



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

MECANISMOS PROMOTORES E INIBIDORES DO
ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM
VEGETAÇÃO DE CERRADO

JORGE DAS NEVES ROSA

JORGE DAS NEVES ROSA

**MECANISMOS PROMOTORES E INIBIDORES DO
ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM
VEGETAÇÃO DE CERRADO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Uberlândia,
como parte das exigências para obtenção do título de
Doutor em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos

UBERLÂNDIA
Dezembro – 2013

JORGE DAS NEVES ROSA

**MECANISMOS PROMOTORES E INIBIDORES DO
ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM
VEGETAÇÃO DE CERRADO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Uberlândia,
como parte das exigências para obtenção do título de
Doutor em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovada em: 13 de dezembro de 2013

Prof. Dra Giselda Durigan
Instituto florestal de São Paulo
Secretaria do Meio Ambiente

Prof. Dr Fernando Pedroni
Centro Universitário do Araguaia
Universidade Federal de Mato Grosso

Prof. Dr Glein Monteiro de Araújo
Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dra Celine de Melo
Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos
Universidade Federal de Uberlândia (Orientador)

UBERLÂNDIA
Dezembro – 2013

Agradecimentos

Este trabalho contou com a ajuda de muitas pessoas. Desde a elaboração do projeto inicial, passando pelo árduo trabalho de campo e análise de dados até a redação final da tese, é eu perturbei muita gente... Aqui vai uma tentativa de agradecer a todas essas pessoas e salientar o quanto foram importantes para a conclusão desta tarefa.

Ao professor Dr. Heraldo L. Vasconcelos pela oportunidade, orientação e por compreender minha situação e não ter desistido de prosseguir com o trabalho mesmo nos momentos em que eu mesmo pensei não ter condições de concluir este estudo. Enfim, agradeço toda ajuda tanto na área acadêmica quanto pessoal.

A toda a minha família pelo incentivo e ajuda nas horas mais complicadas, em especial a minha mãe Antonia Neves, que praticamente abandonou sua casa para me ajudar nos momentos difíceis, e ao meu pai Eurico Firmino, que por algumas vezes programou suas férias para ajudar-me nos trabalhos de campo quando não tinha condições físicas de realizá-los.

À minha esposa Alessandra Bartimachi, por todo amor, suporte e paciência. Sem a sua ajuda seria impossível a realização deste trabalho. Agradeço também a meu filho Otávio Bartimachi, que mesmo ficando triste me deixava trabalhar quando eu tinha que dizer não aos seus pedidos para brincar.

A minha grande amiga Laura Barbosa Silva e ao meu amigo Alan Nilo, pelas discussões, troca de ideias e ajuda no campo.

À Vinícius Cardoso, por ter disponibilizado seus finais de semana para me ajudar nos trabalhos de campo.

Pelas sugestões e valiosa ajuda no campo também agradeço a Flávio Camarota, Elmo Koch, Jonas Maravalhas, Sarah Groc, Lilian e Renata Pacheco, enfim, agradeço a todos os amigos e colegas de laboratório, sem os quais não seria possível a realização deste trabalho.

Finalmente, agradeço a Pós-graduação em Ecologia e Conservação em Recursos Naturais e a Universidade Federal de Uberlândia pela estrutura oferecida e pela oportunidade de realização do meu curso de doutorado e a CAPES pela concessão da Bolsa.

Sumário

	Páginas
Resumo	vi
Abstract	vii
Introdução geral	01
Referências bibliográficas	03
CAPÍTULO 1: Manchas de espécies arbóreas como potenciais facilitadoras do processo de sucessão no cerrado sensu stricto	05
Resumo	06
Introdução	07
Material e métodos	11
Resultados	18
Discussão	25
Referências bibliográficas	31
Anexo 1	36
CAPÍTULO 2: Regeneração de espécies arbóreas em áreas de cerrado com histórico recente de perturbação: o papel da cobertura vegetal	38
Resumo	39
Introdução	40
Material e métodos	43
Resultados	48
Discussão	52
Referências bibliográficas	58
CAPÍTULO 3: Efeito do sombreamento, da competição com gramíneas e da adição de nutrientes sobre o estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas no cerrado	64
Resumo	65
Introdução	66
Material e métodos	68
Resultados	72
Discussão	76
Referências bibliográficas	80
Conclusão geral	83

Resumo

As condições ambientais e as perturbações recorrentes fazem do cerrado um ambiente estressante para o recrutamento e o estabelecimento de espécies arbóreas. Nessas áreas a presença de microssítios favoráveis pode ser determinante para o processo de sucessão e regeneração da vegetação. Assim, neste estudo foi avaliada a importância das manchas de vegetação lenhosa para o processo de sucessão e regeneração de áreas de cerrado com histórico recente de perturbação. Para isto, primeiramente foi avaliado o efeito das manchas sobre fatores abióticos (condições microclimáticas e edáficas) e bióticas (abundância de plântulas lenhosas, cobertura de gramíneas e de serapilheira). Depois foi avaliado o efeito das manchas sobre a chuva, a remoção de sementes e a sobrevivência de plântulas. Além disso, também foi avaliado experimentalmente o efeito do sombreamento, da disponibilidade de nutrientes e da competição com gramíneas sobre o estabelecimento e desenvolvimento inicial de plântulas de espécies arbóreas. Os resultados demonstraram que as manchas exerceram um efeito positivo sobre os fatores abióticos e bióticos. Também foi observado que tanto a abundância e sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas quanto a chuva de sementes foram maiores quanto menor a distância das manchas. Além disso, a remoção de sementes também aumentou com a proximidade das manchas. O sombreamento artificial e a presença das gramíneas favoreceram a sobrevivência e o crescimento de plântulas. A adição de fertilizantes não exerceu nenhum efeito sobre a sobrevivência, mas favoreceu o crescimento. Assim, de maneira geral, os resultados deste estudo mostram que o efeito positivo da cobertura arbórea das manchas sobre as condições microclimáticas e edáficas e sobre a chuva de sementes pode ser responsável pela maior abundância e sobrevivência de plântulas lenhosas próximo das manchas em comparação com as áreas abertas. Também fica evidente que o sucesso no estabelecimento de espécies lenhosas em ambientes de cerrado não é controlado por um único fator, mas sim por uma interação de fatores que em conjunto facilitam o estabelecimento e aceleram o processo de sucessão de áreas de cerrado perturbadas.

Palavras chaves: facilitação, sucessão, regeneração, cerrado, manchas, competição com gramíneas, sobrevivência de plântulas, chuva de sementes, remoção de sementes, fertilização.

Abstract

The environmental conditions and the recurrent disturbances make the cerrado a stressful environment for the recruitment and establishment of arboreal species. On these areas, the presence of favorable micro-sites can be determinant for the process of vegetation succession and regeneration. On this study, the importance of woody vegetation patches to the process of vegetation succession and regeneration of recently disturbed areas was assessed. For this, at first we evaluated the effects of vegetation patches on abiotic factors (edaphic and microclimatic conditions) and biotic ones (grass and litter cover). After this, we evaluated the effect of vegetation patches on the seed rain, seed removal and seedlings survival. Besides that, it was also experimentally evaluated the effect of shade, nutrients availability and competition with grasses on the establishment and initial development of arboreal species seedlings. The results showed that the vegetation patches had a positive effect on the biotic and abiotic factors. It was also observed that both the abundance and the seedlings survival of arboreal species together with the seed rain were bigger closer to the patches. Besides that, the seed removal also augmented closer to the vegetation patches. On the other hand, the artificial shadowing and the presence of grasses favored the seedlings growth and survival. The addition of fertilizers did not have any effect on the survival, but favored the seedlings growth. Overall, the results of this study shows that the positive effect of tree cover in the patches on the edaphic and microclimatic conditions and on the seed rain can explain the bigger abundance and survival of woody plant seedlings compared to open cerrado areas. It is also clear that the establishment success of cerrado woody species is not controlled by a single factor, but by an interaction of multiple factors that together facilitates the establishment and speed the succession of disturbed cerrado areas.

Key words: Facilitation; succession; regeneration; cerrado; patches; tree-grass competition; seedlings survival; seed rain; seed removal; fertilization.

Introdução geral

O Cerrado brasileiro é uma savana que ocupa aproximadamente 20% do território nacional. A sua vegetação é caracterizada por um mosaico de fisionomias que incluem desde formações campestres até formações florestais (Eiten, 1979; Ribeiro & Walter 1998). Devido a sua alta diversidade de espécies, alto grau de endemismo e por ser um ecossistema extremamente ameaçado, restando apenas 2,2% da área original legalmente protegida, é considerado um dos hotspots de biodiversidade do mundo (Myers *et al.* 2000; Klink & Machado 2005). Além da rápida e drástica redução de sua área, as perturbações recorrentes (naturais e/ou antrópicas) e cada vez mais intensas, causam significativos danos ambientais e ameaçam permanentemente as áreas remanescentes de cerrado (Klink & Machado 2005).

Tais perturbações diminuem a densidade da camada arbórea em favor das gramíneas e reduzem a manutenção e a renovação de árvores e arbustos, o que acaba causando uma simplificação da composição florística e da estrutura da comunidade das savanas ao longo do tempo (Hoffmann & Moreira 2002; Bond & Keeley 2005; Henriques 2005). Com isso todos os tipos fisionômicos sofrem um processo de regressão para uma fisionomia mais aberta, com desenvolvimento do estrato inferior dominado por gramíneas e uma diminuição do componente lenhoso arbustivo-arbóreo (Henriques 2005). No entanto, com a supressão das perturbações o cerrado começa a apresentar uma sucessão secundária, o que promove um aumento das populações de árvores e inicia-se uma mudança estrutural de fisionomias abertas para outras mais fechadas (Hoffmann 1999; Pinheiro & Durigan 2009). Esta alteração estrutural é manifestada pelo aumento da cobertura e densidade da vegetação local e um enriquecimento da composição florística, devido à imigração de espécies sensíveis, especialmente espécies florestais (Henriques & Hay 2002; Durigan & Ratter 2006).

Estas mudanças que ocorrem na comunidade em decorrência das perturbações, geram um dos grandes desafios para o entendimento do Cerrado, que é a determinação dos fatores responsáveis pela dinâmica e distribuição de suas fitofisionomias (Henriques 2005). Vários

fatores têm sido propostos como possíveis estruturadores do gradiente vegetacional no Cerrado incluindo fatores abióticos, como a limitação de nutrientes, baixa umidade do solo e do ar e os valores extremos de temperatura e fatores bióticos, como a limitação na dispersão, a predação de sementes, a herbivoria e a competição com gramíneas e perturbações antrópicas, tais como, o fogo, o pastoreio e o corte seletivo (Klink & Machado 2005; Manning, Fischer & Lindenmayer 2006; Chaneton, Mazía & Kitzberger 2010; Salazar *et al.* 2012a).

Embora o mecanismo de invasão das savanas mais abertas por espécies arbóreas ainda não seja muito conhecido, estudos realizados nas savanas tropicais mostram que a presença de árvores isoladas pode facilitar o estabelecimento e crescimento de espécies arbóreas ao seu redor, por melhorarem as condições microclimáticas (temperatura e umidade do ar), a umidade e as características nutricionais do solo. Além disso, também podem diminuir a competição entre gramíneas e plântulas (Hoffmann 1996; Davis *et al.* 1999; Gómez-Aparicio *et al.* 2005; Iponga, Milton & Richardson 2009). Além disso, estudos realizados no cerrado também mostram que a cobertura arbórea tem um efeito positivo sobre a germinação de sementes e a sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas, tanto de cerrado quanto de florestas (Hoffmann 1996; Hoffmann & Franco 2003; Salazar *et al.* 2012b). Assim, a proposta deste estudo foi avaliar a importância das manchas de vegetação lenhosa para o processo de sucessão e regeneração de áreas de cerrado perturbadas.

Referências bibliográficas

- Belsky, A. (1994) Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, **75**, 922–932.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 387–394.
- Chaneton, E.J., Mazía, C.N. & Kitzberger, T. (2010) Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology*, **98**, 488–497.
- Coutinho L. M. (1978) O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, **1**, 17–23.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T. & Muermann, C. (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, **145**, 341–350.
- Durigan, G. & Ratter, J.A. (2006) Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany* **63**:119-130.
- Eiten, (1979) Formas fisionômicas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, **2**, 139-148.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. & Boettinger, J.L. (2005) Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 191.
- Henriques, R.P.B. & Hay, J.D. (2002) Patterns and dynamics of plant populations. *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical savanna* (eds P.S Oliveira & R.S. Marquis), pp. 91-120. Columbia University Press, New York.
- Henriques, R.P.B. (2005) Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do Cerrado. *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação* (eds A. Scariot, J.C. Souza-Silva & J.M. Felfili), pp.73-92. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Hoffmann, W. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, **80**, 1354–1369.
- Hoffmann, W. a, Orthen, B. & Franco, A.C. (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia*, **140**, 252–60.
- Hoffmann, W. a. & Franco, A.C. (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, **91**, 475–484.
- Hoffmann, W.A. & Moreira, A.G. (2002) The role of fire in population dynamics of woody plants. *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical savanna* (eds P.S Oliveira & R.S. Marquis), pp. 159-177. Columbia University Press, New York.
- Hoffmann, W.A. (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, **84**, 383–393.
- Iponga, D.M., Milton, S.J. & Richardson, D.M. (2009) Soil type, microsite, and herbivory influence growth and survival of *Schinus molle* (Peruvian pepper tree) invading semi-arid African savanna. *Biological Invasions*, **11**, 159–169.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, **19**, 707–713.

- Manning, A.D., Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2006) Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation*, **132**, 311–321.
- Myers, N., Mittermeier, R. a, Mittermeier, C.G., da Fonseca, G. a & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–8.
- Pinheiro, E.D.S. & Durigan, G. (2009) Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **32**, 441–454.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B. M. T. (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: ambiente e flora* (eds S.M. Sano & S.P. Almeida), pp. 89-166. Embrapa Cerrados, Planaltina.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012a) Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology*, **213**, 273–287.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012b) Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. *Journal of Ecology*, **100**, 1411–1421.

CAPÍTULO 1

**Manchas de espécies arbóreas como potenciais facilitadoras do processo de
sucessão no cerrado sensu stricto**

Resumo

A presença de manchas de vegetação arbórea é potencialmente importante para o processo de regeneração de ecossistemas savânicos, pois por modificarem as condições abióticas e bióticas do local podem favorecer o estabelecimento de espécies arbóreas e acelerar o processo de sucessão. Apesar de existirem vários estudos que abordam a importância da cobertura arbórea no processo de sucessão, pouco se sabe sobre os fatores que aceleram ou retardam o processo de colonização nas savanas brasileiras depois de uma perturbação. Diante disto, o objetivo deste estudo foi avaliar o efeito de manchas de vegetação arbórea como facilitadoras do processo de sucessão e regeneração em uma área de cerrado com histórico recente de perturbação. Especificamente foi avaliado o efeito da posição em relação a mancha (interior, borda e longe) sobre a abundância, composição e a riqueza de plântulas e as variáveis abióticas (composição química e umidade do solo, temperatura e umidade do ar) e bióticas (cobertura de gramíneas e de serapilheira). Para a realização do estudo foram marcadas manchas de vegetação em áreas de cerrado ralo na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia/MG. No interior, na borda e distante destas manchas foi feito um levantamento de plantas jovens de espécies lenhosas e a medição das variáveis abióticas (umidade e composição química do solo e temperatura e umidade do ar) e bióticas (cobertura de gramíneas e serapilheira). Os resultados mostraram que as manchas tiveram um efeito positivo sobre as condições microclimáticas, a disponibilidade de nutrientes no solo e a cobertura de serapilheira, no entanto, afetaram negativamente a cobertura de gramíneas. Estes resultados sugerem que as manchas podem favorecer o estabelecimento de espécies arbóreas no cerrado, uma vez que tanto a abundância quanto a riqueza de plântulas foram maiores próximo do que distante das manchas. O efeito positivo das manchas sobre o estabelecimento parece estar associando à capacidade que estas estruturas têm de melhorar as condições abióticas e bióticas. Portanto, em ambientes onde o estresse constitui um fator limitante para a sucessão secundária, como áreas de cerrado perturbadas, a presença de manchas parece ser de fundamental importância para acelerar o processo de sucessão e regeneração natural, pois podem facilitar o recrutamento e o estabelecimento de espécies lenhosas, inclusive de espécies mais sensíveis, como espécies de mata.

Palavras-chave: facilitação, sucessão, microclima, cerrado, manchas, umidade do solo, nutrientes do solo, serapilheira.

Introdução

Perturbações naturais e/ou antrópicas são frequentes nos ecossistemas savânicos e o ritmo, a magnitude e o alcance destas alterações fazem do cerrado um dos ecossistemas mais ameaçados do mundo (Scholes & Archer 1997). Com supressão e/ou eliminação destas perturbações frequentemente ocorre um aumento no estabelecimento e crescimento de plântulas, o que promove a substituição de uma comunidade de plantas por outra ao longo do tempo geralmente implicando em mudanças no solo, na composição florística, na fisionomia e na estrutura ecológica da comunidade. As mudanças que ocorrem na vegetação depois que um ambiente é perturbado é conhecida como sucessão secundária (Horn 1974; Connell & Slatyer 1977; Pickett, Collins & Armesto 1987).

A sucessão tem sido uma questão chave em ecologia vegetal e sua importância está aumentando devido à intensa e crescente pressão antrópica sobre os ambientes naturais, rápida mudança no uso da terra e as mudanças globais das políticas e práticas agrícolas (Guariguata & Ostertag 2001; Baniya, Solhoy & Vetaas 2009). Diversos tipos de distúrbios como o fogo, o pastejo e o corte seletivo de árvores podem alterar a dinâmica da vegetação e desencadear o processo de sucessão secundária. Para entender como este processo ocorre é importante determinar os mecanismos que estão envolvidos na sucessão, como por exemplo, a competição e facilitação (Turner 1983; Callaway & Walker 1997; Turner *et al.* 1998).

A competição é o mecanismo pelo qual as plantas são suprimidas pelas vizinhas devido ao consumo ou controle de recursos com disponibilidade limitada. Já a facilitação é caracterizada pela ocupação dos espaços abertos por espécies aptas à colonização imediata, sendo que a sua substituição é facilitada pelas modificações causadas pelas próprias colonizadoras que condicionam o ambiente de forma favorável para o desenvolvimento de espécies subsequentes (Pickett *et al.* 1987). Tanto os mecanismos de competição quanto de facilitação são considerados

importantes para definir a estrutura e a dinâmica das comunidades de plantas, os quais, muitas vezes, podem alternar durante a sucessão em função de mudanças na disponibilidade de recursos, estágio de vida da planta e/ou estresse ambiental (Alados *et al.* 2006).

Estudos sobre os fatores que estruturam as comunidades de plantas têm focado principalmente em interações negativas, como por exemplo, a competição e têm deixado de lado as interações positivas, como a facilitação (Bertness & Callaway 1994; Callaway 1995). Somente nas últimas décadas é que os pesquisadores começaram a investigar o potencial papel da facilitação na estrutura das comunidades vegetais (Brooker *et al.* 2008).

Em ambientes florestais, principalmente em ambientes perturbados, estudos mostram que a facilitação desempenha um papel importante nos estágios iniciais de sucessão (Ganade & Brown 2002; Zanini *et al.* 2006). Já para as savanas neotropicais este mecanismo tende a ter uma importância ainda maior, devido às condições ambientais estressantes tanto para a sobrevivência quanto para o crescimento de plântulas (Hoffmann 1996; Haridasan 2005; Iponga *et al.* 2009). Apesar dos estudos feitos em outras savanas tropicais mostrarem o efeito positivo da cobertura da copa sobre o estabelecimento de novos indivíduos, para a savana brasileira, o Cerrado, ainda existem poucos estudos que mostram a importância do processo de facilitação sobre o estabelecimento de plântulas (Hoffmann 1996, 2000; Hoffmann *et al.* 2004; Salazar *et al.* 2012b).

O Cerrado consiste de um mosaico de fisionomias vegetais que incluem formações campestres (campos limpo, sujo e rupestre), formações savânicas (cerrado *sensu stricto*, cerrado denso, ralo e rupestre) e florestais (cerradão, matas de galeria, ciliares e secas) (Oliveira-Filho & Ratter 2002). A estrutura da vegetação Cerradoapresenta dois extremos, o cerradão, fisionomia na qual predomina o componente arbóreo, com muitas árvores altas, e o campo limpo onde há predomínio do componente herbáceo sub-arbustivo, com poucas árvores e estas de pequeno porte. É um ambiente caracterizado por uma forte sazonalidade na precipitação e por solos profundos, bem drenados e pobres em nutrientes (Furley 1999).

Uma das principais questões sobre Cerrado é a determinação dos fatores responsáveis pela sua distribuição e dinâmica das suas fitofisionomias (Henriques 2005). Fatores como, nutrientes e disponibilidade de água no solo, assim como perturbações humanas, tais como, o fogo, o pastoreio e o corte seletivo têm sido relatados como possíveis estruturadores do gradiente vegetacional do Cerrado (Oliveira Filho & Ratter 2002; Ribeiro & Walter 2008). Além disso, a competição com gramíneas também é considerada um fator importante nestes ecossistemas savânicos (Davis *et al.* 1999; Sharam *et al.* 2009).

De todos os fatores citados acima, o fogo é considerado a principal fonte de perturbação e um dos mais importantes agentes de estruturação das formações savânicas mais abertas, pois afeta a densidade do estrato arbóreo, ocasionando grande impacto na dinâmica das populações de plantas. Os efeitos do fogo podem reduzir a manutenção e a renovação das árvores e arbustos, de forma a diminuir progressivamente a sua densidade, levando a uma simplificação da composição florística e da estrutura da comunidade ao longo do tempo (Bond & Keeley 2005). Queimadas frequentes causam aumento na mortalidade de espécies arbóreas principalmente florestais e alteram a composição da comunidade pela exclusão de espécies sensíveis (Sato & Miranda 1996, Hoffmann & Moreira 2002). Além disso, as queimadas também acabam promovendo aumento na abundância das gramíneas (Vilà *et al.* 2001) que, muitas vezes, podem diminuir drasticamente a sobrevivência de plântulas de espécies lenhosas (Hoffmann 1996). Na ocorrência do fogo, todos os tipos fisionômicos sofrem um processo de regressão para uma fisionomia mais aberta, com desenvolvimento do estrato inferior dominado por gramíneas e diminuição do componente lenhoso arbustivo-arbóreo (Henriques 2005).

Já em áreas protegidas das atividades antrópicas, principalmente pela supressão ou diminuição do fogo e pastejo, a formação savânica mais aberta começa a apresentar uma sucessão secundária e inicia-se uma alteração estrutural de fisionomias abertas para outras mais fechadas (Pinheiro & Durigan 2009). Esta mudança estrutural é manifestada pelo aumento da cobertura e densidade da vegetação local e enriquecimento da composição florística, devido à imigração de

espécies sensíveis ao fogo, especialmente espécies florestais (Henriques & Hay 2002). Portanto, a eliminação de perturbações, principalmente antrópicas, pode promover um aumento das populações de espécies arbóreas e assim desencadear uma mudança na estrutura e composição da vegetação em direção à fisionomias florestais (Hoffmann 1999).

