,666 a	0,857 a	0,588 b	0,584 a	0,647 a	0,666 a	0,705 a	0,604 a	0,638 a	0,625 a	0,684 a	
		FF	0,847 a	0,56 b	1 c	---	0,62 a	0,666 a	0,887 b	0,692 a	0,584 a	0,647 a,b	0,82 c	0,523 b	0,605 a	0,6 a	0,636 a	0,407 b	
	Ic	LAd	0,88 a	---	---	---	0,821 a	1 a	0,5 b	0,75 a,b	0,974 a	---	---	1 a	0,515 a	0,444 a	1 a	0,7 a	
		FF	0,894 a	---	---	1 a	0,875 a	1 a	0,9 a,b	0,923 b	0,974 a	---	---	1 b	0,697 a,b	0,739 a	0,454 b	0,529 a,b	
	A	LAd	1 a	0,987 a,b	1 a	1 a	0,998 a	1 a	1 a	0,857 b	0,995 a	0,987 a	1 a	1 a	0,942 a	0,881 a,b	0,75 b	1 a	
		FF	1 a	0,953 b	1 a	0,93 b	1 a	1 a	1 a	0,933 b	0,995 a	0,987 a	1 a	0,965 b	0,96 a,b	0,982 a*	0,923 b	1 a	
	G	Pl	LAd	---	---	---	---	0,25 a	0,571 a	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
			FF	0,076 a	---	---	---	---	1 a	0,666 a	---	---	---	0,333	---	0,333	---	---	---
J		LAd	---	---	---	0,11 b	0,117 a	0,038 a	---	---	0,206 a	0,142 a	---	0,5 b	---	---	0,222 a	0,666 b	
		FF	0,008 a	---	---	0,057 b	0,133 a*	0,06 a	0,049 a	0,173 b	0,239 a	0,085 b	0,056 b	0,458 c	0,072 a,b	0,187 b	0,036 a	0,45 c	
I		LAd	---	---	---	---	---	---	---	---	0,025	---	--	--	0,072 a	0,259 a,b	0,4 b	0,166 a,b	
		FF	---	---	0,25 b	---	---	---	---	---	0,025 a	---	--	0,074 a	0,188 a	0,173 a,b	0,1 a,b	---	
Jc		LAd	---	---	---	---	---	0,066 a	---	0,117 b	0,108 a,b	---	0,111 a	0,294 b	0,046 a	---	0,031 a	0,052 a	
		FF	---	---	---	---	0,054 a	0,03 a	0,016 a	0,115 b	0,108 a	---	0,10 a	0,38 b	0,035 a,b	---	---	0,074 b	
Ic		LAd	---	---	---	---	0,011	---	---	---	---	---	--	--	0,072 a	---	---	---	
		FF	---	---	---	---	---	---	---	---	--	---	--	--	0,041 a	---	---	0,058 a	

continuação...