Outro fator que poderia também facilitar e acelerar o processo de sucessão e, conseqüentemente, acelerar a regeneração em áreas de cerrado perturbadas, é a presença de árvores isoladas e/ou manchas de vegetação. Estudos realizados nas savanas tropicais mostram que a presença de árvores isoladas e/ou manchas pode facilitar o estabelecimento e crescimento de espécies arbóreas ao seu redor, pois melhoram as condições microclimáticas (temperatura e umidade do ar), a umidade e as características nutricionais do solo e a competição entre gramíneas e plântulas (Kellman 1979; Kellman 1985; Ludwig *et al.* 2004). Hoffmann (1996) avaliou o papel da cobertura arbórea de diferentes fitofisionomias sobre o estabelecimento de plântulas no cerrado e observou que estas tem um efeito positivo sobre a germinação das sementes tanto para espécies típicas de cerrado quanto para espécies de cerradão. Salazar et al. (2012) também avaliaram o efeito da cobertura arbórea sobre o estabelecimento de plântulas e observaram que a cobertura da copa tem um efeito positivo sobre o estabelecimento e sobrevivência de plântulas. Estes resultados sugerem que em áreas perturbadas de cerrado, a presença de manchas de vegetação arbórea pode, de maneira similar, ter um papel positivo sobre a regeneração vegetal.

Diante disto, o objetivo deste estudo foi avaliar o efeito de manchas de vegetação arbórea como facilitadoras do processo de regeneração e sucessão em uma área de cerrado ralo com histórico recente de perturbação. Mais especificamente foi avaliado: (i) se a abundância, composição e a riqueza de plântulas diferem entre o interior, a borda e distante da mancha; (ii) se as variáveis abióticas (composição química e umidade do solo, temperatura e umidade do ar) são diferentes fora da mancha; (iii) se a cobertura de gramíneas e de serapilheira diferem entre os

tratamentos e (iv) se a abundância de plântulas está correlacionada com variáveis bióticas e abióticas.

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica do Panga (EEP) (19°10'S, 48°24'O), uma reserva de Cerrado de aproximadamente 409 há, localizada 30 km ao sul da cidade de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (figura 1A). O clima da região, segundo a classificação de Köppen é do tipo Aw megatérmico, com verões chuvosos (outubro a março) e inverno seco (abril a setembro), com temperatura média anual de 22 °C e pluviosidade anual de aproximadamente 1500 mm (Rosa *et al.* 1991). Os solos da região são predominantemente Latossolos Vermelho-Amarelo Distróficos, textura arenosa e média, variando de moderados a fortemente ácidos (Lima & Bernardino 1992).

Apesar do seu tamanho reduzido, a EEP tem sido descrita como uma das áreas de Cerrado mais bem preservadas do sudeste do Brasil, pois inclui a maioria das fitofisionomias típicas do Cerrado, desde campos com predominância de gramíneas até formações florestais (Costa & Araújo 2001). O estudo foi realizado na área de cerrado ralo da reserva (Figura 1 A), que ocupa 34,2% da EEP (Cardoso *et al.* 2009), sendo que o último evento de fogo registrado nesta área foi em 1994. De acordo com Ribeiro & Walter (1998), o cerrado ralo é uma vegetação caracterizada por árvores e arbustos espaçados (cobertura arbórea variando de 5% a 20% e altura média de dois a três metros), podendo apresentar também manchas de vegetação mais fechadas, as quais formam verdadeiras ilhas de vegetação arbórea em um ambiente formado basicamente por herbáceas e gramíneas.

Até 1984 a área ocupada pela EEP era uma fazenda em que a agricultura e a pecuária de uso extensivo eram as principais atividades de produção (Ranal 2003). Este sistema de produção é caracterizado pela aplicação de técnicas rudimentares, com uso reduzido de tecnologias, em que o manejo adotado é o de derrubar e queimar a vegetação arbórea para limpeza parcial ou

total da área. Esta prática expõe o solo fértil por um curto período de tempo, o qual é abandonado para explorar uma nova área depois que se torna improdutivo. Nas áreas da EEP diversos tipos de formação savânica foram utilizadas como pastagem para a criação de gado e, de acordo com alguns dos antigos proprietários e dos atuais vizinhos, sabe-se que o fogo era usado com frequência para a manutenção destas pastagens. Para a formação e ampliação das pastagens é comum derrubar a vegetação arbustiva-arbórea para abrir espaço para o capim e durante esse processo são mantidas algumas árvores seja para o sombreamento e proteção do gado, por interesses econômicos ou porque são protegidas por lei. De qualquer forma essa prática acaba gerando uma paisagem com árvores e/ou manchas isoladas em uma matriz dominada por gramíneas. É provável também que tenha havido o corte seletivo de madeira nas áreas de pasto, como foi também o caso em algumas áreas florestais da reserva (Schiavini & Araújo 1989). No entanto, no ano de 1985 esta área foi adquirida pela Universidade Federal de Uberlândia (UFU) tornando-se uma área de preservação ambiental sendo atualmente uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN). Com maior controle dos agentes de perturbação, principalmente o fogo, houve uma mudança na estrutura da vegetação, caracterizada por uma sucessão das fitofisionomias mais abertas em direção a fitofisionomias mais fechadas (Ranal 2003; Cardoso *et al.* 2009).

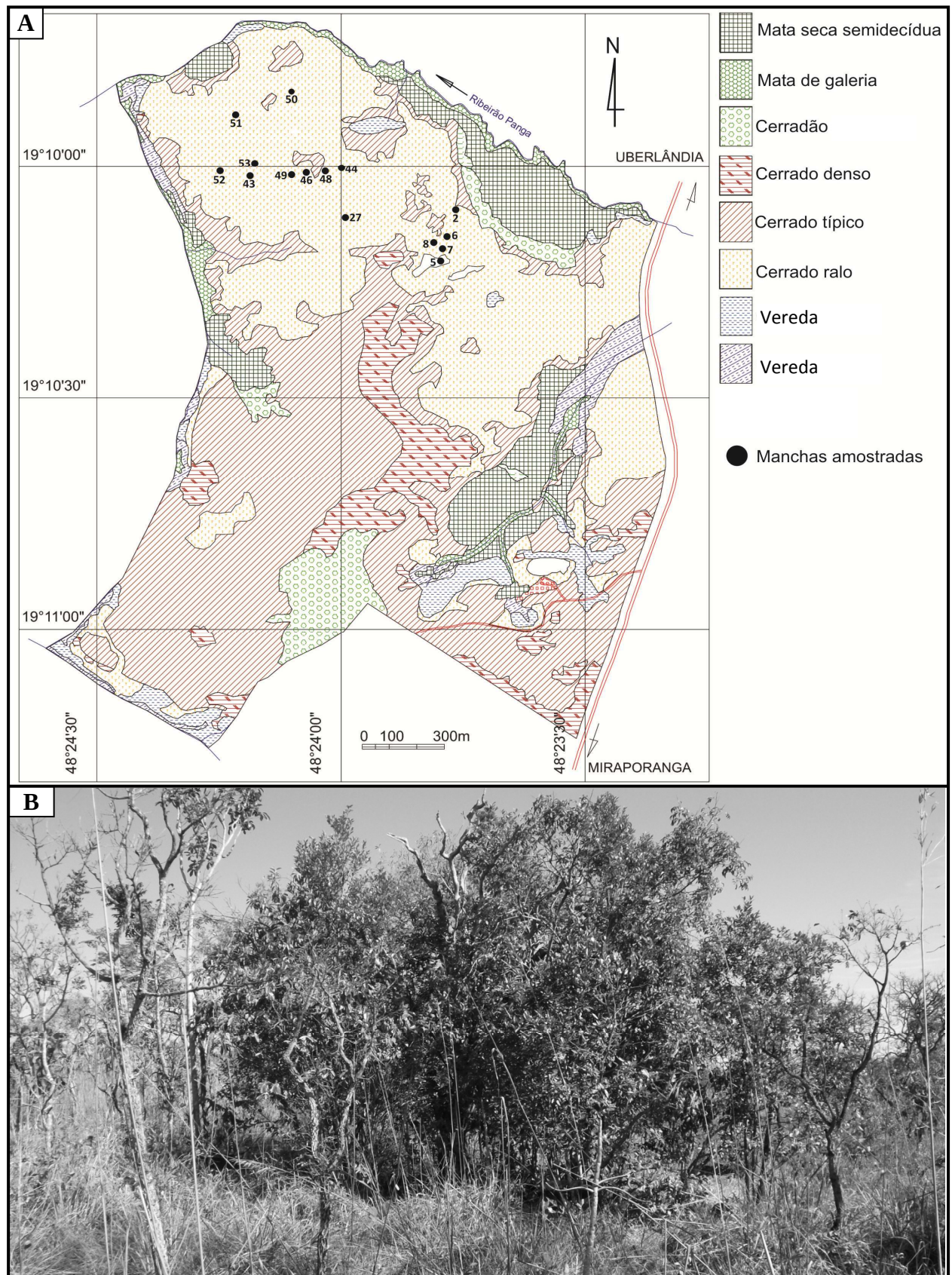


Figura 1. (A) Mapa da cobertura vegetal da Estação Ecológica do Panga segundo a classificação de Ribeiro & Walter (1998) (Adaptado de Cardoso *et al.* 2009) com indicação das manchas usadas no estudo e (B) figura mostrando a estrutura de uma das manchas utilizada no estudo (B).

Desenho amostral

Para a realização deste estudo foram marcadas 15 manchas de vegetação arbóreas dispersas por toda a área de cerrado ralo da EEP. Foi considerado como mancha um grupo de indivíduos de espécies arbóreas ou um indivíduo arbóreo com algumas espécies arbustivas sob sua copa que estivesse a pelo menos 20 m de outras manchas (Figura 1). Em todas as manchas selecionadas foram estabelecidas nove parcelas de 1 m² cada: três sob a copa das árvores (interior), três no limite da copa (borda) e três afastadas da copa (a céu aberta), totalizando 135 parcelas, 45 por tratamento. As três parcelas dentro de cada tratamento foram colocadas a pelo menos um metro de distância uma da outra (Figura 2). Borda da mancha é definida aqui como a linha correspondente à posição vertical do limite de copa das árvores (Figura 2). As parcelas afastadas das manchas foram colocadas a uma distância de no mínimo 10 m do limite da copa das árvores da mancha selecionada e da mancha vizinha mais próxima, com objetivo de evitar uma possível influência das manchas sobre as parcelas a céu aberto (Figura 2). A área das manchas usadas neste estudo variou de 35,8 a 166,9 m², com uma densidade de 10 a 47 indivíduos arbustivos-arbóreo e riqueza de 8 a 27 espécies (Tabela 1).

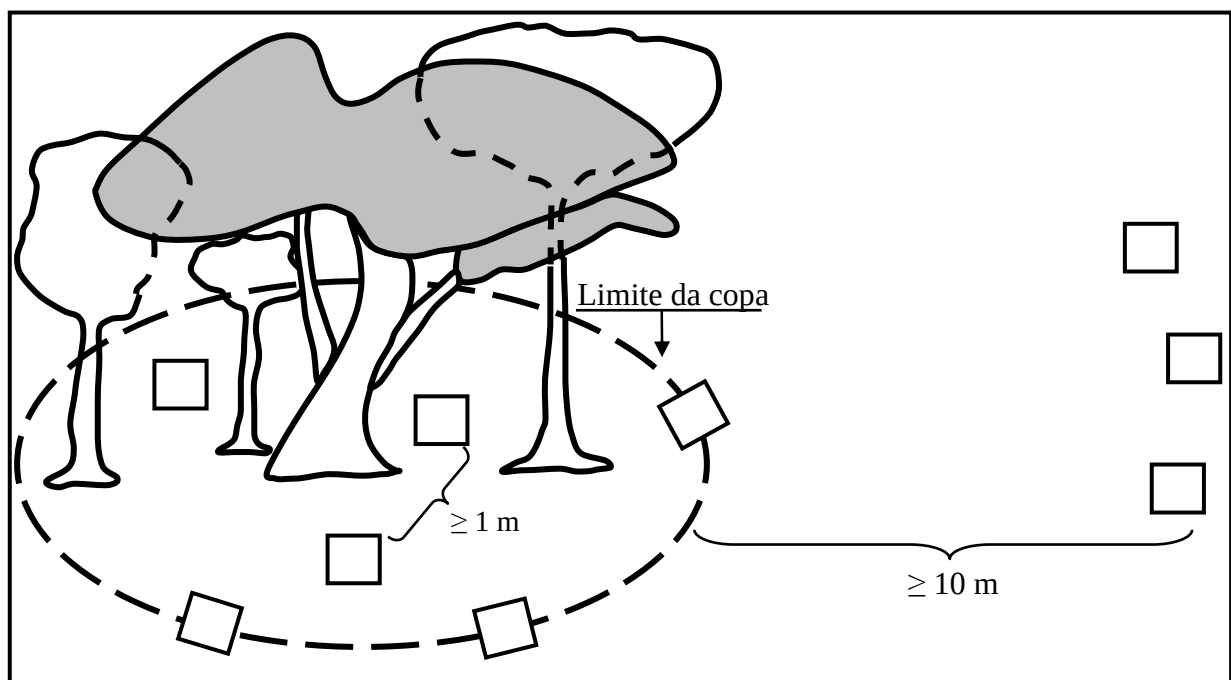


Figura 2. Esquema indicando o posicionamento das parcelas em diferentes posições em relação à mancha (interior borda e distante).

Tabela 1. Localização e caracterização das 15 manchas usadas neste estudo quanto ao tamanho, nº de indivíduos, de espécies e cobertura arbórea.

Mancha	Coordenadas	Área da mancha (m ²)	Nº de indivíduos	Nº de espécies	Cobertura arbórea (%)
2	19° 10' 10,1" S – 48° 23' 48,2" W	166,897	74	27	79,416
5	19° 10' 16,6" S – 48° 23' 49,9" W	78,540	34	19	76,884
6	19° 10' 13,9" S – 48° 23' 49,2" W	99,353	46	23	77,595
7	19° 10' 15,2" S – 48° 23' 50,1" W	132,536	34	20	75,896
8	19° 10' 14,6" S – 48° 23' 50,9" W	51,035	19	12	78,648
27	19° 10' 11,5" S – 48° 24' 01,9" W	132,732	25	13	77,378
43	19° 10' 06,4" S – 48° 24' 13,5" W	45,867	18	12	49,562
44	19° 10' 05,5" S – 48° 24' 03,2" W	114,794	24	21	54,570
46	19° 10' 05,7" S – 48° 24' 06,6" W	57,138	20	11	41,007
48	19° 10' 05,7" S – 48° 24' 04,9" W	35,814	10	8	53,881
49	19° 10' 05,9" S – 48° 24' 08,7" W	62,832	16	11	37,487
50	19° 09' 56,1" S – 48° 24' 09,6" W	54,035	26	15	66,327
51	19° 09' 59,3" S – 48° 24' 16,0" W	65,973	19	13	39,964
52	19° 10' 05,9" S – 48° 24' 18,1" W	91,892	30	19	65,628
53	19° 10' 05,0" S – 48° 24' 13,4" W	43,982	17	14	50,582

Recrutamento natural

Em todas as manchas, primeiramente foi feito um levantamento nas três parcelas em todos os tratamentos de distância (interior, borda e céu aberto) de indivíduos de espécies lenhosas $\leq 0,5$ m de altura. De agora em diante estes indivíduos serão chamados apenas de plântulas. Todos os indivíduos encontrados foram registrados, marcados com placas de metal numeradas e identificados. Os indivíduos não identificados foram coletados, comparados e agrupados em nível de morfoespécies. No censo dos indivíduos não foram incluídas espécies herbáceas e o levantamento foi feito no período de junho a setembro de 2010 (estação seca).

Também foram feitas medidas de três componentes bióticos nos três tratamentos de distância que potencialmente podem explicar o efeito da mancha sobre recrutamento e estabelecimento de plântulas de espécies lenhosas nesse ambiente: (i) cobertura de gramíneas nativas, (ii) cobertura de serapilheira, (iii) cobertura de copa das manchas. A cobertura de gramíneas, serapilheira e do solo exposto (solo sem nenhum tipo de cobertura) foram obtidos usando o método de interseção na linha (Canfield 1941). Este método consiste em traçar linhas

sobre a vegetação e anotar o comprimento da linha que é interceptada por uma determinada espécie. Para estimar a cobertura de gramíneas, serapilheira e solo exposto, uma linha de 2 m foi colocada a 0,5 m de altura do solo em três posições diferentes nos três tratamentos de distância em relação a mancha (interior, borda e distante da mancha), totalizando 6 m de amostragem em cada tratamento. A estimativa da cobertura de cada variável analisada foi dada pela razão entre o comprimento da linha que é interceptada pela variável (gramíneas, serapilheira e solo exposto) e o comprimento total da linha. A cobertura arbórea foi obtida por meio de duas fotos digitais tiradas no início da manhã ou final da tarde com uma câmera digital (Fujifilm AX200: lente 25 mm) posicionada ao nível do solo. As fotos foram analisadas no programa Adobe Photoshop 7.0 de acordo com a metodologia descrita por Engelbrecht & Herz (2001).

Caracterização abiótica

Para avaliar o efeito das manchas sobre a composição química do solo, 30 amostras compostas de solo foram coletadas em 10 das 15 manchas selecionadas, uma para cada tratamento de distância. Cada amostra foi composta de três sub-amostras coletadas a uma profundidade de 0 a 10 cm no centro das parcelas. As amostras foram secas em temperatura ambiente e passadas em peneira com malha de 2mm. Para todas as amostras foram quantificadas: P, K, C^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+} , pH e MO (matéria orgânica). O conteúdo de P foi determinado por espectrofotometria com comprimento de onda de 420 nm (Embrapa 1997). Todas as análises foram feitas no Laboratório de Análise de Solos do Departamento de Agronomia da Universidade Federal de Uberlândia, de acordo com os procedimentos descritos pela Embrapa (1997).

Também foi medida a umidade a base de massa do solo nos três tratamentos nas 15 manchas selecionadas. As amostras foram coletadas de 0 a 20 cm de profundidade em plena estação seca entre 11:00 e 16:00 horas. A umidade foi obtida através da diferença entre o peso

úmido e o peso seco do solo, dividido pelo peso seco. Para obter o peso seco as amostras foram secas em estufa a 50 °C até obter o peso constante.

A temperatura e umidade do ar nos três tratamentos de distância foram medidas usando datalogger Extech modelo RHT10, posicionados a 0,2 m de altura do solo em três manchas de cada vez. As medidas foram feitas ininterruptamente por 72 horas, mas a cada 24 horas o sensor era mudado de parcela. Todas as amostras de solo e os dados de temperatura e umidade do ar foram coletados no final da estação seca (meses de agosto e setembro de 2011).

Análise estatística

Para avaliar o efeito das manchas sobre a abundância e a riqueza de plântulas lenhosas, umidade do solo e temperatura e umidade do ar entre os tratamentos foram usadas análise de variância (ANOVA) em bloco. Para comparações múltiplas das médias foi usado o teste *a posteriori* de Tukey. Para cada uma das variáveis medidas foi feita uma análise separada, considerando a mancha como um bloco. O bloco foi considerado com o objetivo de reduzir a variância não explicada, uma vez que assumimos previamente uma variação entre manchas. Para temperatura e umidade do ar foi considerada como variável dependente a média do intervalo mais quente (12 às 15 horas) dos três dias registrados nas três parcelas de cada tratamento, enquanto para os dados de umidade do solo foi considerada a média dos valores registrados nos três pontos por tratamento. Para obter uma melhor distribuição e homogeneidade de variância os dados de abundância e riqueza de plântulas de cada uma das parcelas foram transformados em logarítimo ($\log_{10}$).

Diferenças na porcentagem de cobertura de gramíneas, serapilheira e solo exposto entre os diferentes tratamentos de distância também foram avaliados usando ANOVA em bloco, com o teste *a posteriori* de Tukey. Para obter normalidade e homogeneidade de variância, os dados de cobertura de solo exposto foram transformados em arcoseno da raiz quadrada da proporção, para

os diferentes tratamentos. Análises de correlação simples foram usadas para avaliar a relação entre as variáveis bióticas e abióticas e a abundância de plântulas.

Para testar se existia diferença na composição química do solo entre os três tratamentos foi realizada análise de variância em bloco (ANOVA). Quando existia diferença foi usado o teste *a posteriori* de Tukey para comparações múltiplas. Para avaliar o efeito da mancha sobre todos os parâmetros do solo simultaneamente foi usada Análise de Componentes Principais (PCA). Antes da análise todas as variáveis foram previamente autoescalonadas com intuito de corrigir as diferenças de ordem de grandeza e atribuir um mesmo peso para todas as variáveis. Também foi usada análise de variância não paramétrica multivariada (MANOVA) para testar se existia diferença na composição química do solo entre os tratamentos (interior, borda e distante da mancha) e para avaliar o efeito da fertilidade do solo sobre a abundância de plântulas foi usada análise de regressão.

Resultados

Recrutamento natural

Foi registrado um total de 809 plantas lenhosas com altura $\leq 0,5$ m pertencentes a 86 espécies ou morfoespécies e 31 famílias. Styracaceae foi a família que apresentou maior abundância, com 106 indivíduos amostrados, seguida de Myrtaceae com 86, Lauraceae com 80 e Melastomataceae com 58 indivíduos. A espécie mais abundante foi *Styrax camporum*, com 99 indivíduos ($6 \pm 5,6$ indivíduos por mancha). A segunda espécie mais abundante foi *Miconia albicans* com 58 indivíduos ($3 \pm 4,1$ indivíduos por mancha) e a terceira foi *Myrcia splendens* com 57 indivíduos (média de $3 \pm 7,7$ indivíduos por mancha). De todas as espécies identificadas em nível de família, gênero, espécie e morfoespécie, 44 ocorrem em ambientes de cerrado, 9 em ambientes de matas e 3 ocorrem nos dois ambientes. As espécies que são consideradas de ambientes abertos ocorreram nos três ambientes amostrados, já as espécies que ocorrem em

ambiente florestal só ocorreram na borda e no interior da mancha e as espécies que ocorrem nos dois ambientes só foram encontradas no interior e na borda (Anexo 1).

As manchas exerceram forte influência sobre a abundância ($F_{2,28} = 20,296$, $p < 0,0001$) e a riqueza ($F_{2,28} = 25,364$, $p < 0,0001$) de plântulas. O interior da mancha apresentou duas vezes mais plântulas do que a borda e seis vezes mais que a área aberta, enquanto que a borda apresentou o dobro de plantas em relação à área aberta (Figura 3A) indicando um efeito negativo das condições ambientais da área aberta sobre o estrato regenerativo. A riqueza (número de espécies por tratamento) também seguiu o mesmo padrão dos dados de abundância e diminuiu com a distância das manchas (Figura 3B).

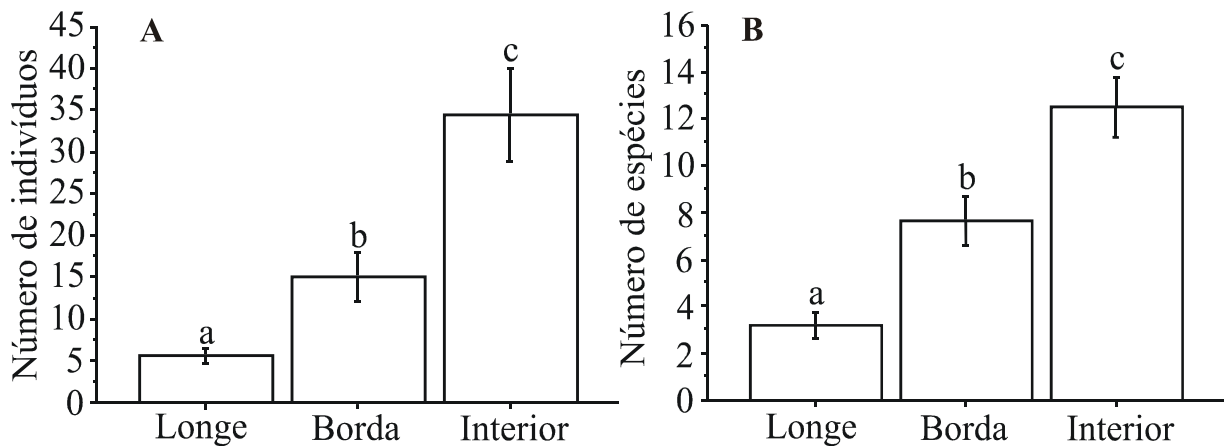


Figura 3. Número médio de indivíduos (A) e de espécies (B) encontrados em cada posição em relação às manchas no cerrado. Letras minúsculas indicam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) e as linhas verticais indicam o erro padrão.

Influência das manchas nas variáveis microclimáticas

A temperatura e a umidade do ar foram significativamente influenciadas pelas manchas ($F_{2,118} = 50,472$, $p < 0,0001$) e ($F_{2,118} = 16,409$, $p < 0,0001$), respectivamente. A temperatura na área aberta foi significativamente maior que o interior e a borda (Figura 4A), enquanto que para os dados de umidade o interior diferiu da área aberta, mas a borda não diferiu dos outros dois tratamentos (Figura 4B). A temperatura média a céu aberto (fora da mancha) foi 6,4 °C maior

que no interior e atingiu uma média de $42,5 \pm 4,8$ °C, ao passo que, no interior a temperatura não passou de $36,2 \pm 4,1$ °C.

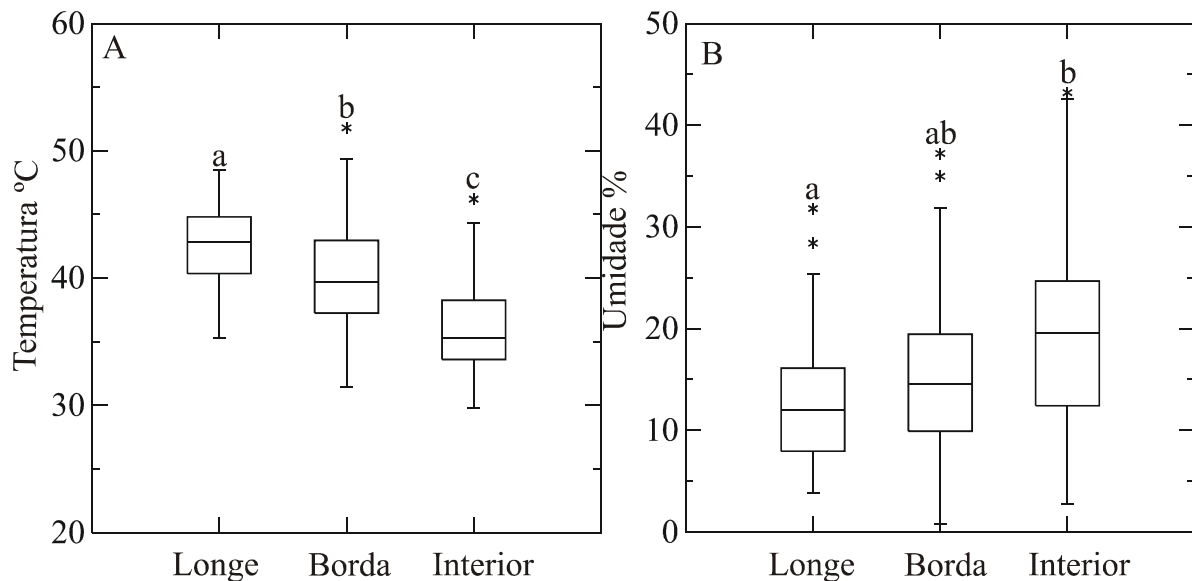


Figura 4. Temperatura (A) e umidade (B) média do ar no intervalo de 12 – 15hs na estação seca em três tratamentos de distância em relação às manchas no cerrado ralo. Letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa ($p < 0,05$) e linhas verticais o desvio padrão.

As manchas também tiveram forte influência sobre a cobertura de gramíneas ($F_{2,41} = 70,823$, $p < 0,0001$) e de serapilheira ($F_{2,41} = 82,218$, $p < 0,0001$), enquanto que para o solo exposto não houve diferença significativa entre os tratamentos ($F_{2,41} = 0,528$, $p = 0,59$). Em média a porcentagem de cobertura de gramíneas diminuiu com a proximidade da mancha e passou de $84,2 \pm 9,3$ % longe da mancha para $59,5 \pm 17,6$ na borda e $18,2 \pm 17,4$ no interior. Para a cobertura de serapilheira ocorreu o inverso (área aberta $12,3 \pm 6,6$ %, borda $35,0 \pm 11,9$ % e interior $75,7 \pm 20,7$ %) (Figura 5).

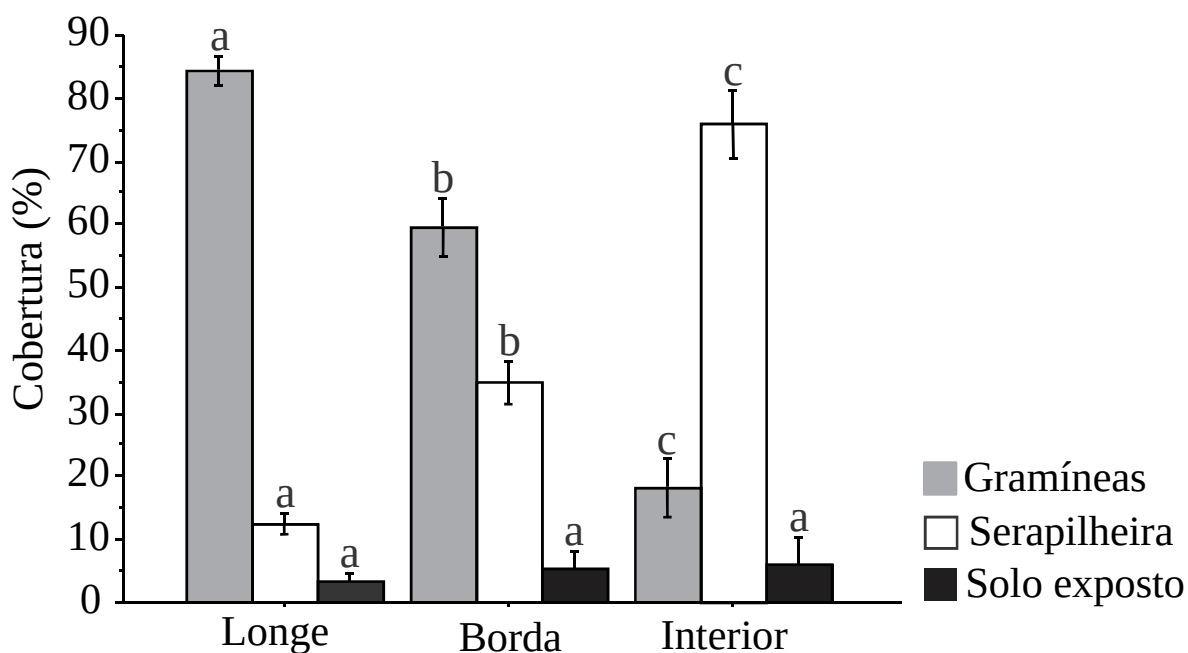


Figura 5. Cobertura de gramíneas, serapilheira e solo exposto distante, na borda e no interior de 15 manchas no cerrado. Letras minúsculas indicam diferença estatisticamente significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos e linhas verticais o erro padrão.

Influência das manchas sobre as variáveis edáficas

A composição química do solo diferiu significativamente entre os três tratamentos de distância em relação à mancha (interior, borda e a céu aberto). O interior da mancha apresentou maior disponibilidade de P, K, Ca, Mg, e percentual de MO, seguido da borda e longe (Tabela 2). Já o pH apresentou maiores valores longe, enquanto que para o Al não foram encontradas diferenças significativas entre os três tratamentos (Tabela 2). A análise de ordenação (PCA) mostrou dois gradientes principais de solo na área de estudo. O primeiro eixo, que explicou quase a metade da variação total dos dados (47,67%), representa a fertilidade do solo e está fortemente e positivamente correlacionado com os maiores valores de K, Mg, Ca e MO. O segundo eixo que explicou 29,17% da variação dos dados está correlacionado positivamente com os maiores valores de pH e negativamente correlacionado com o Al e MO (Tabela 3). A análise multivariada MANOVA mostrou uma diferença significativa na disponibilidade de nutrientes no solo entre os tratamentos (Pillai Trace $F_{4,36} = 6,025$, $p = 0,001$). O interior da mancha formou um

grupo completamente separado da área aberta, enquanto a borda ficou principalmente na zona de transição entre o interior e longe da mancha (Figura 6).

Tabela 2. Resultados da ANOVA comparando a composição química e a umidade de amostras de solo coletadas nos três tratamentos de distância em relação a mancha. Valores entre parênteses representam a média $\pm$ DP e letras minúsculas indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos.

Componentes do solo	Tratamentos			F	p
	Área aberta	Borda	Interior		
pH	(5,05 $\pm$ 0,08)a	(4,98 $\pm$ 0,10) ab	(4,93 $\pm$ 0,17)b	4,247	0,031
P (mg/dm ³)	(0,93 $\pm$ 0,24)a	(1,17 $\pm$ 0,29) b	(1,28 $\pm$ 0,17)b	18,843	< 0,0001
K (mg/dm ³)	(25,90 $\pm$ 5,72)a	(35,70 $\pm$ 9,14) b	(43,70 $\pm$ 13,28)c	25,259	< 0,0001
Ca (cmol./dm ³)	(0,16 $\pm$ 0,05)a	(0,24 $\pm$ 0,07) b	(0,26 $\pm$ 0,10)b	8,791	0,002
Mg (cmol./dm ³)	(0,14 $\pm$ 0,05)a	(0,16 $\pm$ 0,07) a	(0,20 $\pm$ 0,06)b	7,875	0,003
Al (cmol./dm ³)	(0,82 $\pm$ 0,10)a	(0,84 $\pm$ 0,09) a	(0,91 $\pm$ 0,16)a	3,082	0,071
Matéria orgânica(dag/Kg)	(1,39 $\pm$ 0,12)a	(1,51 $\pm$ 0,08) b	(1,69 $\pm$ 0,15)c	20,797	< 0,0001
Umidade do solo %	(4,49 $\pm$ 0,28)a	(5,19 $\pm$ 0,38)b	(5,60 $\pm$ 0,80)bc	20,73	<0,0001

Tabela 3. Correlação de Pearson entre sete variáveis e dois eixos de ordenação produzidos pela Análise de Componentes Principais (PCA).

Variáveis	Eixo 1	Eixo 2
pH em água	0,203	0,895a
Matéria orgânica (MO)	0,554a	-0,646a
P total	0,723a	-0,005
K	0,900a	0,172
Ca	0,891a	-0,006
Mg	0,835a	0,106
Al	0,066	-0,885a
Variação explicada (%)	47,677	25,705

A análise de regressão mostrou que o primeiro eixo da PCA foi um preditor significativo da abundância de plântulas ($F_{1,28} = 9,487$, $p = 0,005$) e explicou 25,3% da variação na abundância de plântulas, sugerindo que abundância de plântulas é maior em solos mais férteis (Figura 7A). Como a concentração de P, K, Ca, Mg e MO aumenta com a proximidade da mancha, avaliamos a influência destes cinco fatores sobre a abundância de plântulas. Usando análise de regressão múltipla a MO foi selecionada como um preditor significativo ($F_{2,27} = 11,265$, $p < 0,0001$), explicando 45,5% da variação na abundância de plântulas (Figura 7B). Além disso, a mancha também teve um efeito significativo sobre a umidade do solo. Amostras de solo coletadas na área aberta tiveram significativamente menor umidade que as amostras da borda e interior (Tabela 2). Em média, as amostras da área aberta apresentaram menor umidade ($4,49 \pm 0,28$ %), seguidas pela borda ($5,19 \pm 0,38$ %) e interior ($5,60 \pm 0,80$ %).

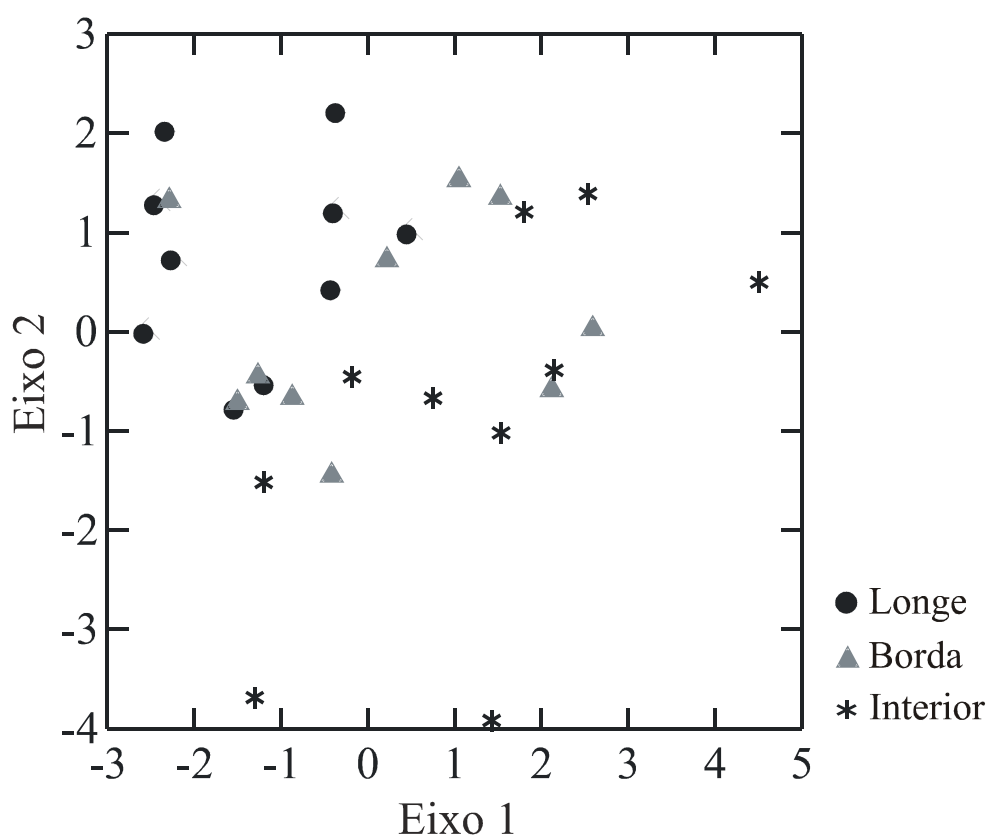


Figura 6. Análise de Componentes principais (PCA) da composição química do solo para os três tratamentos de distância em relação à mancha.

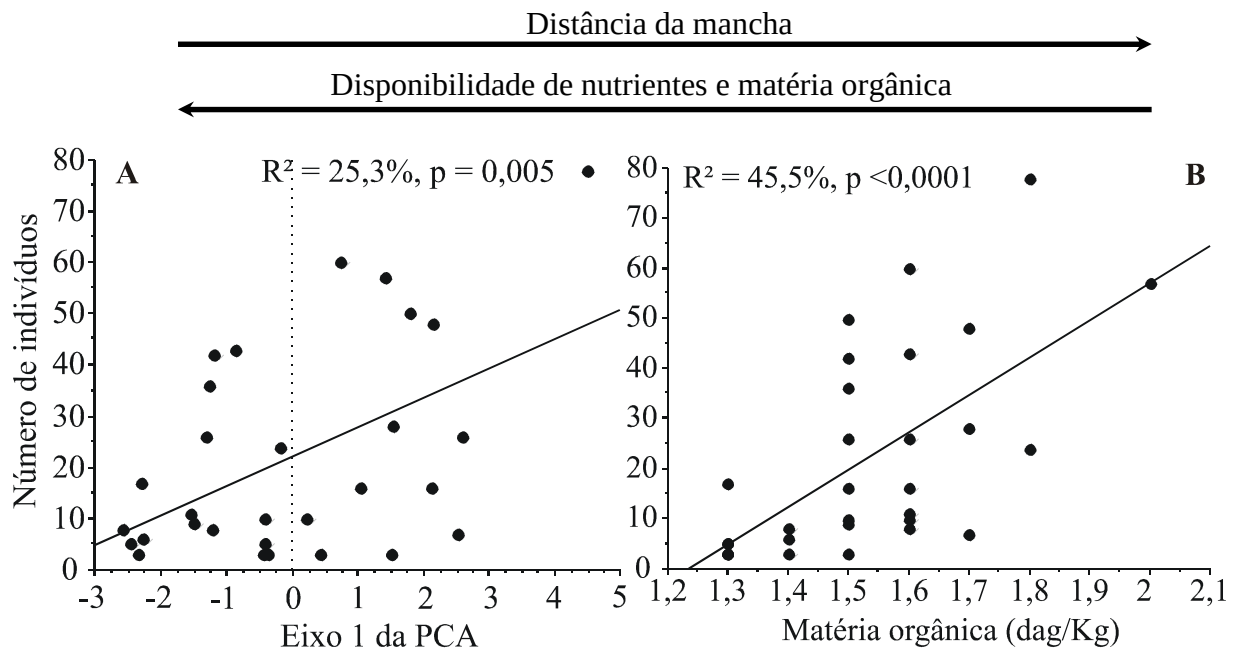


Figura 7. Relação entre a abundância de plântulas, o eixo 1 da PCA (A) e a disponibilidade de MO (B) em uma área de cerrado aberto na Estação Ecológica do Panga.

A abundância de plantas $\leq 0,5$ m de altura no interior das manchas foi correlacionada positivamente com a umidade do solo ($R^2 = 0,693$, $p < 0,0001$), cobertura de serapilheira ($R^2 = 0,563$, $p = 0,02$) e cobertura arbórea ($R^2 = 0,596$, $p = 0,019$) e negativamente correlacionada com a cobertura de gramíneas ($R^2 = -0,562$, $p = 0,02$) (Figura 8A, B, C e D, respectivamente). Estes resultados indicam que a abundância de plântulas pode ser explicada principalmente pela cobertura arbórea, uma vez que todas as outras variáveis são influenciadas pela cobertura da copa.

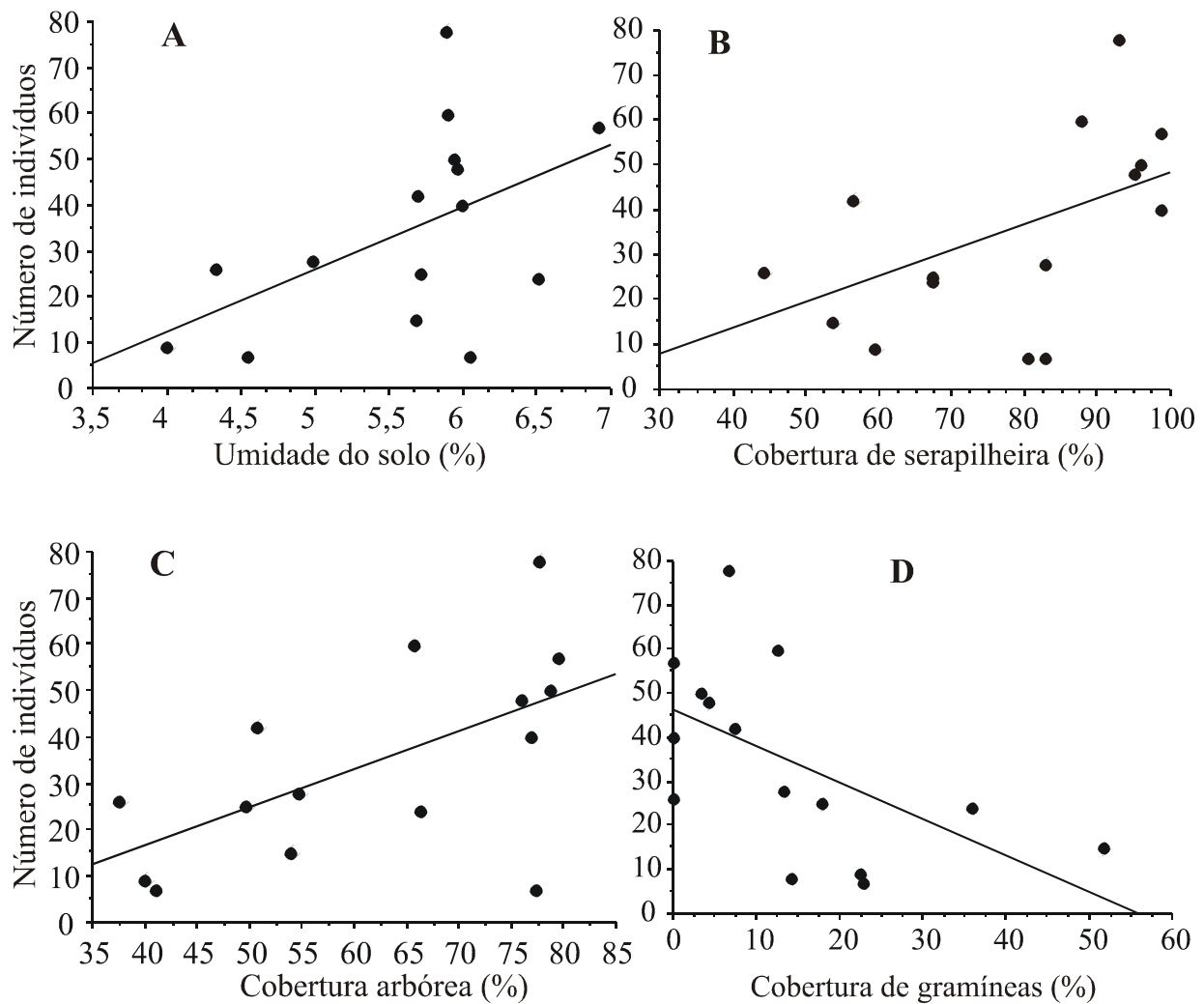


Figura 8. Correlação entre a abundância de plântulas e a umidade do solo (A), cobertura de serapilheira (B), cobertura arbórea (C) e cobertura de gramíneas(D) para o interior das manchas no cerrado ralo da Estação Ecológica do Panga.