Taxas vitais	Estádios	Classe de solo	Seca de 2010				Seca de 2011				Chuva de 2011				Chuva de 2012			
			CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV	CA	CB	RM	BV
R	I	LAd	0,008 a	---	---	0,1 b*	0,04 a*	0,033 a	---	---	--	--	--	0,1*	0,078 a	0,148 a	0,2 a	0,083 a*
		FF	---	---	---	0,038	0,019 a	0,086 a	---	---	--	--	--	0,037	0,094 a	---	0,3 b	0,043 a
	I _c	LAd	0,071 a	---	---	---	0,13 a	---	---	---	--	--	--	--	0,216 a	0,333 a	---	0,3 a
		FF	---	---	---	---	0,05 a	---	---	---	--	--	--	--	0,166 a	0,2 a	0,454 b	0,117 a
	A	LAd	---	---	---	---	---	---	---	---	0,004 a	--	--	--	0,013 a	---	---	---
		FF	---	0,007	---	---	---	---	---	0,033	0,004 a	--	--	0,034 a,b	0,019	---	---	---
F	Pl	LAd	---	---	---	---	0,001 a	0,052 b*	---	---	0,011 a	0,142 b*	0,125 d*	--	0,004 a	0,052 b	---	---
		FF	---	0,007 a	0,166 b	---	0,003 a*	0,008 b	---	---	0,011 a	0,032 b	0,076 d	--	0,01 a*	0,088 b*	---	---
C	J _c	LAd	0,039 a*	0,076 b	0,258 c	0,282 d*	0,039 a*	0,11 b*	0,475 c	0,12 d	0,092 a*	0,046 b	0,028 c	0,098 d	0,022 a	0,05 b	0,054 c	0,125 d
		FF	0,032 a	0,073 b	0,434 c*	0,205 d	0,025 a	0,038 b	0,143 c	0,346 d*	0,092 a	0,046 b*	0,153 c*	0,118 d*	0,025 a*	0,068 b*	0,096 c	0,115 d
	I _c	LAd	0,001 a	---	---	0,051 b*	0,002 a	---	---	0,034 b	0,007 a*	0,005 a*	0,028 b	0,019 c	0,005 a	0,01 b	---	---
		FF	---	0,008 a	---	0,017 c	0,003 a*	---	0,006 b	0,076 c*	0,007 a	0,005 b	0,036 c*	0,023 d*	0,003 a	0,05 b*	---	0,021 c

Tabela 6 – Taxa de crescimento populacional anual (λ) de *Curatella americana* (CA), *Caryocar brasiliense* (CB), *Bowdichia virgilioides* (BV) e *Roupala montana* (RM) em Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal. Letras indicam diferenças entre espécies para a mesma classe de solo. * indica diferença para uma mesma espécie entre os tipos de solo. LAd = Latossolo Amarelo; FF = Plintossolo Pétrico.

Intervalo de tempo	Classe de solo	CA	CB	RM	BV
2010 - 2011	LAd	0,997 a	1 a	1 a*	1 a*
	FF	0,994 a	0,955 a	1,423 b	1,135 c
	LAd+FF	0,995 a	0,979 a	1,443 b	1,33 b
2011 - 2012	LAd	0,958 a*	1,015 a	1 a	1,013 a
	FF	0,977 a	1,008 a	0,923 a	0,972 a
	LAd+FF	0,968 a	0,951 a	0,857 b	0,978 a
Média anual	LAd	0,997 a	1 a	1 a*	1 a*
	FF	0,994 a	0,955 a	1,423 b	1,134 b
	LAd+FF	0,995 a	0,979 a	1,44 b	1,32 b

Tabela 7- Taxa média de crescimento populacional semestral (λ) de *Curatella americana* (CA), *Caryocar brasiliense* (CB), *Bowdichia virgilioides* (BV) e *Roupala montana* (RM) em Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal. Estação seca de 2010 e 2011 x chuvosa de 2011 e 2012. LAd = Latossolo Amarelo; FF = Plintossolo Pétrico. $p < 0,05$ indica diferença entre as estações do ano.

Espécies	Classes de solo	Seca	Chuva	p
CA	LAd	1	1,013	0,486
	FF	1	1,021	0,418
CB	LAd	1	1,002	1
	FF	1	1,005	1
BV	LAd	1,282	1,117	0,071
	FF	1,022	1,122	0,313
RM	LAd	1,258	1	0,214
	FF	1,434	1	0,013

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Solos de Cerrado, zona de ecótono com o Pantanal, estão distribuídos de forma heterogênea. Os atributos que melhor explicam a variabilidade de solos desta área são saturação por alumínio, magnésio, cálcio, pH e manganês. Os atributos físicos, químicos e hídricos diferem entre os remanescentes desta área e solos de Cerrado do Planalto e da Planície do Pantanal. As principais classes de solo - Latossolo Amarelo e Plintossolo Pétrico - identificadas na área de estudo, são constituídas por características físico-hídricas e químicas opostas. Esta condição garantiu a possibilidade de compreendermos como a variação do solo, exposto sobre a mesma condição de pluviosidade, exerce influência sobre a dinâmica de espécies lenhosas clonais e qual a resposta do crescimento clonal a estas variáveis ambientais.