Discussão

A abundância, a composição e a riqueza de plântulas foram maiores no interior do que na borda e área aberta, o que demonstra um efeito positivo da mancha sobre o estabelecimento de plântulas de espécies lenhosas. As manchas também exerceram forte influência sobre as variáveis abióticas (umidade, pH, MO e disponibilidade de nutrientes no solo, temperatura e umidade do ar) e bióticas (cobertura de gramíneas e serapilheira), sugerindo que a presença de manchas no cerrado pode facilitar o processo de sucessão.

As condições favoráveis tanto de umidade e disponibilidade de nutrientes no solo quanto de temperatura e umidade do ar observadas no interior e na borda das manchas resultam em uma maior abundância e riqueza de plântulas nestes locais, sugerindo que a facilitação promovida pelas manchas pode estar sendo influenciada pela cobertura arbórea. Estes resultados corroboram outros estudos que também encontraram maior estabelecimento de árvores de savanas tropicais em ambientes com maior cobertura da copa do que em savanas abertas (Hoffmann 1996; Sasaki & Felipe 1999; Salazar *et al.* 2012b).

Em ambientes savânicos, microssítios próximos à copa de árvores podem ser mais favoráveis para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas, pois nestes locais as condições microclimáticas e edáficas são mais favoráveis para as plântulas do que na savana aberta (Belsky 1994; Callaway 1995; Iponga *et al.* 2009). A cobertura arbórea também pode facilitar o estabelecimento de plântulas, diminuindo as condições ambientais estressantes causadas pela alta irradiação, temperatura e déficit hídrico no solo durante ou logo após a germinação, período em que as plântulas são mais sensíveis à seca (Belsky 1994; Hoffmann 1996).

O sombreamento causado pelas árvores diminui a penetração da luz, reduz a radiação solar, a temperatura superficial do solo e a evapotranspiração, o que diminui a dessecação e mantém a umidade relativa e potencialmente pode aumentar o estabelecimento e a sobrevivência de plântulas (Belsky 1994; Scholes & Archer 1997). De maneira semelhante, a presença de manchas de vegetação arbórea em áreas de cerrado aberto age de forma semelhante, reduzindo as flutuações de temperatura e umidade causadas pela alta radiação, o que pode facilitar o estabelecimento e a sobrevivência de plântulas e, conseqüentemente, favorecer o processo de sucessão.

Além de terem favorecido as variáveis microclimáticas, as manchas também tiveram um efeito positivo sobre a umidade do solo. A abundância de plântulas também foi positivamente correlacionada com a umidade do solo, sugerindo que a disponibilidade de água pode ser um

fator importante para o estabelecimento e sobrevivência de plântulas em áreas de cerrado mais abertas, o que pode ajudar a explicar a maior abundância de plântulas no interior da borda das manchas do que a céu aberto. A variação na disponibilidade de água pode afetar a sobrevivência das plântulas no cerrado até mesmo na estação chuvosa (Hoffmann 1996). Na estação seca, esta variação é ainda mais acentuada, o que acaba assumindo grande importância na dinâmica do recrutamento de plântulas neste ecossistema (Hoffmann 2000; Oliveira-Filho & Ratter 2002). Em savanas da Espanha, Joffre & Rambal (1988) observaram que a perda da umidade do solo é menor sob *Quercus rotundifolia* e *Q. suber* do que na área aberta. Eles argumentaram que a maior umidade encontrada sob as árvores foi responsável pela grande diferença na composição de espécies sob as árvores e a área aberta.

As manchas também podem ter influenciado o estabelecimento de plântulas indiretamente, uma vez que a cobertura de gramíneas no interior e na borda das manchas foi menor que a céu aberto. Apesar da borda da mancha ter uma cobertura de gramíneas menor do que na área aberta, esta área apresentou o dobro de plântulas, sugerindo que a maior abundância de plântulas lenhosas no interior e na borda das manchas pode ter sido facilitada pela baixa competição entre gramíneas e plântulas por água e/ou nutrientes. Como muitas herbáceas têm raízes relativamente superficiais e competem por água com as plântulas, durante a seca o potencial de água no solo no interior da mancha permanece maior que na área aberta (Bucci *et al.* 2008). Portanto, a diferença na cobertura de gramíneas entre os tratamentos observadas neste estudo, pode resultar em um menor déficit hídrico para plântulas, o que acaba aumentando o estabelecimento, sobrevivência e crescimento de plântulas lenhosas no cerrado. De acordo com Scholes & Archer (1997) e Riginos (2009), a competição entre gramíneas e indivíduos jovens de espécies arbóreas por luz, água e nutrientes pode ser um dos fatores mais importantes para o limitado estabelecimento de árvores em ambientes savânicos, principalmente nas classes de tamanho menor que um metro de altura. De fato, a abundância de plântulas foi negativamente

correlacionada com a cobertura de gramíneas neste estudo, sugerindo que a menor abundância de plântulas a céu aberto também pode ser um reflexo da baixa cobertura de gramíneas.

A relação positiva entre abundância de plântulas e cobertura de serapilheira sugere que a maior cobertura de serapilheira no interior e na borda das manchas pode ter favorecido a maior abundância de plântulas nestes locais do que a céu aberto. A cobertura de serapilheira pode promover mudanças no ambiente físico, como alterações na disponibilidade de nutrientes, na temperatura do solo e na disponibilidade de luz para plântulas (Facelli & Pickett 1991) e também evita a exposição de sementes à dessecação e aos predadores, o que pode proporcionar o estabelecimento e o desenvolvimento de muitas espécies de diferentes estágios sucessionais (Ganade & Brown 2002).

Vários estudos feitos em ambientes florestais encontraram relação negativa entre a cobertura de serapilheira e a emergência de plântulas (Molofsky & Augspurger 1992; Dalling *et al.* 2002; Baeten *et al.* 2009). Salazar *et al.* (2012), avaliando o efeito da cobertura de serapilheira sobre a emergência de plântulas, também observaram que muitas espécies arbóreas do cerrado apresentam baixa emergência de plântulas quando o solo está coberto por grande quantidade de serapilheira, no entanto, esse efeito foi dependente da espécie. A serapilheira pode agir como barreira física para emergência de plântulas, principalmente para aquelas plântulas derivadas de sementes pequenas, que têm poucas reservas para um crescimento suficientemente rápido para alcançar o solo através da camada de serapilheira (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). No entanto, neste estudo, a cobertura de serapilheira não foi uma barreira para a emergência de plântulas, pelo contrário, favoreceu o estabelecimento das plântulas lenhosas presentes tanto na borda quanto no interior da mancha. Isto provavelmente ocorreu porque a emergência de plântulas da maioria das espécies do cerrado ocorre no início da estação úmida, período em que tanto a serapilheira, devido a rápida decomposição (Villalobos-Veja *et al.* 2011), quanto a umidade do solo (Salazar *et al.* 2012) não são limitantes para o desenvolvimento das plântulas.

A disponibilidade de nutrientes e matéria orgânica também pode ter contribuído com a maior abundância e riqueza de plântulas no interior e na borda das manchas. O interior e a borda apresentaram relativamente maior (embora ainda muito modesta) disponibilidade de MO e concentração de P, K, Ca e Mg do que a área aberta, sugerindo que as manchas podem melhorar a fertilidade do solo e consequentemente favorecer o estabelecimento de plântulas. Foram encontrados dois gradientes principais de solo, o primeiro (eixo 1) é um continuum de fertilidade que aumenta com a proximidade da mancha. O segundo gradiente (eixo 2) está relacionado com a disponibilidade de MO, pH do solo e a concentração de Al. O pH está positivamente correlacionado com a concentração de Al e negativamente correlacionado com a abundância de plântulas.

O aumento da fertilidade do solo explicou grande parte da variação na abundância de plântulas (25,3%) entre o interior da mancha, a borda e a área aberta. A abundância de plântulas variou mais que o dobro entre os tratamentos, e quase a metade dessa variação (45,5%) foi explicada pela MO. Neste caso, as manchas podem estar funcionando como ilhas de fertilidade, já que apresentaram maior concentração de nutrientes e mantêm localmente maior fertilidade no solo em uma matriz de gramíneas com menor disponibilidade de nutrientes. Vários estudos examinaram a influência da fertilidade assim como da disponibilidade de nutrientes sobre a densidade de plantas. Alguns mostraram uma correlação positiva entre fertilidade do solo e o gradiente fisionômico (Goodland & Pollard 1973), mas outros não encontraram nenhuma correlação (Haridasan 1992). O aumento na disponibilidade de nutrientes e MO com a proximidade da mancha pode ser uma consequência da maior cobertura de serapilheira observada nestas áreas, que combinado com a umidade do solo acelera o processo de decomposição e liberação de nutrientes (Aguiar & Sala 1994) ou a associações simbióticas com microorganismos fixadores de nitrogênio (Dickie *et al.* 2007).

Experimentos de manipulação de serapilheira em savanas neotropicais encontraram maiores taxas de decomposição e liberação de nutrientes em locais com a adição de serapilheira

do que com sua remoção, sugerindo que a cobertura arbórea em savanas fechadas aumenta a sobrevivência de plântulas por fornecer grandes quantidades de nutrientes nas camadas superficiais do solo através do acúmulo de serapilheira, principalmente no começo da estação chuvosa, quando a taxa de decomposição aumenta (Villalobos-Vega *et al.* 2011).

Os resultados apresentados nesse estudo mostram que o interior da mancha parece ser lugar ideal para o estabelecimento de plântulas lenhosas, já que todas as variáveis abióticas e bióticas medidas foram mais favoráveis nesse sítio. As condições do interior foram importantes para o estabelecimento de espécies que ocorrem tanto em ambientes abertos quanto em ambientes de mata, pois das 44 espécies de ambientes abertos registradas neste estudo, 31 foram encontradas no interior. Já para as espécies de mata registradas neste estudo todas foram encontradas no interior (Anexo 1).

Por apresentar uma condição intermediária para a maioria das variáveis analisadas, a borda da mancha aparentemente foi menos favorável do que o interior para o estabelecimento de plantas lenhosas, pois apresentou menor abundância e riqueza de plântulas. No entanto, sua importância não pode ser desconsiderada, uma vez que apresentou o dobro de plântulas comparado com a área aberta. A borda além de ter sido um importante sítio para o estabelecimento de espécies lenhosas de cerrado, também favoreceu o estabelecimento de espécies de fisionomia de mata (floresta), pois das nove espécies de ambiente florestal registradas neste estudo, sete também ocorreram na borda (Anexo 1). Isto demonstra que as condições de temperatura, umidade e disponibilidade de nutrientes encontradas neste sítio abre espaços para o estabelecimento de espécies lenhosas mais sensíveis, como as espécies de ambiente florestal, que não suportariam as condições estressantes encontradas na área aberta. Diante disto, este estudo demonstra que a borda exerce um papel importante para o processo de facilitação no cerrado, pois pode beneficiar tanto as espécies arbóreas do cerrado quanto as florestais. Além disso, também é importante destacar que a maioria das espécies de plântulas encontradas no interior e na borda das manchas são zoocóricas, sugerindo que a

mancha também pode ter um efeito sobre a disponibilidade de sementes, pois acabam atraindo animais dispersores que estão em busca de alimento e/ou abrigo e depositam sementes de diversas espécies provindas da vegetação circunvizinha.

Assim, este estudo demonstra que em áreas de cerrado ralo onde a perturbação é diminuída ou eliminada a presença de manchas de espécies lenhosas pode ser essencial para promover o processo de sucessão, pois podem atuar facilitando o recrutamento e o estabelecimento de espécies lenhosas. O efeito positivo das manchas sobre o estabelecimento de plântulas parece estar associando à capacidade que as manchas têm de melhorar as condições abióticas (microclima, umidade do solo e do ar e a disponibilidade de nutrientes no solo) e bióticas (diminuir a competição entre plântulas e gramíneas). De forma geral fica evidente que o estabelecimento de espécies lenhosas no cerrado é controlado por uma interação de fatores, que ao serem favorecidos pelas manchas, facilitam o estabelecimento e aceleram o processo de sucessão e regeneração de áreas de cerrado perturbadas.

Referencias bibliográficas

- Aguiar, M. & Sala, O. (1994) Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, **70**, 26–34.
- Aide, T.M. & Cavelier, J. (1994) Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, **2**, 219–229.
- Alados, C.L., Gotor, P., Ballester, P., Navas, D., Escos, J.M., Navarro, T. & Cabezudo, B. (2006) Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **87**, 103–113.
- Arantes, A. & Monteiro, R. (2002) A família Myrtaceae na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana*, **3**, 111–127.
- Baeten, L., Jacquemyn, H., Calster, H.V., Beek, E.V., Devlaeminck, R., Verheyen, K. & Hermy, M. (2009) Low recruitment across life stages partly accounts for the slow colonization of forest herbs. *Journal of Ecology*, **97**, 109–117.
- Baniya, C.B., Solhoy, T. & Vetaas, O.R. (2009) Temporal changes in species diversity and composition in abandoned fields in a trans-Himalayan landscape, Nepal. *Plant Ecology*, **201**, 383–399.
- Belsky, A. (1994) Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, **75**, 922–932.

- Bertness, M.D. & Callaway, R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, **9**, 191–3.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 387–394.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Hoffmann, W.A., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Giambelluca, T. & Miralles-Wilhelm, F. (2008) Controls on stand transpiration and soil water utilization along a tree density gradient in a Neotropical savanna. *Agricultural and Forest Meteorology*, **148**, 839–849.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958–1965.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Canfield, R.H. (1941) Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry*, **39**, 388–394.
- Cardoso, E., Moreno, M.I.C., Bruna, E.M. & Vasconcelos, H.L. (2009) Mudanças fitofisionômicas no cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na estação ecológica do panga, Uberlândia - MG. *Caminhos de Geografia*, **10**, 254–268.
- Christianini, A. V., Mayeacute-Nunes, A.J. & Oliveira, P.S. (2007) The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*, **23**, 343–351.
- Cochrane, T.T., Porras, J.A. & Henao, M.R. (1988) The relative tendency of the cerrados to be affected by veranicos. A provisional assessment. *VI Simpósio sobre o Cerrado*, pp. 229–239. EMBRAPA/CPAC, Brasília
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*, **111**, 1119–1144.
- Costa, A.A. & Araújo, G.M. de. (2001) Comparação da vegetação arbórea de cerradão e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica*, **15**, 63–72.
- Coutinho, L. M. (1978) O conceito de Cerrado. *Revista brasileira de Botânica*, **1**, 17–23.
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J. & Hubbell, S.P. (2002) Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, **90**, 714–727.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T. & Muermann, C. (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, **145**, 341–350.
- Dickie, I.A., Schnitzer, S.A., Reich, P.B. & Hobbie, S.E. (2007) Is oak establishment in old-fields and savanna openings context dependent? *Journal of Ecology*, **95**, 309–320.
- Eiten, (1979) Formas fisionômicas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, **2**, 139–148.
- Embrapa (1997) Manual de métodos de análise do solo. *Empresa brasileira de pesquisa Agropecuária* (EMBRAPA), Rio de Janeiro, Brasil.
- Engelbrecht, B. M. J. & Herz, H. M. (2001) Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 207–224.

- Eriksson, O. & Ehrlén, J. (1992) Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*, **91**, 360–364.
- Facelli, J. & Pickett, S. (1991) Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, **57**, 1–32.
- Foster, B.L. & Tilman, D. (2003) Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology*, **91**, 999–1007.
- Furley, P.A. (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, **8**, 223–241.
- Ganade, G. & Brown, V.K. (2002) Succession in Old Pastures of Central Amazonia: Role of Soil Fertility and Plant Litter. *Ecology*, **83**, 743–754.
- Ganade, G., Zanini, L. & Hübel, I. (2008) Facilitation versus competition in neotropical old-fields: A case study after *Pinus taeda* cultivation in Brazil. *Agricultural Succession in the Neotropics* (ed R.W. Myster), pp. 221–230. Springer Science+Business Media, LLC, New York, NY.
- Goodland, R. & Pollard, R. (1973) The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *The Journal of Ecology*, **61**, 219–224.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, **148**, 185–206.
- Haridasan M. (1992) Observation on soil, foliar nutrients concentrations and floristic composition of cerrado “sensu stricto” and “cerradão” communities in central Brazil. *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries* (eds P.A. Furley, J. Proctor & J.A. Ratter), pp. 171–184, Chapman & Hall, London.
- Haridasan, M. (2005) Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG., **3**, 295–303.
- Haridasan, M. (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **20**: 183–195.
- Henriques, R. P. B. (2005) Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do Cerrado. *Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação* (eds A. Scariot, J.C. Souza-Silva & J.M. Felfili), pp.73–92. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Henriques, R.P.B. & Hay, J.D. (2002) Patterns and dynamics of plant populations. *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical savanna* (eds P.S. Oliveira, & R.S. Marquis), pp. 140–158. Columbia University Press, New York.
- Hoffmann, W. a, Orthen, B. & Franco, A.C. (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia*, **140**, 252–60.
- Hoffmann, W. a. & Franco, A.C. (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, **91**, 475–484.
- Hoffmann, W. A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, **80**, 1354–1369.
- Hoffmann, W.A. & Moreira, A.G. (2002) The role of fire in populations dynamics of woods plants. *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical savanna* (eds P.S. Oliveira, & R.S. Marquis), pp. 159–177. Columbia University Press, New York.
- Hoffmann, W.A. (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, **84**, 383–393.

- Hoffmann, W.A. (2000) Post-Establishment Seedling Success in the Brazilian Cerrado: A Comparison of Savanna and Forest Species. *Biotropica*, **32**, 62–69.
- Holl, K.D. (1998) Do Bird Perching Structures Elevate Seed Rain and Seedling Establishment in Abandoned Tropical Pasture? *Restoration Ecology*, **6**, 253–261.
- Horn, H. (1974) The ecology of secondary succession. *Annual review of ecology and systematics*, **5**, 25–37.
- Iponga, D.M., Milton, S.J. & Richardson, D.M. (2009) Soil type, microsite, and herbivory influence growth and survival of *Schinus molle* (Peruvian pepper tree) invading semi-arid African savanna. *Biological Invasions*, **11**, 159–169.
- Joffre, R., & Rambal, S. (1988) Soil-water improvement by trees in the rangelands of Southern Spain. *Acta Oecologica - Oecologia Plantarum*, **9**, 405–422.
- Kanegae, M.F., Braz, V. da 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.
- Kellman, M. (1979) Soil enrichment by neotropical savanna trees. *The Journal of Ecology*.
- Kellman, M. (1985) Forest seedling establishment in Neotropical savannas: transplant experiments with *Xylopia frutescens* and *Calophyllum brasiliense*. *Journal of Biogeography*.
- Lima, S. C. & Bernardino, A. R. (1992) Mapeamento dos solos da bacia do ribeirão panga. *Sociedade e Natureza*, **4**, 77-84.
- Ludwig, F., Kroon, H. De, Berendse, F., Prins, H.H.T., Ecology, S.P. & Kroon, D. (2012) The Influence of Savanna Trees on Nutrient , Water and Light Availability and the Understorey Vegetation Reviewed work (s): trees on nutrient , water and light availability. , **170**, 93–105.
- Ludwig, F., Kroon, H.D., Berendse, F. & Prins, H.H.T. (2004) The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology*, **170**, 93–105.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J. & Bellot, J. (2001) Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications*, **11**, 1641–1655.
- Manning, A.D., Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2006) Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation*, **132**, 311–321.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K. (1992) The effect of leaf litter on early seedling establishment in an tropical forest. *Ecology*, **73**, 68-77.
- Oliveira Filho, A. T. & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical savanna* (eds P. S. Oliveira & R.S. Marquis), pp. 91-120. Columbia University, Press New York.
- Pickett, S., Collins, S. & Armesto, J. (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, **53**, 335–371.
- Pinheiro, E.D.S. & Durigan, G. (2009) Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **32**, 441-454.
- Ranal, M.A. (2003) Soil Spore Bank of Ferns in a Gallery Forest of the Ecological Station of Panga, Uberlandia, MG, Brazil. *American Fern Journal*, **93**, 97–115.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (1998). Fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: ambiente e flora* (eds S.M. Sano & S.P. Almeida), pp. 89-166. Embrapa Cerrados, Planaltina.

- Riginos, C. (2009) Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology*, **90**, 335–40.
- Rosa, R., Lima, S. C. & Assunção, W. L. (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & Natureza*, **3**, 91–108.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012a) Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. *Journal of Ecology*, **100**, 1411–1421.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012b) Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology*, **213**, 273–287.
- Sassaki, R.M. & Felipe, G.M. (1999) Single-Seeded Fruits and Seedling Establishment in *Dalbergia miscolobium* Benth. (Papilionaceae). , **31**, 591–597.
- Sato, M.N. & Miranda, H.S. (1996) Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado sensu stricto submetidas a diferentes regimes de queimas. *Impactos de queimadas em Áreas de cerrado e restinga*, pp. 102–111. UNB, ECL Brasília.
- Schiavini, I. & Araujo, G.M. (1989) Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). *Sociedade e Natureza*, **1**, 61–65.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas¹. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 517–544.
- Sharam, G.J., Sinclair, A.R.E., Turkington, R. & Jacob, A.L. (2009) The savanna tree *Acacia polyacantha* facilitates the establishment of riparian forests in Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Tropical Ecology*, **25**, 31–40.
- Siqueira, A. de S., Araújo, G.M. de & Schiavini, I. (2006) Caracterização florística da Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Carneiro, Lagamar, MG, Brasil. *Biota Neotropica*, **6**, 0.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J. & Rees, M. (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, **88**, 225–238.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J. & Peet, R.K. (1998) Factors Influencing Succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. *Ecosystems*, **1**, 511–523.
- Turner, T. (1983) Facilitation as a successional mechanism in a rocky intertidal community. *American Naturalist*, **121**, 729–738.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review Ecology and Systematics*, **24**, 69–87.
- Villalobos-Vega, R., Goldstein, G., Haridasan, M., Franco, A. C., Miralles-Wilhelm, F., Scholz, F. G. & Bucci, S.J. (2011) Leaf litter manipulation alter soil physicochemical properties and tree growth in a Neotropical savanna. *Plant and Soil*, **346**, 385–397.
- Zanini, L. & Ganade, G. (2005) Restoration of *Araucaria* forest: The role of perches, pioneer vegetation, and soil fertility. *Restoration Ecology* **13**(3): 507–514.
- Zanini, L., Ganade, G. & Hubel, I. (2006) Facilitation and competition influence succession in a subtropical old field. *Plant Ecology* **185**(2): 179–190.
- Zanini, L., Ganade, G. & Hübel, I. (2006) Facilitation and competition influence succession in a subtropical old field. *Plant Ecology*, **185**, 179–190.

Anexo 1. Lista de espécies de plantas lenhosas e número de indivíduos nos diferentes tratamentos de distância em relação às manchas. a = arbusto, r = árvore, c = cerrado, m = mata, c/m = cerrado e mata, zoo = zoocórica, anem = anemocórica e auto = autocórica.

Espécie	Família	Hábito	Ocorrência	Dispersão	Tratamento			
					Área aberta	Borda	Interior	Total
<i>Alibertia obtusa</i> K. Schum.	Rubiaceae	a	c	zoo	4	8	4	16
<i>Alibertia myrciifolia</i> Spruce ex K.Schum.	Rubiaceae	a	c	zoo	1	3	8	12
<i>Andira paniculata</i> Benth.	Rubiaceae	r	c	anem		2		2
<i>Annona</i> sp2	Fabaceae	a	c	zoo		2		2
<i>Annona tomentosa</i> R.E. Fr.	Annonaceae	a	c	zoo	1			1
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	Annonaceae	a	c	auto	1	9	1	11
<i>Bauhinia</i> sp2	Malpighiaceae	a	c	auto		6	2	8
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Fabaceae	r	c	zoo		3	5	8
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	Fabaceae	r	c	zoo		1		1
<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	Moraceae	a	c	zoo	8	3	4	15
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	Malpighiaceae	r	c	zoo	1		1	2
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schltdl.	Malpighiaceae	r	m	zoo		2	20	22
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Malpighiaceae	r	c	zoo	6	2	12	20
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	Annonaceae	r	c	zoo	1		1	2
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Salicaceae	r	m	zoo		2	19	21
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze	Connaraceae	r	m	zoo			2	2
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.	Fabaceae	r	m	zoo		3	6	9
<i>Davilla elliptica</i> A. St.-Hil.	Rubiaceae	a	c	zoo		2	3	5
<i>Diospyros hispida</i> A.DC.	Dilleniaceae	r	c	zoo			1	1
<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St.-Hil.	Ebenaceae	a	c	zoo	1	6	8	15
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St.-Hil.	Erythroxylaceae	a	c	zoo	2	7	24	33
<i>Eugenia calycina</i> Cambess.	Erythroxylaceae	a	c	zoo	2	5	4	11
<i>Fabaceae</i> sp	Myrtaceae					1		1
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	Fabaceae	a	c	zoo	3	9	4	16
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	Nyctaginaceae	r	c	zoo		1	4	5
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Nyctaginaceae	r	c	anem	3	1	1	5
<i>Himatanthus obovatus</i> (Müll.Arg.) Woodson	Apocynaceae	a	c	zoo	1			1
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Fabaceae	r	c	zoo			3	3
<i>Jacaranda macrantha</i> Cham.	Fabaceae	r	c	anem		3		3
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	Clusiaceae	r	c	anem	1			1
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	Sapindaceae	r	c/m	zoo			20	20
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	Melastomataceae	r	c	zoo	5	27	26	58
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Myrtaceae	r	c/m	zoo		10	47	57
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Primulaceae	r	c	zoo	1		7	8
<i>Myrtaceae</i> sp10	Myrtaceae			zoo		2	3	5
<i>Myrtaceae</i> sp11	Myrtaceae			zoo		1	1	2
<i>Myrtaceae</i> sp12	Myrtaceae			zoo		1		1
<i>Myrtaceae</i> sp13	Myrtaceae			zoo		1		1
<i>Myrtaceae</i> sp2	Myrtaceae			zoo	1			1

Myrtaceae sp3	Myrtaceae			zoo	1		1	
Myrtaceae sp4	Myrtaceae			zoo	1		1	
Continuação da tabela do anexo 1.								
Myrtaceae sp5	Myrtaceae			zoo			1	1
Myrtaceae sp6	Myrtaceae			zoo			2	2
Myrtaceae sp7	Myrtaceae			zoo			1	1
Myrtaceae sp8	Myrtaceae			zoo			1	1
Myrtaceae sp9	Myrtaceae			zoo			1	1
<i>Neea theifera</i> Oerst.	Nyctaginaceae	r	c	zoo	1		6	7
<i>Ocotea minarum</i> (Nees & Mart.) Mez	Lauraceae	r	m	zoo		2	39	41
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	Lauraceae	r	m	zoo		7	32	39
<i>Ouratea castaneaefolia</i> (DC.) Engl.	Ochnaceae	r	c	zoo			1	1
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St-Hil.) Baill.	Ochnaceae	a	c	zoo	1	1		2
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	Ochnaceae	r	c	zoo		1	1	2
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	Asteraceae	r	c	anem	2	5		7
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Fabaceae	r	c	auto		2		2
<i>Pouteria</i> sp	Sapotaceae				15	24	12	51
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	r	m	zoo		1	2	3
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	r	c	anem	1	1	1	3
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Vochysiaceae	r	c	anem	1	7	3	11
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	r	c	anem		1		1
<i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth.	Rubiaceae	r	c/m	zoo		1	17	18
<i>Senna rugosa</i> (G. Don) H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae	a	c	anem	2	1		3
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger et al.	Moraceae	r	c	zoo		1	1	2
sp01	Não identificada						1	1
sp02	Não identificada					1		1
sp03	Não identificada					1	3	4
sp04	Não identificada					1		1
sp05	Não identificada						2	2
sp05	Não identificada						1	1
sp06	Não identificada				1			1
sp07	Não identificada						1	1
sp08	Não identificada				1		1	2
sp09	Não identificada				1			1
sp10	Não identificada						3	3
sp11	Não identificada						1	1
sp12	Não identificada				1			1
sp13	Não identificada					1		1
sp14	Não identificada						1	1
<i>Strychnos pseudoquina</i> A. St.-Hil.	Loganiaceae	r	c	zoo		1	19	20
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	Fabaceae	r	c	auto			2	2
<i>Styrax camporum</i> Pohl	Styracaceae	r	c	zoo		24	75	99
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Styracaceae	r	c	zoo		1	6	7
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Bignoniaceae	r	m	zoo		8	22	30
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	Anacardiaceae	a	c	zoo		1	1	2
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	Myristicaceae	r	m	zoo			12	12
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Annonaceae	r	c	zoo		3		3

<i>Xylopia</i> sp2	Annonaceae		1	3	4
Total geral		72	221	516	809

CAPÍTULO 2

REGENERAÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM ÁREAS DE CERRADO
COM HISTÓRICO RECENTE DE PERTURBAÇÃO: O PAPEL DA
COBERTURA VEGETAL

Resumo

As condições ambientais e as perturbações recorrentes fazem do cerrado um dos ambientes mais estressantes para o recrutamento, sobrevivência e o crescimento de plântulas de espécies arbóreas. Nessas áreas a presença de microssítios favoráveis para o recrutamento e sobrevivência de plântulas pode ser determinante para a regeneração da vegetação. Neste contexto, o principal objetivo deste estudo foi avaliar o efeito de manchas de vegetação lenhosa sobre o recrutamento de espécies arbóreas em áreas de cerrado em regeneração, buscando responder às seguintes perguntas: A chuva de sementes, a taxa de remoção de sementes e a sobrevivência de plântulas são influenciadas pela posição em relação à mancha? e (ii) a posição cardinal (leste, oeste, norte e sul) das plântulas em relação a mancha influencia a sua taxa de sobrevivência? O estudo foi feito em manchas de vegetação arbórea na área de cerrado ralo da Estação ecológica do Panga (EEP), Uberlândia/MG. Para avaliar o efeito da disponibilidade e da remoção de sementes sobre o recrutamento, foram medidas a chuva e a remoção de sementes nas três categorias de distância mencionadas anteriormente. Já para avaliar o efeito da cobertura arbórea das manchas sobre a sobrevivência de plântulas de árvores foi acompanhada a sobrevivência de plântulas transplantadas para as três posições em relação à mancha. Os resultados mostram que tanto a chuva quanto a remoção de sementes foram maiores próximo do que longe das manchas, sugerindo que tanto a disponibilidade quanto a remoção/predação de sementes podem limitar o recrutamento de plântulas em áreas de cerrado. Também foi observado que a sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas foi maior próximo do que longe das manchas. Entretanto, este efeito ocorreu apenas para espécies de mata, sugerindo que as manchas podem facilitar o estabelecimento de espécies florestais no cerrado, inclusive de espécies mais sensíveis às condições ambientais mais estressantes. Além disso, a posição cardinal que as plantas foram transplantadas na borda também parece ser importante para o recrutamento, pois as plântulas tendem a sobreviver mais nos lados sul e oeste das manchas. Portanto, as manchas de espécies arbóreas podem ser de fundamental importância para a regeneração de áreas de cerrado, pois além de propiciar a chegada das sementes, através da chuva de sementes, melhoram as condições microclimáticas e edáficas e favorecem o estabelecimento e a sobrevivência das espécies tanto de ambientes florestais quanto do cerrado.

Palavras chave: manchas de vegetação, remoção de sementes, chuva de sementes, transplante de mudas, sobrevivência de plântulas, regeneração.

Introdução

O recrutamento é um importante processo para a manutenção das populações de espécies vegetais (Clark, Macklin & Wood 1998; Turnbull, Crawley & Rees 2000). Esse processo envolve vários mecanismos operando em diferentes fases da vida da planta como a fase de dispersão, de germinação e estabelecimento (Nathan & Muller-Landau 2000; Uriarte *et al.* 2005). A limitação no recrutamento, ou seja, a incapacidade de uma espécie em ocupar nichos disponíveis é um dos mecanismos mais importantes para a estruturação da comunidade, pois representa um dos principais obstáculos para a dinâmica populacional de muitas espécies vegetais (Dalling *et al.* 2002; Stevens, M. Henry *et al.* 2004).

Em uma escala local, para que haja sucesso no estabelecimento, as plantas têm de superar dois obstáculos sucessivos: a limitação de sementes e do próprio estabelecimento. A limitação de sementes representa a ausência de recrutamento devido ao limitado suprimento de sementes e/ou limitada dispersão e também a eventos pós-dispersão de sementes (p.ex. predação e remoção). Já a limitação do estabelecimento é a ausência de recrutamento devido à limitada disponibilidade de locais adequados para a germinação das sementes e o estabelecimento de plântulas (Eriksson & Ehrlén 1992; Clark *et al.* 1998; Dalling, Hubbell & Silvera 1998).

A limitação de sementes é um processo importante para a dinâmica de populações, já que a baixa produção e/ou limitada dispersão impede que as sementes consigam alcançar todos os sítios disponíveis e isto acaba restringindo a abundância e a taxa de crescimento das populações (Eriksson & Ehrlén 1992; Turnbull *et al.* 2000). A dispersão de sementes possibilita o estabelecimento de novos indivíduos e fornece um dos principais meios das sementes alcançarem sítios mais favoráveis para o recrutamento, o que contribui para a redução de um dos maiores obstáculos da regeneração, a ausência de sementes (Smit, Díaz & Jansen 2009).

Apesar da dispersão de sementes ser um importante processo para a dinâmica das populações de plantas, somente a chegada das sementes em sítios favoráveis não é garantia de

recrutamento, pois é preciso considerar os eventos pós-dispersão. Eventos pós-dispersão como a predação também podem limitar o recrutamento de plântulas principalmente para populações que são limitadas pela disponibilidade de sementes, pois reduzem ainda mais o número de sementes disponíveis para germinação (Campbell & Clarke 2006; Salazar *et al.* 2012b). Estudos conduzidos em vários ecossistemas têm mostrado que os predadores pós-dispersão causam grande perdas de sementes e conseqüentemente afetam o estabelecimento de plantas (Andersen 1989; Bartimachi, Neves & Pedroni 2008; Vaz Ferreira, Bruna & Vasconcelos 2011). Além disso, outros estudos também mostram que a predação ou remoção de sementes pode diferir entre habitats (mais fechados e/ou mais abertos), sugerindo que a estrutura do habitat (p.ex. a cobertura da copa) também pode influenciar a susceptibilidade das sementes serem predadas (Osunkoya 1994;Turnbull *et al.* 2000).

Ambientes com maior heterogeneidade ambiental podem apresentar maior diversidade de microssítios com condições ambientais e ecológicas favoráveis para a germinação de sementes e posterior desenvolvimento de plântulas (Setterfield 2002; Smit *et al.* 2005). Um microssítio seguro é caracterizado por diversas combinações de atributos que asseguram microclima favorável, tais como adequada estrutura e textura do solo (Iponga *et al.* 2009), umidade e disponibilidade de nutrientes (Kellman 1979; Hoffmann 1996), características da serapilheira (Molofsky & Augspurger, 1992), condições de luz (Uriarte *et al.* 2005) e ausência de competidores, predadores e patógenos (Setterfield 2002). A presença destes microssítios geralmente é mais importante em ambientes estressantes, como em regiões áridas e semi-áridas, pois aumenta a chance de uma espécie se estabelecer (De Villiers, Van Rooyen & Theron 2001).

Em regiões como o Cerrado, a vegetação é espacialmente heterogênea, variando desde ambientes com predomínio do componente arbóreo, como o cerradão, até ambientes com predomínio do componente herbáceo subarbustivo como o campo limpo. O cerrado *sensu stricto*, é um ambiente savânico caracterizado pela presença de um estrato arbóreo e um estrato rasteiro formado basicamente por herbáceas e gramíneas (Eiten 1978; Ribeiro & Walter 1998). Estudos

realizados nestes ecossistemas mostram que o estabelecimento de espécies arbóreas pode ser afetado pela cobertura arbórea (Kellman & Miyanishi 1982; Kellman 1985; Hoffmann 1996; Salazar *et al.* 2012b).

Manchas de vegetação arbórea e/ou indivíduos isolados podem agir como elementos da diversificação micro-ambiental capazes de influenciar os padrões espaciais da vegetação, a persistência de organismos, a movimentação da fauna e os processos ecológicos (Galindo-González, Guevara & Sosa 2008; Reis, Bechara & Tres 2010). A presença destas manchas arbóreas em uma matriz campestre funciona ainda como poleiros naturais e trampolins, onde os agentes dispersores depositam sementes de múltiplas espécies e criam “focos de recrutamento” no processo de regeneração vegetal (Holl 1998; Bocchese *et al.* 2008). Além de receberem grandes quantidades de sementes dispersadas por animais, as manchas também podem melhorar as condições microclimáticas (temperatura e umidade do ar), as condições físicas e químicas do solo (umidade e as características nutricionais) e reduzir a competição entre gramíneas e plântulas de espécies arbóreas (Capítulo 1; ver também Kellman 1985; Davis *et al.* 1999; Manning, Fischer & Lindenmayer 2006).

As condições ambientais e as perturbações recorrentes, naturais ou antrópicas, fazem do cerrado um dos ambientes mais estressantes para o recrutamento, sobrevivência e crescimento de plântulas de espécies arbóreas de florestas e de cerrado (Coutinho 1990; Hoffmann 1996; Oliveira-Filho & Ratter 2002). Esta limitação no recrutamento pode ser especialmente importante para determinar o sucesso e/ou a velocidade de regeneração do componente arbóreo em áreas de cerrado que sofreram algum tipo de distúrbio. Nessas áreas a presença de microssítios favoráveis para o recrutamento e sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas, como é o caso dos sítios com maior cobertura arbórea (Hoffmann 1996, 2000; Salazar *et al.* 2012a; b), pode ser determinante para a regeneração da vegetação. Neste contexto, o principal objetivo deste estudo foi avaliar o efeito de manchas de vegetação arbórea em áreas de cerrado em regeneração sobre o recrutamento de espécies lenhosas, buscando responder às seguintes

perguntas:(i) A chuva de sementes, a taxa de remoção de sementes e a sobrevivência de plântulas são influenciadas pela posição em relação à mancha?e (ii) a posição cardinal (leste, oeste, norte e sul) das plântulas em relação a mancha influencia a sua taxa de sobrevivência?

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica do Panga (EEP) (19°10'S, 48°24'O), uma reserva de Cerrado de aproximadamente 409 ha localizada a 30 km ao sul da cidade de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (ver FIGURA 1A, capítulo 1). O clima da região segundo a classificação de Köppen é do tipo Aw megatérmico, com verões chuvosos (outubro a março) e inverno seco (abril a setembro), com uma temperatura média anual de 22 °C e pluviosidade anual de aproximadamente 1500 mm (Rosa *et al.* 1991). Os solos da região são predominantemente Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico, textura arenosa e média, variando de moderados a fortemente ácidos (Lima & Bernardino 1992).

A área da reserva estudada foi o cerrado ralo, que ocupa 34,2% da EEP (Cardoso *et al.* 2009). O último evento de fogo registrado na estudada foi em 1994. De acordo com Ribeiro & Walter (1998), o cerrado ralo é uma vegetação caracterizada por árvores e arbustos espaçados (cobertura arbórea variando de 5% a 20% e altura média de dois a três metros) podendo apresentar também manchas de vegetação mais fechadas, as quais formam verdadeiras ilhas de vegetação arbórea em um ambiente formado basicamente por herbáceas e gramíneas. Até 1984 a área ocupada pela EEP era uma fazenda que possuía a agricultura e a pecuária de uso extensivo como principal atividade de produção (Ranal 2003). Este sistema de produção é caracterizado pela aplicação de técnicas rudimentares com reduzido uso de tecnologias, em que o manejo adotado é o de derrubar e a queimar a vegetação para limpeza parcial ou total da área. Esta prática expõe um solo fértil por um curto período de tempo, após o qual é abandonado e a exploração se desloca para uma nova área depois que seu uso se torna inviável.

As áreas da EEP com vegetação savânica e campestre foram utilizadas como pastagem para a criação de gado e, de acordo com alguns dos antigos proprietários e dos atuais vizinhos da EEP, sabe-se que o fogo era usado com frequência para a manutenção destas pastagens. Para a formação e ampliação das pastagens é comum derrubar da vegetação para abrir espaço para o capim e durante esse processo são deixadas algumas árvores seja para o sombreamento e proteção do gado, por interesses econômicos ou porque são protegidas por lei. De qualquer forma essa prática acaba gerando uma paisagem com árvores e/ou manchas isoladas em uma matriz dominada por gramíneas. É provável também que tenha havido o corte seletivo de madeira nas áreas de pasto, como foi também o caso em algumas áreas florestais da reserva (Schiavini & Araújo 1989).

No ano de 1985 esta área foi adquirida pela Universidade Federal de Uberlândia (UFU) tornando-se uma área de preservação ambiental. Com o maior controle dos agentes de perturbação houve uma mudança na estrutura da vegetação e conseqüentemente uma evolução das fitofisionomias mais abertas em direção a fitofisionomias mais fechadas (Cardoso *et al.* 2009).

Desenho amostral

Para a realização deste estudo foram utilizadas 20 manchas espalhadas por toda a área de cerrado ralo da EEP. Em cada mancha foram estabelecidos três tratamentos de posição: sob a copa das árvores (interior), no limite da copa (borda) e longe da copa (a céu aberto) (Figura 1A). O tratamento longe foi colocado a uma distância de no mínimo 10 m do limite da copa da mancha selecionada e da mancha vizinha mais próxima, com objetivo de evitar uma possível influência das manchas sobre as plântulas deste tratamento (FIGURA 1). Para uma melhor caracterização das manchas ver Capítulo 1.

Chuva de sementes

Para quantificar a chuva de sementes foram colocados nove coletores de sementes de 0,25 m² cada, três em cada tratamento de distância (interior, borda e a céu aberto) (FIGURA 1A). Na borda e longe das manchas os coletores foram colocados a um metro de altura do solo, enquanto no interior foram colocados a 0,5 m de altura. Durante um ano a cada dois meses foram registrados o número de sementes nos coletores. Para as espécies que tinham sementes muito pequenas foi registrado o número de frutos em vez do número de sementes, situação, por exemplo, de *Miconia albicans*.

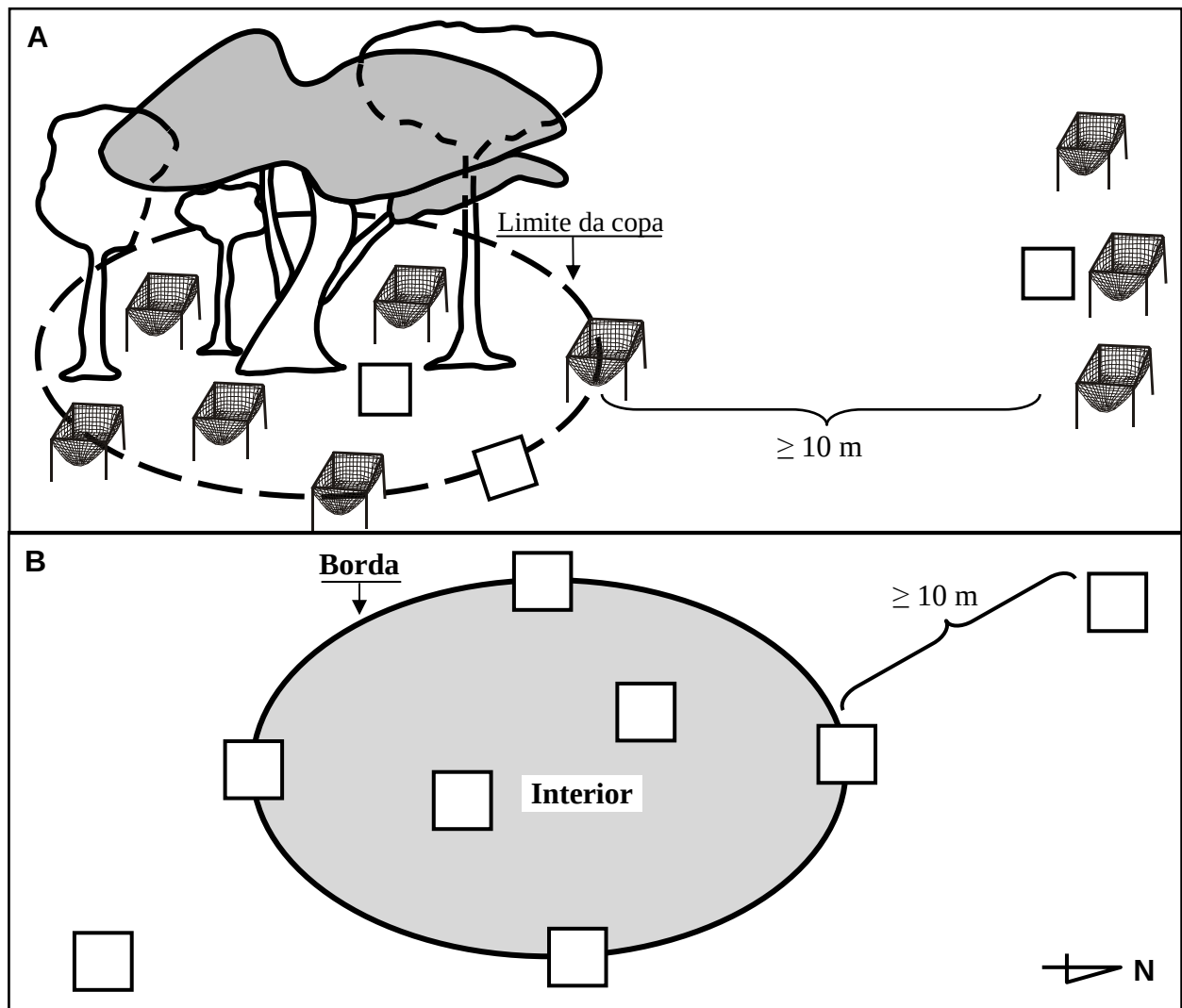


FIGURA 1. Esquema indicando o posicionamento das sementes e dos coletores (A) e das plântulas (B) nos diferentes tratamentos de distância em relação à mancha (área aberta, borda e interior).