Curatella americana, espécie dominante e de ampla distribuição geográfica, apresenta *trade-off* entre reprodução sexuada e o crescimento clonal, associado ao tipo de solo e à pluviosidade. Para *C. americana* e *C. brasiliense* foram registrados maior número de plântulas, jovens, imaturos, rametas jovens, rametas imaturos e adultos para os cinco intervalos semestrais analisados. A densidade de imaturos e de adultos variou em função do tipo de solo, sendo maior em Plintossolo Pétrico que em Latossolo Amarelo. Mas esta diferença não afetou a densidade total de indivíduos destas espécies, sendo esta similar entre as classes de solo.

Mesmo espécies constituídas por grandes populações apresentaram diferentes taxas de reprodução sexuada e de crescimento clonal. Por exemplo, para *C. americana* a produção de plântulas foi maior em Plintossolo ao passo que o crescimento clonal de rametas imaturos foi maior em Latossolo. Este resultado aponta que o crescimento clonal apresenta-se como estratégia determinante na ocupação de ambientes não muito propícios para o recrutamento via reprodução sexuada e estabelecimento de uma espécie.

A densidade total de *R. montana* e *B. virgilioides* foi maior em FF que em LAd para os cinco intervalos de tempo analisados. Pequenas populações de espécies lenhosas clonais podem ter suas taxas vitais reduzidas em função das variações solo e pluviosidade. A sobrevivência de indivíduos jovens provenientes de crescimento clonal é o que permite às pequenas populações de *B. virgilioides* e *R. montana* manterem seu crescimento populacional diante de variações ambientais. Por outro lado, estas espécies apresentam baixa densidade de indivíduos adultos, o que está associada à taxa de retrogressão que aumenta em função do solo (Latosolo) e da pluviosidade (chuva).

Plantas clonais adicionam módulos a partir da base e se espalham horizontalmente. São diversas as vantagens do crescimento clonal: permite um rápido aumento no tamanho dos genetas, mobilidade, a captura de espaço e de recursos e reprodução vegetativa. Além destas vantagens, o crescimento clonal reduz a vulnerabilidade de pequenas populações a problemas enfrentados por espécies não clonais, como a perda de polinizadores e dispersores. A sobrevivência de indivíduos clonais confirma sua resistência, permitindo que a espécie possa tolerar longos períodos com pouco ou nenhum recrutamento e tende a preservar a diversidade genética mesmo em pequenas populações. Por outro lado, baixas taxas ou ausência de recrutamento e a conseqüentemente baixa produção de plântulas, pode dificultar a colonização de ambientes ainda não ocupados.

Conclui-se que as taxas de reprodução sexuada e de crescimento clonal diferem entre espécies lenhosas clonais de diferentes tamanhos populacionais, sendo a reprodução sexuada maior em grandes populações e o crescimento clonal em pequenas populações. A sobrevivência de indivíduos, originados por crescimento clonal, é o principal atributo da história de vida de lenhosas clonais em Cerrado, pois permite que estas espécies persistam, com populações pequenas, em condições adversas e se dispersem sob diferentes condições de solo e de pluviosidade. Entretanto, espécies clonais com maior sucesso na reprodução

sexuada e na sobrevivência de adultos foram as que apresentaram maior tamanho populacional. Estudos sobre a dinâmica de populações contribuem para o entendimento do papel da reprodução sexuada e do crescimento clonal em diferentes ambientes. Tais informações permitem, por sua vez, compreender os processos que determinam a biodiversidade, avaliar os impactos causados por ações antrópicas e a resiliências das comunidades. Portanto o crescimento clonal deve ser incorporado à teoria da demografia de plantas lenhosas, principalmente para pequenas populações, diante de variações ambientais.