Remoção de sementes

Para avaliar a influência da posição das parcelas em relação à mancha na remoção de sementes foram colocadas sementes de seis espécies lenhosas em três parcelas de 0,25 m², uma em cada tratamento de distância, totalizando 60 parcelas (FIGURA 1B). Depois de 48, 96 e 168 horas (7 dias) foi registrado o número de sementes que permaneceram nas parcelas. O número de sementes usadas neste estudo variou de espécie para espécie, sendo o número exato determinado pela disponibilidade de sementes (TABELA 1). Todas as sementes foram coletadas na área de estudo e o experimento foi feito entre outubro de 2011 e março de 2012, durante o período natural de dispersão de cada espécie. Para tentar se aproximar ao máximo de uma condição natural as sementes não foram submetidas a nenhum tipo de tratamento (ex. remoção de polpa) antes de serem colocadas no campo.

Sobrevivência de plântulas

Para avaliar a sobrevivência de plântulas em diferentes posições em relação a mancha, foram transplantadas mudas de cinco espécies lenhosas para os três tratamentos de distância (interior, borda e longe da mancha). No interior e longe da mancha foram transplantadas duas plântulas de cada espécie (40 por tratamento) e na borda foi transplantada uma plântula de cada espécie em quatro posições diferentes (leste, oeste, norte e sul) (FIGURA 1B). No total foram transplantadas 800 plântulas, 200 no interior, 400 na borda e 200 longe da mancha. Na borda o transplante foi feito em todas as posições cardinais porque foi observado no campo que as manchas têm formato alongado, com maior eixo no sentido norte/sul, sugerindo que a forma da mancha pode ser uma consequência de diferenças no estabelecimento em consequência de uma maior mortalidade nos lados que recebem maior insolação. As plântulas que morreram até uma semana depois do transplante foram replantadas e a causa da morte foi atribuída ao estresse do transplante. As plântulas usadas neste experimento foram produzidas em casa de vegetação a partir de sementes coletadas na área de estudo. Das cinco espécies usadas duas são mais comuns

em ambiente de cerrado, duas são comuns em mata e uma comumente ocorre nos dois ambientes (Costa & Araújo 2001; Arantes & Monteiro 2002; Siqueira, Araújo & Schiavini 2006) (TABELA 1). *Byrsonima coccolobifolia* não foi usada no experimento de transplante de mudas devido à dificuldade de produzir plântulas desta espécie.

TABELA 1. Espécies usadas no experimento de remoção de sementes e sobrevivência de plântulas (experimento de transplante de mudas) com a fitofisionomia de ocorrência, hábito de crescimento, peso médio das sementes ($\pm$ DP) e número de sementes por parcela.

Espécie	Família	Ocorrência	Dispersão	Peso da semente fresca (g)	Número de sementes/ parcela
<i>Qualea grandiflora</i> Mart. *#	Vochysiaceae	cerrado	Anem	0,218 $\pm$ 0,030	15
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul *#	Moraceae	cerrado	Zoo	7,399 $\pm$ 3,246	5
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth *	Malpighiaceae	cerrado	Zoo	0,482 $\pm$ 0,102	15
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. *#	Myrtaceae	Cerrado/mata	Zoo	0,291 $\pm$ 0,051	25
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg. *#	Rubiaceae	mata	Zoo	0,634 $\pm$ 0,093	20
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl. *#	Anacardiaceae	mata	Zoo	0,386 $\pm$ 0,032	25

*#espécies usadas tanto no experimento de transplante de mudas quanto no experimento de remoção de sementes. * espécie usada apenas no experimento de remoção de sementes.

Análise estatística

Para avaliar o efeito das manchas sobre a chuva e a remoção de sementes foi usado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis. Este mesmo teste também foi usado para avaliar o efeito da distância na remoção de sementes de cada uma das seis espécies usadas no experimento. Para comparações par a par entre as diferentes distâncias em relação a mancha foi usando o teste *posteriori* de Tukey para análises não paramétricas (Zar 1996). A opção por testes não paramétricos para analisar os dados de chuva e remoção de sementes foi devido à grande variação observada entre os tratamentos e ao severo desvio da normalidade das amostras. Para avaliar o efeito da mancha sobre a sobrevivência de plântulas primeiramente foi feita uma análise de regressão logística combinando todas as espécies. Em seguida, para avaliar a influência da mancha sobre as espécies foi feita a análise para cada uma das espécies

transplantadas. Nos casos onde o resultado do teste foi significativo, para comparar a sobrevivência entre as distâncias, também foi feita análise de regressão logística com correção de Bonferroni combinando as diferentes distâncias. Finalmente, para avaliar o efeito da posição cardinal sobre a sobrevivência de plântulas foi usado o teste de qui-quadrado (χ^2). Além disso, também foi feito um teste considerando todas as espécies juntas, para saber se existia um efeito geral da posição sobre a sobrevivência e um teste para cada espécie para avaliar a influência da posição sobre as espécies.

Resultados

Chuva de sementes

Avaliando a chuva de sementes (número de sementes que caíram) nas três categorias de distância em relação à mancha foi observado que a abundância de sementes é positivamente influenciada pelas manchas (Kruskal-Wallis= 30,416, $p < 0,0001$), com o interior e a borda apresentando uma quantidade de sementes muito maior do que longe da mancha (FIGURA 2). Longe da mancha, em um ano, foram coletadas apenas 11 sementes (1 semente/m²), na borda e no interior foram coletadas 1756 (156 sementes/m²) e 3085 (274 sementes/m²) respectivamente.

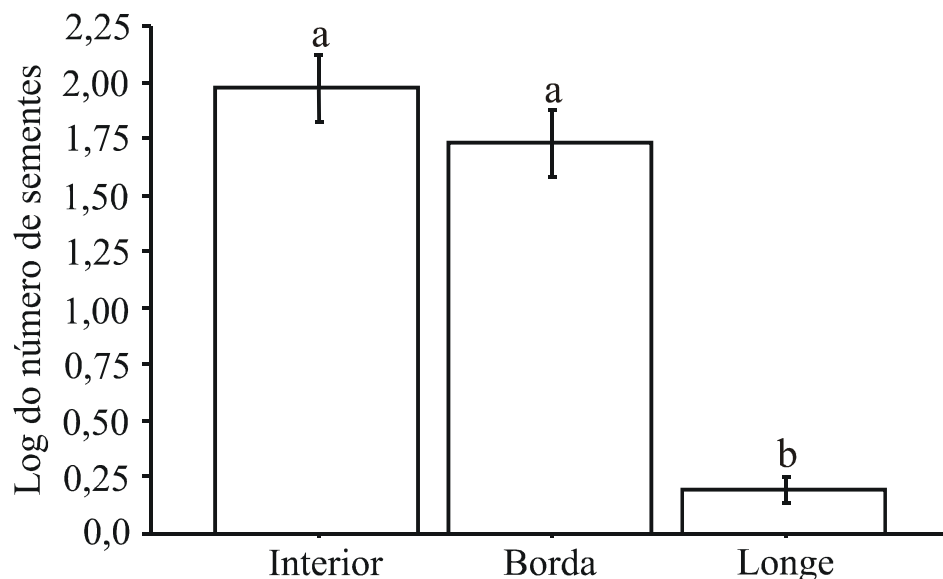


FIGURA 2. Log do número de sementes coletadas nas três categorias de distância em relação à mancha. Letras diferentes representam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) entre os tratamentos e linhas verticais o erro padrão.

Remoção de sementes

O experimento de remoção considerando todas as espécies juntas, mostrou que depois de sete dias de exposição, as manchas exerceram efeito negativo sobre o número de sementes (Kruska-Wallis, = 17,913, $p < 0,001$). Do total de 6300 sementes, 2830 (44,9%) foram removidas durante o experimento, com grande variação na taxa de remoção entre as espécies de plantas (variação de 5,3–82,6%) (FIGURA 3). Houve maior remoção no interior (1198 sementes, ou 42,3% do total removido) do que na borda (884 sementes, ou 31,2%) e longe da mancha (748 sementes, ou 26,4%). Avaliando a remoção para cada espécie, observamos que o número de sementes removidas diminuiu com o aumento da distância em relação à mancha para *C. hydrangeifolia*, *T. guianensis*, *Myrcia splendens* e *Byrsonima coccolobifolia* (Kruskal-Wallis= 19,111, $p < 0,001$ e Kruskal-Wallis = 10,730, $p = 0,005$, respectivamente). Para as outras duas espécies, *Qualea grandiflora* e *Brosimum gaudichaudii*, a remoção de sementes não foi influenciada pela distância da mancha (FIGURA 3).

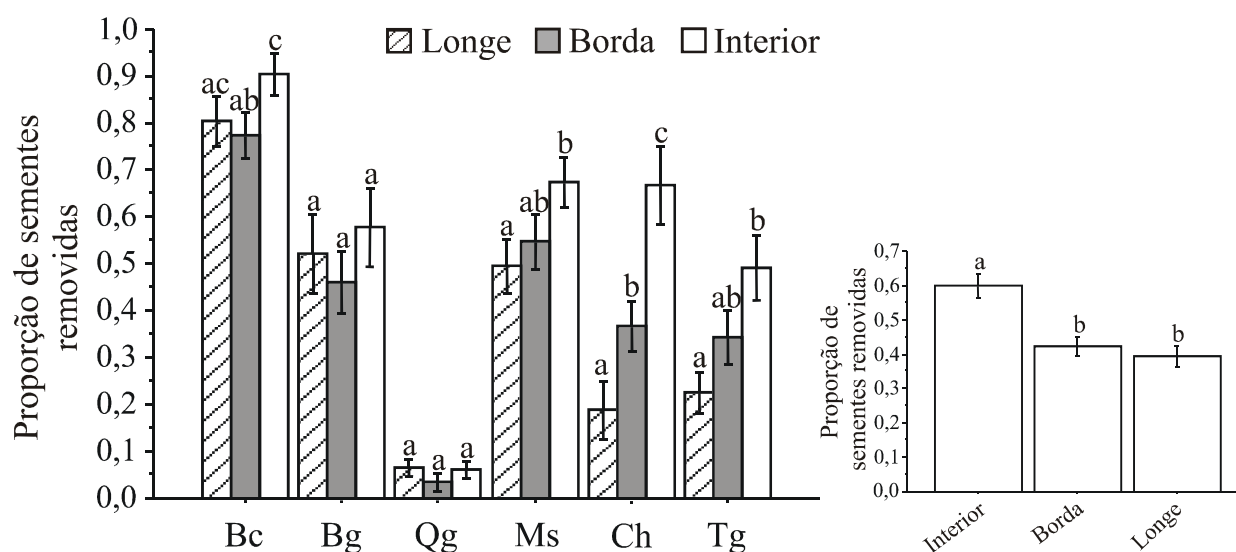


FIGURA 3. Proporção de sementes removidas depois de 7 dias de exposição nas três posições em relação à mancha, para Bc = *Byrsonima coccolobifolia*, Bg = *Brosimum gaudichaudii*, Qg = *Qualea grandiflora*, Ms = *Myrcia splendens*, Ch = *Coussarea hydrangeifolia* e Tg = *Tapirira guianensis*. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos e linhas verticais representam o erro padrão

Sobrevivência de plântulas

Nos primeiros 180 dias de observação (primeira estação seca depois do transplante) 228 (38,0%) das 600 mudas transplantadas haviam morrido e até o final do experimento (420 dias), 380 (63,3%) mudas transplantadas estavam mortas. O estabelecimento das plântulas considerando todas as espécies juntas, definido aqui como o número de plântulas que sobreviveram até o final do experimento, foi negativamente afetado pela distância em relação às manchas (Regressão logística, $\chi^2 = 4,315$, $df = 1$, $p = 0,038$), com maior probabilidade de estabelecimento no interior (40,5% - 81) e na borda (39,0% - 68) do que longe da mancha (30,5% - 61) (FIGURA 4A). Das cinco espécies analisadas, houve diferenças na sobrevivência apenas para duas delas: *C. hydrangeifolia* e *T. guianensis*. Para estas duas espécies a sobrevivência foi maior no interior do que distante das manchas, mas a sobrevivência na borda não diferiu do interior ou distante da mancha.

Avaliando a sobrevivência de plântulas na borda das manchas considerando todas as espécies juntas, observamos que a mortalidade foi significativamente influenciada pela posição em que as plântulas foram transplantadas (posição cardinal), com o sul apresentando significativamente menor mortalidade quando comparado com o oeste e norte e, marginalmente significativo quando comparado com o leste (TABELA 2). A sobrevivência das diferentes espécies não diferiu entre as posições cardinais, exceto para *M. splendens* que sobreviveu mais no sul do que no leste, norte e oeste (TABELA 2). Entretanto, para todas as demais espécies houve uma tendência de maior mortalidade nas faces sul e leste do que no norte e oeste.

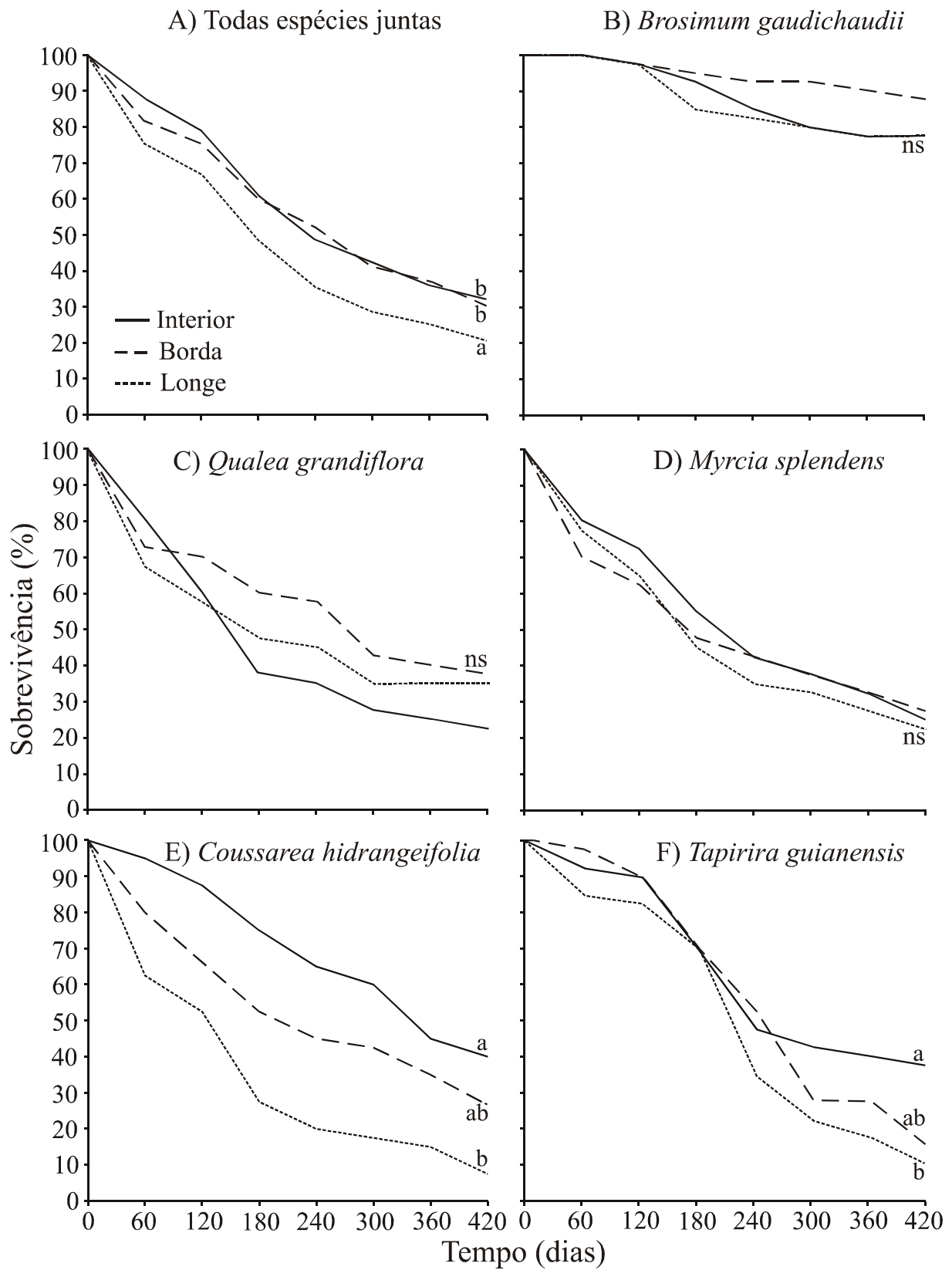


FIGURA 4. Sobrevivência de plântulas ao longo dos 420 dias de experimento nas três categorias de distância em relação à mancha, para todas as espécies juntas (A) e (B - F) para cada espécie arbórea. Espécies B e C são mais comuns no cerrado, espécies E e F são mais comuns em mata e

a espécie D comumente ocorre nos dois ambientes. Letras minúsculas indicam diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos.

TABELA 2. Número de mudas sobreviventes nas quatro posições cardinais depois de 420 dias de transplante. Letras diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas na sobrevivência entre as diferentes posições cardinais.

Espécies	Posição cardinal				χ^2	gl	p
	Norte	Oeste	Sul	Leste			
<i>Brosimum gaudichaudii</i> ^{\$}	16 (80%)	17 (85%)	16 (80%)	15 (75%)	0,625	3	0,891
<i>Qualea grandiflora</i> ^{\$}	4 (20%)	5 (25%)	8 (40%)	6 (30%)	2,136	3	0,545
<i>Myrcia splendens</i> ^{&}	1 (5,0%)	5 (25%)	12 (60%)	4 (20%)	16,301	3	0,001
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> ^ß	3 (15%)	3 (15%)	7 (35%)	5 (25%)	3,154	3	0,368
<i>Tapirira guianensis</i> ^ß	2 (10%)	3 (15%)	7 (35%)	7 (35%)	5,729	3	0,126
Todas espécies juntas	26 (26%)b	33 (33%)a	50 (50%)a	37 (37%)b	13,159	3	0,004

^{\$} espécies de cerrado, ^ß espécies de mata e [&] espécie que ocorre nos dois ambientes

Discussão

Os resultados deste estudo indicam que as manchas têm forte influência tanto sobre a chuva quanto sobre a remoção de sementes de espécies lenhosas. Também foi observado que a sobrevivência das plântulas foi maior próximo do que distante das manchas, entretanto, este efeito ocorreu apenas para espécies de mata, sugerindo que as manchas podem facilitar o estabelecimento de espécies arbóreas de mata em vegetação de cerrado, especialmente de espécies mais sensíveis às condições ambientais de área aberta. Além disso, foi observado que a posição onde as plântulas ocorrem ao longo da borda das manchas também parece ser importante para o estabelecimento destas plântulas, uma vez que estas tendem a sobreviver mais na face sul e oeste da mancha, comparada as faces leste e norte. Portanto a presença de manchas de vegetação arbórea tem um papel facilitador na regeneração da vegetação de cerrado em áreas de cerrado ralo.

Chuva de sementes

As medições da chuva de sementes mostraram que no interior das manchas são depositadas em média 274 sementes/m²/ano, na borda das manchas 156 sementes/m²/ano enquanto fora da borda este número é de apenas 1 semente/m²/ano, sugerindo que a disponibilidade de sementes pode explicar a baixa densidade de espécies arbóreas fora das manchas. De maneira similar, (Salazar *et al.* (2012a), avaliando a limitação de sementes de espécies arbóreas ao longo de um gradiente de árvores no cerrado observaram que o número total de diásporos foi menor em savanas abertas do que em fechadas e intermediárias. Uma alta limitação de sementes ao nível de comunidade já foi encontrada em savanas temperadas (Foster & Tilman 2003) e tropicais (Salazar *et al.* 2012a), o que pode ajudar a explicar a baixa densidade de árvores nestes ecossistemas, pois a abundância de árvores não pode aumentar tão rapidamente se as sementes não chegarem a todos os sítios. De acordo com Salazar *et al.* (2012b), a vegetação local é uma importante fonte de sementes, particularmente em savanas abertas e intermediárias, pois a abundância relativa de sementes reflete a abundância de espécies do local. Assim, a limitação de sementes de espécies arbóreas na savana, além de ser um filtro importante para a dinâmica de populações (Eriksson & Ehrlén 1992; Turnbull *et al.* 2000), também pode explicar a variação espacial na densidade de árvores ao longo da paisagem do Cerrado.

O baixo aporte de sementes longe das manchas quando comparado com a borda e o interior das manchas pode estar relacionado às poucas oportunidades de visitação pelos animais frugívoros em locais fora das manchas, devido à baixa disponibilidade de poleiros, alimento e abrigo, para estes animais (Duncan & Chapman 2003). Além disto, de acordo com Holl (1998), a disponibilidade dos pontos de pouso no campo pode atrair aves dispersoras e aumentar consideravelmente a deposição de sementes no local. Então, a presença de manchas em ambientes com limitação de sementes, pode ser uma importante fonte de propágulos, pois

direciona a chuva de sementes para áreas específicas produzindo um padrão de deposição nãoaleatório, aumentando assim a probabilidade de estabelecimento de espécies importantes para iniciar os processos sucessionais (Jordano et al. 2006).

Remoção de sementes

O experimento de remoção de sementes mostrou que aproximadamente 50% das sementes usadas (considerando todos os tratamentos e espécies) foram removidas após sete dias de exposição, sugerindo que eventos pós-dispersão, como a remoção de sementes, podem reduzir a disponibilidade de sementes e consequentemente limitar o recrutamento de plantas lenhosas. Essa taxa de remoção de 50% é comparável a outras estimativas feitas em áreas de cerrado (Christianini, Mayeacute-Nunes & Oliveira 2007). No presente estudo foi observado que a remoção de sementes aumenta com a proximidade da mancha, sugerindo que a disponibilidade de sementes e/ou o local onde as sementes são primariamente depositadas pode influenciar a susceptibilidade das sementes a serem removidas/predadas. A agregação de sementes (acúmulo de recursos) próximo das manchas devido à intensa chuva de sementes pode ter favorecido a maior remoção no interior. Os predadores pós-dispersão podem responder à densidade das sementes, concentrando suas atividades onde seus recursos são comuns e abundantes, o que provoca uma mortalidade proporcionalmente maior em áreas com grandes densidades de sementes (Janzen 1970; Connell 1971). Da mesma forma que os predadores de sementes podem concentrar sua atividade de forrageamento em áreas mais fechadas e com altas densidades de sementes, a baixa densidade de sementes em áreas abertas também pode explicar a baixa remoção distante das manchas (hipótese de escape). Além disso, a maior remoção próxima das manchas também pode ter sido influenciada pelo comportamento dos predadores, os quais tendem a evitar áreas abertas para minimizar o risco de serem predados (Osunkoya 1994; Sanchez-Cordero & Martinez-Gallardo 1998). Consequentemente, as sementes que caem em locais mais protegidos para os predadores tendem a ser mais suscetíveis a predação, o que acaba

gerando impactos negativos sobre o número de sementes e os padrões de recrutamento (Hulme 1998).

Embora a remoção de sementes, seja por predação ou por dispersão secundária, possa ser realizada por vários agentes (Hulme 1998; Pizo & Vieira 2004; Vaz Ferreira *et al.* 2011), neste estudo as formigas foram observadas como sendo o principal removedor de sementes. Entretanto, a taxa de remoção de sementes foi bastante variável entre as espécies, sendo muito baixa para *Q. grandiflora*, enquanto que para *B. coccolobifolia* mais de 80% das sementes foram removidas. Essas diferenças podem estar relacionadas principalmente às características físicas das sementes, como a presença de polpa ou elaiossomo. Enquanto *Q. grandiflora* não tem nenhum tipo de atrativo na semente (semente seca), *B. coccolobifolia*, que tem polpa com odor bastante forte, é aparentemente bastante atrativa para as formigas, uma vez que nas primeiras 48 horas de exposição, 65% das sementes dessa espécie já tinham sido removidas. Isto corrobora estudos que também mostraram maior remoção de sementes por formigas em espécies de plantas que apresentam algum tipo de substância atrativa na semente (Andersen & Ashton 1985; Christianini *et al.* 2007; Vaz Ferreira *et al.* 2011).

Com exceção de *B. gaudichaudii*, para todas as outras espécies a taxa de remoção diminuiu com o aumento da distância em relação à mancha, resultado que provavelmente está sendo influenciado pelo tamanho das sementes e pelas características do habitat. Como o ambiente fica mais aberto à medida que se distancia da mancha (menor cobertura arbórea) as sementes e/ou frutos que foram colocados na borda e distante da mancha ficaram mais expostos ao sol, o que causou a sua desidratação (J. Neves, obs. pess). Com a polpa desidratada os frutos perdem sua atratividade, o que provavelmente interferiu na atividade das formigas e consequentemente diminuiu a taxa de remoção destas sementes. Este efeito foi observado principalmente para as espécies que comumente ocorrem em ambientes florestais (*M. splendens*, *C. hydrangeifolia* e *T. guianensis*), provavelmente porque os frutos destas espécies, por serem menores, desidratam mais rápido sob as condições ambientais encontradas longe das manchas.

Então, as diferenças nas taxas de remoção entre os habitats (interior, borda e distante da mancha) encontrada para *M. splendens*, *C. hydrangeifolia*, *T. guianensis* e *B. gaudichaudii* pode ser devido às altas taxas de remoção por formigas ou ainda devido às diferenças na atividade das formigas entre esses habitats.

Apesar do peso da semente ser considerado uma característica importante para a remoção, principalmente nas situações em que as formigas são os principais removedores (Pérez *et al.* 2006; Vaz Ferreira *et al.* 2011), *B. gaudichaudii* cujas, sementes pesam em média ($7,3 \pm 3,2$ g), teve mais de 50% das suas sementes removidas nas primeiras 48 horas de exposição. Este resultado parece estar sendo influenciado principalmente pela identidade do removedor, que neste caso não foram as formigas e sim besouros escarabeídeos. Foi observado que estes besouros cavavam túneis sob os frutos para remover as sementes, as quais, na grande maioria das vezes, não foram encontradas depois de removidas, sugerindo que tanto as características físicas das sementes quanto a identidade dos removedores são importantes para determinar as taxas de remoção de sementes.

Sobrevivência de plântulas

Os resultados do experimento de transplante de mudas mostraram que a sobrevivência de plântulas foi maior próximo das manchas do que a céu aberto, sugerindo um efeito positivo da cobertura arbórea das manchas sobre a sobrevivência de plântulas. Estes resultados são semelhantes a outros estudos realizados no cerrado (Hoffmann 1996; Salazar *et al.* 2012b), os quais também observaram maior estabelecimento de espécies arbóreas em ambientes com maior cobertura arbórea. As melhores condições microclimáticas e edáficas propiciadas pelas manchas podem ter sido um dos fatores responsáveis pela maior sobrevivência de plântulas no interior e na borda do que distante das manchas. Além disso, a cobertura arbórea das manchas também pode ter influenciado a sobrevivência de plântulas indiretamente, reduzindo a competição entre plântulas e gramíneas, uma vez que a cobertura de gramíneas no interior (18,3%) e na borda

(59,5%) foi bem menor do que longe (84,3%) das manchas (ver capítulo 1). Nas savanas tropicais, microssítios próximos à copa de árvores são mais favoráveis para o estabelecimento e crescimento de plântulas de espécies arbóreas, pois nestes locais, são encontradas melhores condições microclimáticas (temperatura e umidade do ar) e edáficas (umidade e disponibilidade de nutrientes no solo), e menor competição entre gramíneas e plântulas de árvores (Hoffmann 1996; Iponga *et al.* 2009; van der Waal *et al.* 2009; Salazar *et al.* 2012b).

No entanto, apesar das manchas terem exercido efeito positivo sobre a sobrevivência das espécies arbóreas, este dependeu da origem da planta (mata ou cerrado). Para as duas espécies que ocorrem preferencialmente em ambientes de mata (*C. hydrangeifolia* e *T. guianensis*) a sobrevivência foi maior no interior e na borda das manchas, mas para as espécies que são mais comuns no cerrado (*B. gaudichaudii*, *Q. grandiflora*) e para a espécie que ocorre nos dois ambientes (*M. splendens*) a presença da mancha não influenciou a sobrevivência. Apesar da sobrevivência das espécies de cerrado não ter sido influenciada pela distância em relação à mancha, foi observada uma tendência destas espécies sobreviverem mais na borda (FIGURA 4). O limitado sucesso de árvores de floresta longe das manchas pode estar sendo influenciado pela sensibilidade dessas espécies ao microclima e/ou condições edáficas de ambientes abertos (Kellman & Miyanishi 1982; Belsky, Amundson & Duxbury 1989; Iponga *et al.* 2009). Por ter menor investimento em biomassa de raiz (menor razão raiz/parte aérea) (Moreira & Klink 2000; Hoffmann & Franco 2003; Hoffmann *et al.* 2004), Plântulas de espécies florestais são mais suscetíveis à baixa disponibilidade de nutrientes, baixa umidade do ar e do solo e altas temperaturas do que as plântulas de espécies de savana (Callaway 1995; Hoffmann 1996), o que pode reduzir sua habilidade em obter água e nutrientes e, conseqüentemente, dificultar seu estabelecimento em locais mais distantes das manchas.

A posição em que as plântulas foram transplantadas na borda das manchas (posição cardinal) também influenciou sua sobrevivência sendo que as faces sul e oeste apresentaram menor mortalidade que as outras posições. Embora a posição cardinal tenha influenciado a

sobrevivência apenas de *M. splendens*, para todas as outras espécies houve uma tendência das plântulas sobreviverem mais no sul e leste do que no norte e oeste (TABELA 2). Estes resultados sugerem que a posição em que as sementes germinam em relação à borda da mancha também pode definir o sucesso de estabelecimento de árvores no cerrado, pois no período mais crítico para o estabelecimento de plântulas (estação seca) as faces norte e oeste estão mais expostas à radiação solar (solstício de inverno). Assim, o efeito da posição cardinal pode ser também outro fator importante para o estabelecimento de espécies arbóreas, pois a probabilidade da espécie sobreviver aumenta, ainda mais, com a chegada de sementes na posição sul da borda da mancha. Isto demonstra que as condições de temperatura, umidade e disponibilidade de nutrientes encontradas na face sul da borda das manchas abrem espaços para o estabelecimento de espécies lenhosas mais sensíveis, como as espécies de mata, que não suportariam as condições estressantes encontradas na área aberta.

Portanto, a presença de manchas arbóreas parece ser de fundamental importância para o recrutamento de plantas e conseqüentemente para a regeneração de áreas de cerrado, pois, além de proporcionarem um aumento na disponibilidade de sementes, as condições microclimáticas e edáficas fornecidas pelas árvores (capítulo 1) favorecem o estabelecimento e a sobrevivência de espécies arbóreas de ambientes florestais em áreas de cerrado ralo.

Referências bibliográficas

- Aguiar, M. & Sala, O. (1994) Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, **70**, 26–34.
- Aide, T.M. & Cavelier, J. (1994) Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, **2**, 219–229.
- Alados, C.L., Gotor, P., Ballester, P., Navas, D., Escos, J.M., Navarro, T. & Cabezudo, B. (2006) Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **87**, 103–113.
- Andersen, A.N. & Ashton, D.H. (1985) Rates of seed removal by ants at heat and woodland sites in southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, **10**, 381–390.
- Andersen, A.N. (1989) How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia*, **81**, 310–315.

- Arantes, A. & Monteiro, R. (2002) A família Myrtaceae na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana*, **3**, 111–127.
- Baniya, C.B., Solhoy, T. & Vetaas, O.R. (2009) Temporal changes in species diversity and composition in abandoned fields in a trans-Himalayan landscape, Nepal. *Plant Ecology*, **201**, 383–399.
- Bartimachi, A., Neves, J. & Pedroni, F. (2008) Predação pós-dispersão de sementes do angico *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg. (Leguminosae-Mimosoideae) em mata de galeria em Barra do Garças, MT. *Revista Brasileira de Botânica*, **31**, 215–225.
- Belsky, A. (1994) Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, **75**, 922–932.
- Belsky, A., Amundson, R. & Duxbury, J. (1989) The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied ...*, **26**, 1005–1024.
- Bertness, M.D. & Callaway, R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, **9**, 191–3.
- Bocchese, R.A., Oliveira, A.K.M. de, Favero, S., Garnés, S.J.S. & Laura, A.V. (2008) sementes e estabelecimento de plântulas a partir da utilização de árvores isoladas e poleiros artificiais por aves dispersoras de sementes, em área de Cerrado. *Revista Brasileira de ...*, **16**, 207–213.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 387–394.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958–1965.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Campbell, M.L. & Clarke, P.J. (2006) Seed dynamics of resprouting shrubs in grassy woodlands: Seed rain, predators and seed loss constrain recruitment potential. *Austral Ecology*, **31**, 1016–1026.
- Cardoso, E., Moreno, M.I.C., Bruna, E.M. & Vasconcelos, H.L. (2009) Mudanças fitofisionômicas no cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na estação ecológica do panga, uberlândia - MG. *Caminhos de Geografia*, **10**, 254–268.
- Chaneton, E.J., Mazía, C.N. & Kitzberger, T. (2010) Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe–woodland ecotone. *Journal of Ecology*, **98**, 488–497.
- Christianini, A. V, Mayeacute-Nunes, A.J. & Oliveira, P.S. (2007) The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*, **23**, 343–351.
- Clark, J.S., Macklin, E. & Wood, L. (1998) Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern appalachian forests. *Ecological Monographs*, **68**, 213–235.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*, **111**, 1119–1144.

- Connell, J.H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations* (eds P.J. Boer & G.R. Gradwell), pp. 298–312. PUDOC, Wageningen.
- Costa, A.A. & Araújo, G.M. de. (2001) Comparação da vegetação arbórea de cerrado e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica*, **15**, 63–72.
- Dalling, J.W., Hubbell, S.P. & Silvera, K. (1998) Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*, **86**, 674–689.
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J. & Hubbell, S.P. (2002) Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, **90**, 714–727.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T. & Muermann, C. (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, **145**, 341–350.
- De Villiers, A.J., Van Rooyen, M.W. & Theron, G.K. (2001) The role of facilitation in seedling recruitment and survival patterns, in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments*, **49**, 809–821.
- De Villiers, A.J., Van Rooyen, M.W. & Theron, G.K. (2001) The role of facilitation in seedling recruitment and survival patterns, in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments*, **49**, 809–821.
- Dickie, I.A., Schnitzer, S.A., Reich, P.B. & Hobbie, S.E. (2007) Is oak establishment in old-fields and savanna openings context dependent? *Journal of Ecology*, **95**, 309–320.
- Duncan, R.S. & Chapman, C.A. (2003) Tree–Shrub Interactions During Early Secondary Forest Succession in Uganda. *Restoration Ecology*, **11**: 198–207.
- Eiten, (1979) Formas fisionômicas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, **2**, 139–148.
- Eriksson, O. & Ehrlén, J. (1992) Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*, **91**, 360–364.
- Facelli, J. & Pickett, S. (1991) Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, **57**, 1–32.
- Foster, B.L. & Tilman, D. (2003) Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology*, **91**, 999–1007.
- Furley, P.A. (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, **8**, 223–241.
- Galindo-González, J., Guevara, S. & Sosa, V.J. (2008) Bat- and Bird-Generated Seed Rains at Isolated Trees in Pastures in a Tropical Rainforest. *Conservation Biology*, **14**, 1693–1703.
- Ganade, G. & Brown, V.K. (2002) Succession in Old Pastures of Central Amazonia: Role of Soil Fertility and Plant Litter. *Ecology*, **83**, 743–754.
- Ganade, G., Zanini, L. & Hübel, I. (2008) Facilitation versus competition in neotropical old-fields: A case study after *Pinus taeda* cultivation in Brazil. *Agricultural Succession in the Neotropics* (ed R.W. Myser), pp. 221–230. Springer Science+Business Media, LLC, New York, NY.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, **148**, 185–206.
- Haridasan, M. (2005) Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG., **3**, 295–303.

- Hoffmann, W. a, Orthen, B. & Franco, A.C. (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia*, **140**, 252–60.
- Hoffmann, W. a. & Franco, A.C. (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, **91**, 475–484.
- Hoffmann, W.A. (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, **84**, 383–393.
- Hoffmann, W.A. (2000) Post-Establishment Seedling Success in the Brazilian Cerrado: A Comparison of Savanna and Forest Species. *Biotropica*, **32**, 62–69.
- Holl, K.D. (1998) Do Bird Perching Structures Elevate Seed Rain and Seedling Establishment in Abandoned Tropical Pasture? *Restoration Ecology*, **6**, 253–261.
- Horn, H. (1974) The ecology of secondary succession. *Annual review of ecology and systematics*, **5**, 25–37.
- Hulme, P.E. (1998) Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **1**, 32–46.
- Iponga, D.M., Milton, S.J. & Richardson, D.M. (2009) Soil type, microsite, and herbivory influence growth and survival of *Schinus molle* (Peruvian pepper tree) invading semi-arid African savanna. *Biological Invasions*, **11**, 159–169.
- Janzen D.H. (1970) Herbivores and number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Jordano, P. M., Galetti, M.A., Pizo, M.A. & Silva, R. (2006) Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. *Biologia da Conservação* (Eds C.F.D. Rocha, H.G. Bergallo, M.A.S. Alves & M. Van Sluys), pp. 411–436. Rima, São Paulo.
- Kanegae, M.F., Braz, V. da 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.
- Kellman, M. & Miyanishi, K. (1982) Forest seedling establishment in neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography*.
- Kellman, M. (1979) Soil enrichment by neotropical savanna trees. *The Journal of Ecology*.
- Kellman, M. (1985) Forest seedling establishment in Neotropical savannas: transplant experiments with *Xylopia frutescens* and *Calophyllum brasiliense*. *Journal of Biogeography*.
- Lima, S.C. & Bernardino, A.R. (1992) Mapeamento dos solos da bacia do ribeirão panga. *Sociedade e Natureza*, **4**, 77–84.
- Ludwig, F., Kroon, H. de, Berendse, F. & Prins, H. (2004) The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology*, **170**, 93–105.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J. & Bellot, J. (2001) Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications*, **11**, 1641–1655.
- Manning, A.D., Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2006) Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation*, **132**, 311–321.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K. (1992) The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, **73**, 68–77.

- Moreira AG, Klink CA (2000) Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian Savannas. *Ecotropicos*, **13**, 43–51
- Moreira, A.G. & Klink, C.A. (2000) Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos*, **13**, 43–51.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278–285.
- Oliveira Filho, A. T. & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical savanna* (eds P.S Oliveira & R.S. Marquis), pp. 91-120. Columbia University Press, New York.
- Osunkoya, O.O. (1994) Postdispersal survivorship of north Queensland rain- forest seeds and fruits: effects of forest, habitat and species. *Australian Journal of Ecology*, **19**, 52–64.
- Pérez, E.M., del Mar Weisz, M., Lau, P. & Bulla, L. (2006) Granivory, seed dynamics and suitability of the seed-dish technique for granivory estimations in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 255.
- Perkins, S.R. & Owens, M.K. (2002) Growth and biomass allocation of shrub and grass seedlings in response to predicted changes in precipitation seasonality. , 107–120.
- Pickett, S., Collins, S. & Armesto, J. (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, **53**, 335–371.
- Pizo, M.A. & Vieira, E.M. (2004) Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology*, **64**, 669–676.
- Ranal, M.A. (2003) Soil Spore Bank of Ferns in a Gallery Forest of the Ecological Station of Panga, Uberlandia, MG, Brazil. *American Fern Journal*, **93**, 97–115.
- Reis, A., Bechara, F.C. & Tres, D.R. (2010) Nucleation in tropical ecological restoration. *Scientia Agricola*, **67**, 244–250.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B. M. T. (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: ambiente e flora* (Eds S.M. Sano & S.P. Almeida), pp. 89-166. Embrapa Cerrados, Planaltina.
- Riginos, C. (2009) Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology*, **90**, 335–40.
- Rosa, R., Lima, S.C. & Assunção, W.L. (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & Natureza*, **3**, 91-108.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012a) Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. *Journal of Ecology*, **100**, 1411–1421.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012b) Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology*, **213**, 273–287.
- Sanchez-Cordero, V. & R. Martinez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 139–151.
- Sassaki, R.M. & Felipe, G.M. (1999) Single-Seeded Fruits and Seedling Establishment in *Dalbergia miscolobium* Benth. (Papilionaceae). , **31**, 591–597.
- Schiavini, I. & Araujo, G.M. (1989) Considerações sobre a vegetação da Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). *Sociedade e Natureza*, **1**, 61-65.

- Scholes, R.J. & Archer, S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas¹. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 517–544.
- Setterfield, S. (2002) Seedling establishment in an Australian tropical savanna: effects of seed supply, soil disturbance and fire. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 949–959.
- Sharam, G.J., Sinclair, A.R.E., Turkington, R. & Jacob, A.L. (2009) The savanna tree *Acacia polyacantha* facilitates the establishment of riparian forests in Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Tropical Ecology*, **25**, 31–40.
- Siqueira, A. de S., Araújo, G.M. de & Schiavini, I. (2006) Caracterização florística da Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Carneiro, Lagamar, MG, Brasil. *Biota Neotropica*, **6**, 0.
- Smit, C., Béguin, D., Buttler, A. & Müller-Schärer, H. (2005) Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *Journal of Vegetation Science*, **16**, 209–214.
- Smit, C., Díaz, M. & Jansen, P. (2009) Establishment limitation of holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) in a Mediterranean savanna — forest ecosystem. *Annals of Forest Science*, **66**, 511–511.
- Stevens, M. Henry, H., Bunker, D.E., Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. (2004) Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise. *Journal of Ecology*, **92**, 339–347.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J. & Rees, M. (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, **88**, 225–238.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J. & Peet, R.K. (1998) Factors Influencing Succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. *Ecosystems*, **1**, 511–523.
- Turner, T. (1983) Facilitation as a successional mechanism in a rocky intertidal community. *American Naturalist*, **121**, 729–738.
- Uriarte, M., Caham, C.D., Thompson, J., Zimmerman, J.K. & Brokaw, N. (2005) Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *Journal of Ecology*, **93**, 291–304.
- Van der Waal, C., de Kroon, H., de Boer, W.F., Heitkönig, I.M.A., Skidmore, A.K., de Knegt, H.J., van Langevelde, F., van Wieren, S.E., Grant, R.C., Page, B.R., Slotow, R., Kohi, E.M., Mwakiwa, E. & Prins, H.H.T. (2009) Water and nutrients alter herbaceous competitive effects on tree seedlings in a semi-arid savanna. *Journal of Ecology*, **97**, 430–439.
- Vaz Ferreira, A., Bruna, E.M. & Vasconcelos, H.L. (2011) Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. *Oikos*, **120**, 1013–1022.
- Zanini, L., Ganade, G. & Hübel, I. (2006) Facilitation and competition influence succession in a subtropical old field. *Plant Ecology*, **185**, 179–190.
- Zar, Jerrold H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey. 662p.

CAPÍTULO 3

EFEITO DO SOMBREAMENTO, DA COMPETIÇÃO COM GRAMÍNEAS E DA ADIÇÃO DE NUTRIENTES SOBRE O ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS NO CERRADO

Resumo

Uma das principais questões sobre o Cerrado é a determinação dos fatores responsáveis pela dinâmica e distribuição de suas fitofisionomias. Cobertura arbórea, disponibilidade de nutrientes e competição entre gramíneas e plântulas de árvores são considerados fatores importantes para explicar a dinâmica de colonização e o limitado estabelecimento de espécies arbóreas em fitofisionomias não florestais do cerrado. Para avaliar o efeito destes fatores sobre o estabelecimento de espécies arbóreas em áreas de cerrado aberto, foi avaliada experimentalmente a influência do sombreamento, da disponibilidade de nutrientes e da competição com gramíneas sobre a sobrevivência e o crescimento inicial de plântulas de espécies arbóreas no Cerrado. O estudo foi realizado na área de cerrado ralo da Estação ecológica do Panga, Uberlândia/MG. Independentemente da espécie transplantada, o sombreamento das manchas teve efeito positivo sobre a sobrevivência de plântulas. As gramíneas também beneficiaram a sobrevivência, mas o efeito foi dependente da espécie. *Tapirira guianensis* e *Coussarea hydrangeifolia* sobreviveram mais em parcelas com gramíneas do que em parcelas sem gramíneas. Já a adição de fertilizantes não teve nenhuma influência sobre a sobrevivência. Avaliando o efeito dos tratamentos sobre o crescimento, foi observado que *Brosimum gaudichaudii* não foi influenciado por nenhum dos tratamentos. Já *Tapirira guianensis* cresceu mais em parcelas fertilizadas. Para *Myrcia splendens*, o sombreamento foi positivo para o crescimento, mas dependeu da presença ou não de gramíneas e da fertilização. De maneira geral, os resultados deste estudo confirmam a hipótese de que o efeito positivo da cobertura arbórea sobre as condições microclimáticas e edáficas (radiação solar, temperatura e umidade do ar, disponibilidade de água e nutrientes no solo) pode ser responsável pela maior sobrevivência e abundância de plântulas lenhosas em áreas de cerrado aberto, e que assim estas manchas atuam como núcleos facilitadores para o estabelecimento de espécies arbóreas em áreas savânicas em regeneração.

Palavras chaves: fertilização, remoção de gramíneas, sombreamento artificial, sobrevivência de plântulas

Introdução

As savanas são ecossistemas caracterizados pela coexistência de espécies arbóreas (árvores e arbustos) e herbáceas (principalmente gramíneas) na paisagem. A razão entre gramíneas e vegetação arbórea, assim como a biomassa total acima do solo, caracteriza as fazes da savana (Scholes & Archer, 1997). A diferença na composição de espécies neste ambiente gera uma das principais questões sobre o Cerrado, que é a determinação dos fatores responsáveis pela dinâmica e distribuição de suas fitofisionomias (Henriques 2005). (Oliveira Filho & Ratter 2002; Ribeiro & Walter 2008). O balanço entre estas duas formas de vida influencia a produção vegetal e animal, e tem impactos profundos sobre diversos aspectos da função do ecossistema, incluindo carbono, nutrientes e hidrologia (Scholes & Archer, 1997; Sankaran, M., Ratnam, J. & Hanan, N. P., 2004). Vários fatores têm sido propostos para explicar a dinâmica de colonização e o limitado estabelecimento de árvores em vegetações não florestais do Cerrado, incluindo fatores abióticos como a limitação de nutrientes, a baixa umidade do solo e do ar e os valores extremos de temperatura (Hoffmann 1996; Gómez-Aparicio *et al.* 2005; Iponga *et al.* 2009) e bióticos como a limitação na dispersão, a predação de sementes, a herbivoria e a competição com herbáceas (Davis *et al.* 1999; Dalling *et al.* 2002; Chaneton *et al.* 2010; Salazar *et al.* 2012a).

Espécies arbóreas de ambientes florestais exibem menores taxas de crescimento e de sobrevivência em ambientes abertos do que espécies arbóreas de cerrado, pois estas espécies são sensíveis às condições abióticas destes ambientes (Hoffmann 2000; Hoffmann, Orthen & Nascimento 2003). Condições ambientais estressantes, como baixa disponibilidade de água e nutrientes no solo associada a altas temperaturas tornam este ambiente extremamente limitante para o estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas florestais. Além disso, características das plântulas de árvores de floresta, tais como raízes superficiais e menor razão entre raiz e parte aérea (Moreira & Klink 2000; Hoffmann & Franco 2003; Hoffmann *et al.* 2004) e maior

necessidade de nutrientes, principalmente nos estágios iniciais de plântulas, podem limitar a sobrevivência e o estabelecimento destas espécies nestas áreas (Scholes 1990). Além das espécies arbóreas florestais serem limitadas por fatores abióticos, a competição com gramíneas por luz, água e/ou nutrientes também exerce um forte efeito sobre o crescimento e sobrevivência de plântulas (Ludwig *et al.* 2001). Vários autores observaram que o estabelecimento de espécies arbóreas em comunidades dominadas por gramíneas é limitado, e em alguns casos, até mesmo totalmente impedido, devido à competição entre estas espécies (Sharam *et al.* 2006; Davis *et al.* 1999; van der Waal *et al.* 2009).

As gramíneas, por apresentarem um sistema radicular denso e superficial, são consideradas competidoras mais eficientes do que as plântulas de espécies arbóreas para a obtenção de recursos nas camadas mais superficiais do solo. Além disso, a densa e constante biomassa de gramíneas pode suprimir o crescimento de plântulas de árvores, uma vez que muitas espécies arbóreas são intolerantes ao sombreamento (Belsky & Canham 1994; Peltzer & Köchy 2001; Hoffmann & Haridasan 2008; Harrington 1991). Uma densa camada herbácea também pode interferir na penetração das raízes das espécies lenhosas (Nepstad *et al.* 1991). Apesar das gramíneas terem um efeito negativo sobre a sobrevivência de algumas espécies arbóreas, estudos têm demonstrado que elas também podem ter efeito positivo, pois o sombreamento fornecido por elas pode facilitar a germinação de algumas espécies arbóreas, por melhorar as condições microclimáticas (Scholes & Archer 1997; Riginos & Young 2007; van der Waal *et al.* 2009).

Embora os fatores abióticos e bióticos limitem o estabelecimento das espécies arbóreas florestais em ambientes abertos, existe certos fatores, como por exemplo o sombreamento de indivíduos arbóreos adultos, que podem “amenizar” tais condições e desta forma facilitar o estabelecimento e o crescimento destas espécies nesses ambientes. A presença de árvores em ambientes abertos pode promover uma melhoria nas condições edáficas e microclimáticas destes microssítios. O solo sob estas árvores pode apresentar maior quantidade de nutrientes e matéria orgânica, devido ao acúmulo de serapilheira (Soriano & sala 1986; Aguiar & Sala 1994;

Manning *et al.* 2006), menores temperaturas superficiais e maior umidade durante o período seco, devido ao sombreamento (Gómez-Aparicio *et al.* 2005). Menores temperaturas associadas com maior umidade do ar reduzem a evaporação e o estresse hídrico das plantas do sub-bosque, e, conseqüentemente, favorecem o estabelecimento de plântulas (Mordelet & Menault 1995; Manning *et al.* 2006; Zanini, *et al.* 2006). Além disso, a presença destas árvores pode beneficiar o estabelecimento de plântulas indiretamente, reduzindo a competição entre gramíneas e espécies arbóreas, uma vez que elas podem alterar a composição, a distribuição espacial e a produtividade de gramíneas (Belsky 1994; Scholes & Archer 1997; Ludwig *et al.* 2001; Riginos 2009). Neste estudo, avaliamos experimentalmente a influência da cobertura arbórea, da disponibilidade de nutrientes e da competição com gramíneas sobre o estabelecimento e desenvolvimento inicial de plântulas de espécies arbóreas no Cerrado. Nossa hipótese é de que o sombreamento favorece o estabelecimento de plântulas, enquanto a competição com gramíneas atua como inibidor. Já a adição de fertilizante poderá tanto facilitar como inibir o estabelecimento, dependendo se o fertilizante acentuará ou não a competição entre gramíneas e plântulas de espécies de arbóreas.

Material e métodos

Áreas de estudo

O presente estudo foi realizado na área de cerrado ralo da Estação Ecológica do Panga, localizada a 30 km da cidade de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. O cerrado ralo é uma fitofisionomia que ocupa cerca de 34% da EEP (Cardoso *et al.* 2009) caracterizada por uma vegetação formada por um denso estrato herbáceo-graminoso, árvores e arbustos espaçados com altura média de dois a três metros e cobertura arbórea variando de 5% a 20% (Ribeiro & Walter 1998) (ver FIGURA 1A, capítulo 1). O clima local é característico do Cerrado Brasileiro com duas estações bem definidas, verões chuvosos (outubro a março) e inverno seco (abril a setembro), com uma temperatura média anual de 22 °C e pluviosidade anual de aproximadamente 1600 mm (Rosa *et al.* 1991).

Desenho experimental e tratamentos

Para determinar o efeito do sombreamento, das gramíneas e da adição de nutrientes sobre o estabelecimento e desenvolvimento de espécies arbóreas foi feito um experimento fatorial envolvendo três fatores: sombreamento, gramíneas e fertilização. Para a realização do experimento foram estabelecidas 18 parcelas de 2 x 2 em área de cerrado ralo da EEP, distantes pelo menos 10 metros das árvores circunvizinhas. Cada parcela de 2 x 2 m foi dividida em quatro subparcelas de 1 x 1 m, as quais foram submetidas a quatro tratamentos diferentes: (i) sem gramíneas e com adição de nutrientes, (ii) sem gramíneas e sem adição de fertilizantes, (iii) com gramínea e com adição de fertilizantes e (iv) com gramíneas e sem adição de nutrientes (controle) (FIGURA 1A).

Para avaliar o efeito do sombreamento, das 18 parcelas usadas neste estudo nove foram selecionadas aleatoriamente e cobertas com tela sombrite de 65% de cobertura, posicionada a 1,0 m de altura acima da superfície do solo (FIGURA 1B). Foi usada uma tela com essa porcentagem de cobertura para simular o sombreamento natural das manchas na área de estudo durante a estação seca, que foi em média 62,8%. O objetivo deste experimento foi avaliar se a maior abundância e sobrevivência de plântulas encontrada sob a cobertura da copa de manchas (Capítulo 1) pode ser explicada pelo sombreamento. Para avaliar o efeito da competição entre gramíneas e plântulas sobre o estabelecimento e crescimento de plântulas de espécies arbóreas, nas parcelas sem gramíneas (sem competição) as gramíneas foram retiradas manualmente, inclusive as raízes. Durante o experimento estas parcelas foram monitoradas para retirar as gramíneas, caso estas voltassem a crescer.

No tratamento com adição de fertilizantes foi feita uma aplicação de fertilizantes baseada na diferença no teor médio de nutrientes entre o interior de manchas e a área aberta (longe das manchas). A fertilização foi feita apenas para tornar a área aberta semelhante ao interior das manchas quanto à disponibilidade de fósforo (P), cálcio (Ca), potássio (K) e magnésio (Mg), uma vez que o objetivo deste tratamento foi avaliar se a diferença na disponibilidade de

nutrientes entre o interior de manchas e a área aberta (distante das manchas) explica a maior abundância e a maior sobrevivência de plântulas nestes locais. Foi aplicado o equivalente a 0,44 g/m² de P como P₂O₅ em pó, 5,0 g/m² de K como KCl e 450 g/m² de magnésio como MgSO₄. A correção do Ca foi feita junto com o P, pois o fertilizante usado para corrigir o P continha 18 % de Ca na sua composição. Para uma melhor distribuição do fertilizante nas parcelas, antes de ser adicionado o fertilizante foi misturado a 500 g de solo da área e aplicado manualmente no mesmo dia que as plântulas foram transplantadas. Para evitar a contaminação do tratamento sem adição de nutrientes, o fertilizante foi adicionado nas parcelas de 1 x 1 m que estavam na parte mais baixa das parcelas de 2 x 2 m.

Para avaliar o efeito dos tratamentos sobre a sobrevivência e crescimento de plântulas, mudas de quatro espécies arbóreas foram transplantadas para as parcelas de 1 x 1 m, sendo uma de *Brosimum gaudichaudii* e duas de *Myrcia splendens*, *Tapirira guianensis* e *Coussarea hydrangeifolia*, totalizando 16 mudas por parcela de 2 x 2 m. Foi usada apenas uma muda de *B. gaudichaudii* por parcelas devido à dificuldade em obter sementes para germinação. As mudas de todas as espécies usadas neste experimento foram produzidas a partir de sementes coletadas na área de estudo e germinadas em casa de vegetação. Após a germinação, todas as plântulas foram mantidas na casa de vegetação em sacos plásticos, contendo solo coletado em uma área de cerrado típico localizada nas proximidades, até a realização do transplante em abril de 2012 (FIGURA 1C). Depois de transplantados, os indivíduos que morreram num período de uma semana foram replantados e depois de 14 meses foi registrado o número de indivíduos que permaneceram vivos. No final do experimento os indivíduos sobreviventes foram arrancados com as raízes e secos em estufa a 60 °C até peso constante, para obter a biomassa (em gramas) da raiz e da parte aérea.

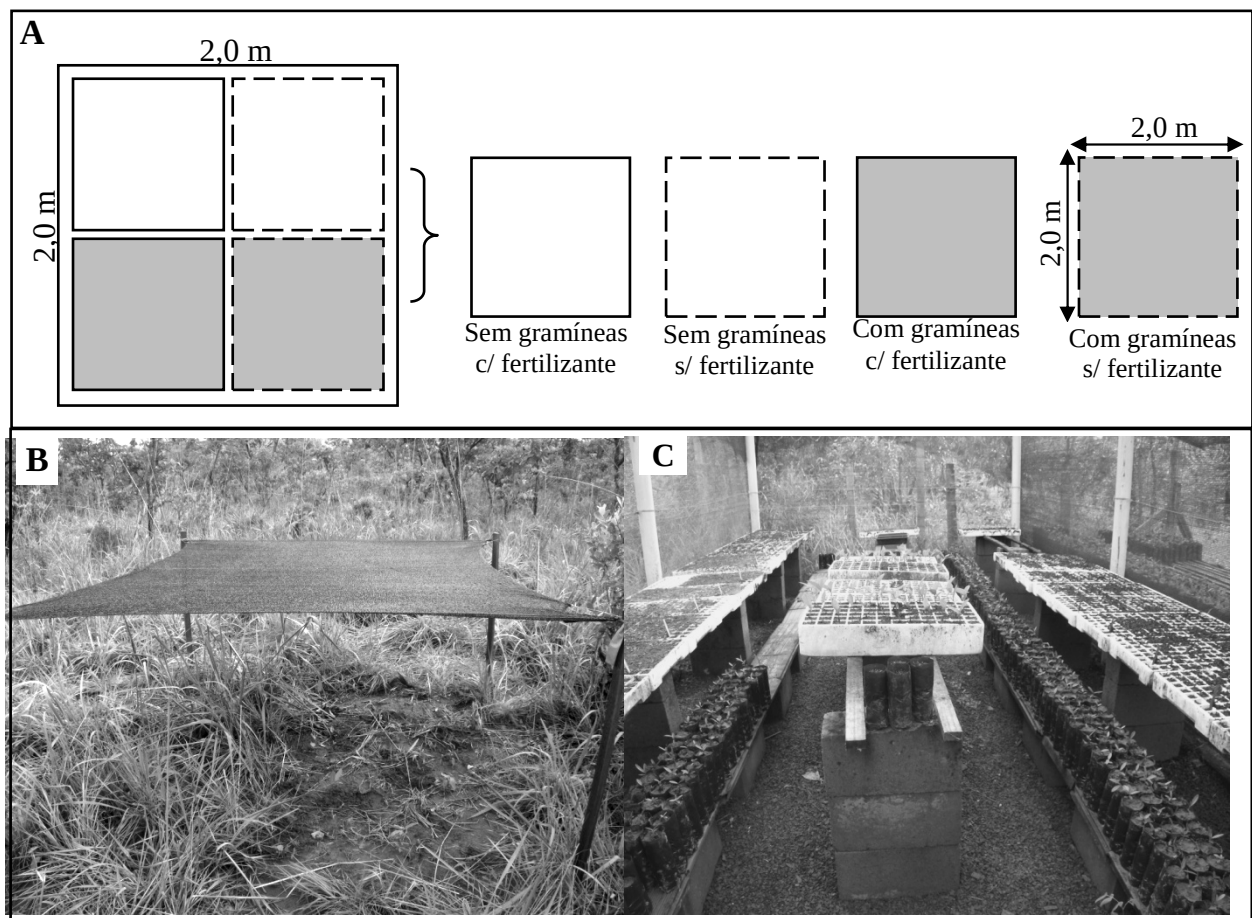


FIGURA 1. (A) Desenho experimental de uma das vinte parcelas de 2 x 2 m com a manipulação de gramíneas e nutrientes, (B e C) figuras mostrando como foi feito o experimento de sombreamento artificial e a preparação das plântulas para transplante.

Análise estatística

Para testar o efeito dos tratamentos (sombreamento, fertilização e competição com gramíneas) sobre o crescimento (acúmulo de biomassa) de plântulas de diferentes espécies arbóreas foi usada análise de variância fatorial (ANOVA). Foram feitas análises em separado para as diferentes espécies, exceto para *C. hydrangeifolia*, para qual não foi possível fazer nenhuma análise devido a alta mortalidade. Para atender as premissas da ANOVA quanto a normalidade e homogeneidade de variâncias, os dados de biomassa foram transformados em logaritmo ($x + 1$). Para testar a diferença no número de plântulas vivas ou mortas entre os

diferentes tratamentos (sombreamento, competição com gramíneas e fertilização), utilizou-se um modelo log linear generalizado (glm), para dados com distribuição de Poisson. Estas análises foram feitas usando o programa R (Crawley 2005; R Development Core Team 2011).

Resultados

Sobrevivência

O número de plântulas vivas aos 14 meses após o transplante foi bastante variável entre as espécies, sendo maior para *M. splendens* (94%) e *B. gaudichaudii* (90,3%), do que para *T. guianensis* (71,5%) e *C. hydrangeifolia* (34,3%). Plântulas que foram sombreadas tiveram maior sobrevivência do que as plântulas transplantadas em pleno sol e este resultado foi independente da espécie (TABELA 1, FIGURA 2). A presença de gramíneas também afetou a sobrevivência das plântulas, mas este efeito foi dependente da espécie (TABELA 1). A cobertura de gramíneas não afetou a sobrevivência de *B. gaudichaudii* e *M. splendens*, mas para *T. guianensis* e *C. hydrangeifolia* a sobrevivência foi maior em parcelas com gramíneas do que em parcelas sem gramíneas (FIGURA 2). Já a adição de fertilizantes não teve nenhuma influência significativa sobre a sobrevivência das plântulas das quatro espécies estudadas.

TABELA 1. Resultados da análise loglinear (glm) testando o efeito do sombreamento, da competição com gramíneas e da fertilização sobre a sobrevivência de plântulas de quatro espécies arbóreas.

Tratamentos	Gl	Deviance	Nível de significância
Espécie	3	34,786	***
Fertilização	1	0.000	NS
Gramíneas	1	0.000	NS
Sombreamento	1	0.000	NS
Sobrevivência	1	83,280	***
Espécie * fertilização	3	0.000	NS
Espécie * gramínea	3	0.000	NS
Fertilização * gramínea	1	0.000	NS
Espécie * sombreamento	3	0.000	NS
Fertilização * sombreamento	1	0.000	NS
Gramíneas * sombreamento	1	0.000	NS
Espécie * sobrevivência	3	150,982	***
Fertilização * sobrevivência	1	1,074	NS
Gramínea * sobrevivência	1	41,870	***
Sombreamento * sobrevivência	1	27,380	***
Espécie * fertilização * Gramínea	3	0.028	NS
Espécie * fertilização * sombreamento	3	0.016	NS
Espécie * gramínea * sombreamento	3	0.792	NS
Fertilização * gramínea * sombreamento	1	0.002	NS
Espécie * fertilização * sobrevivência	3	3,124	NS
Espécie * gramínea * sobrevivência	3	12,720	**
Fertilização * gramínea * sobrevivência	1	2,110	NS
Espécie * sombreamento * sobrevivência	3	1,801	NS
Fertilização * sombreamento * sobrevivência	1	2,708	NS
Gramínea * sombreamento * sobrevivência	1	0.138	NS
Espécie * fertilização * gramínea * sombreamento	3	0.203	NS
Espécie * fertilização * gramínea * sobrevivência	3	0.130	NS
Espécie * fertilização * sombreamento * sobrevivência	3	5,344	NS
Espécie * capim * sombreamento * sobrevivência	3	1,677	NS
Fertilização * gramínea * sombreamento * sobrevivência	1	1,331	NS
Espécie*fertilização*gramínea*sombreamento *sobrevivência	3	1,308	NS

NS = Não significativo; **** < 0,0001; ** < 0,01; * < 0,05;

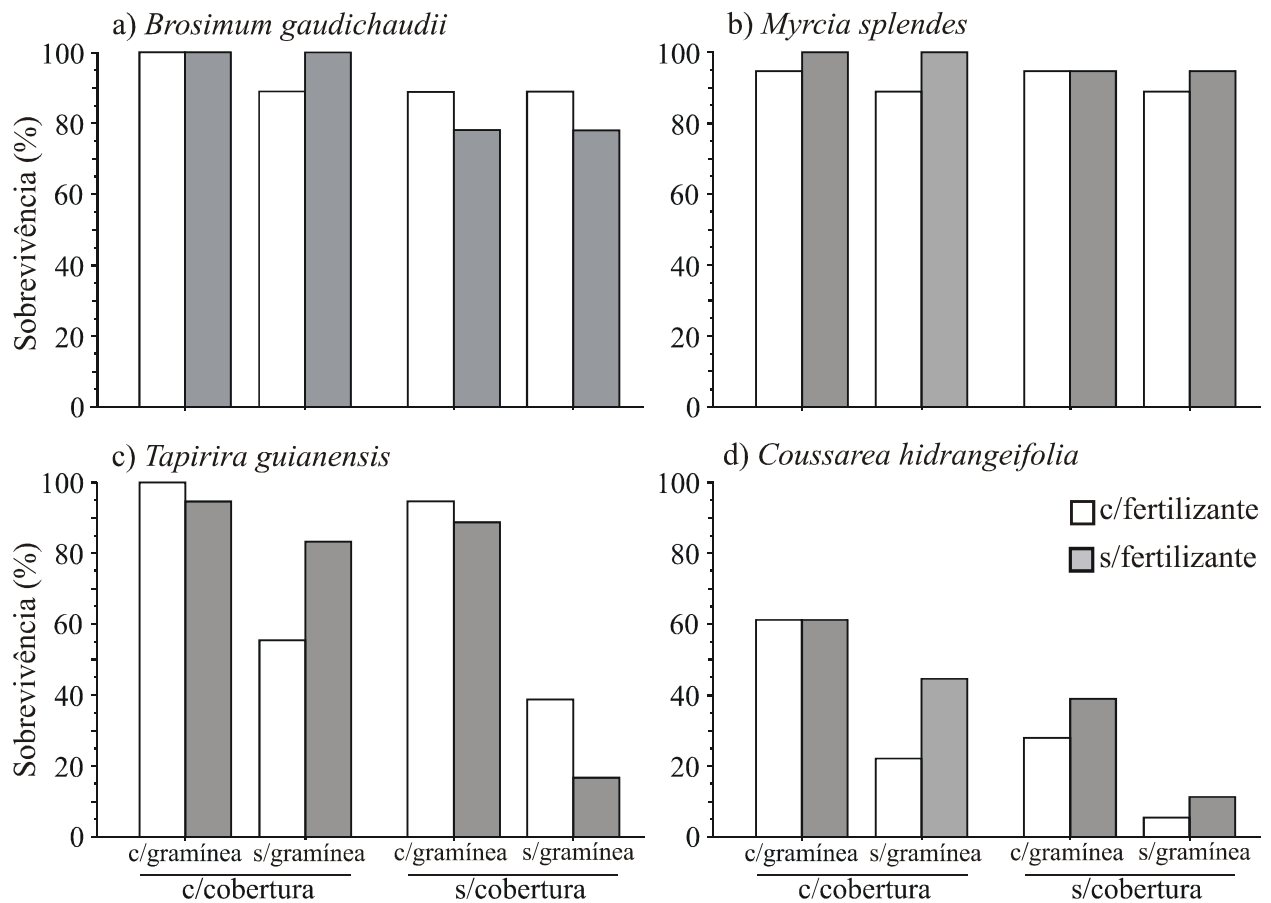


FIGURA 2. Porcentagem de plântulas que sobreviveram após 14 meses de transplante em diferentes combinações de tratamentos de sombreamento, competição e fertilização. Asteriscos indicam nível de significância: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,0001$.

Crescimento

Avaliando o efeito dos tratamentos sobre o crescimento (biomassa total) das espécies depois de 14 meses de transplante, foi observado que o crescimento de *B. gaudichaudii* não foi influenciado por nenhum dos tratamentos (TABELA 2, FIGURA 4a), mas *M. splendens* teve o crescimento significativamente afetado pelo sombreamento. Plântulas de *M. splendens* com sombreamento cresceram mais do que as não sombreadas. Porém a direção e a magnitude deste efeito dependeram da presença de gramíneas e da fertilização (TABELA 2, FIGURA 4b). Para *T. guianensis*, o crescimento só foi afetado pela fertilização (TABELA 2), sendo que as plântulas que receberam fertilizantes cresceram mais do que as plântulas que não receberam fertilizantes (FIGURA 4c).

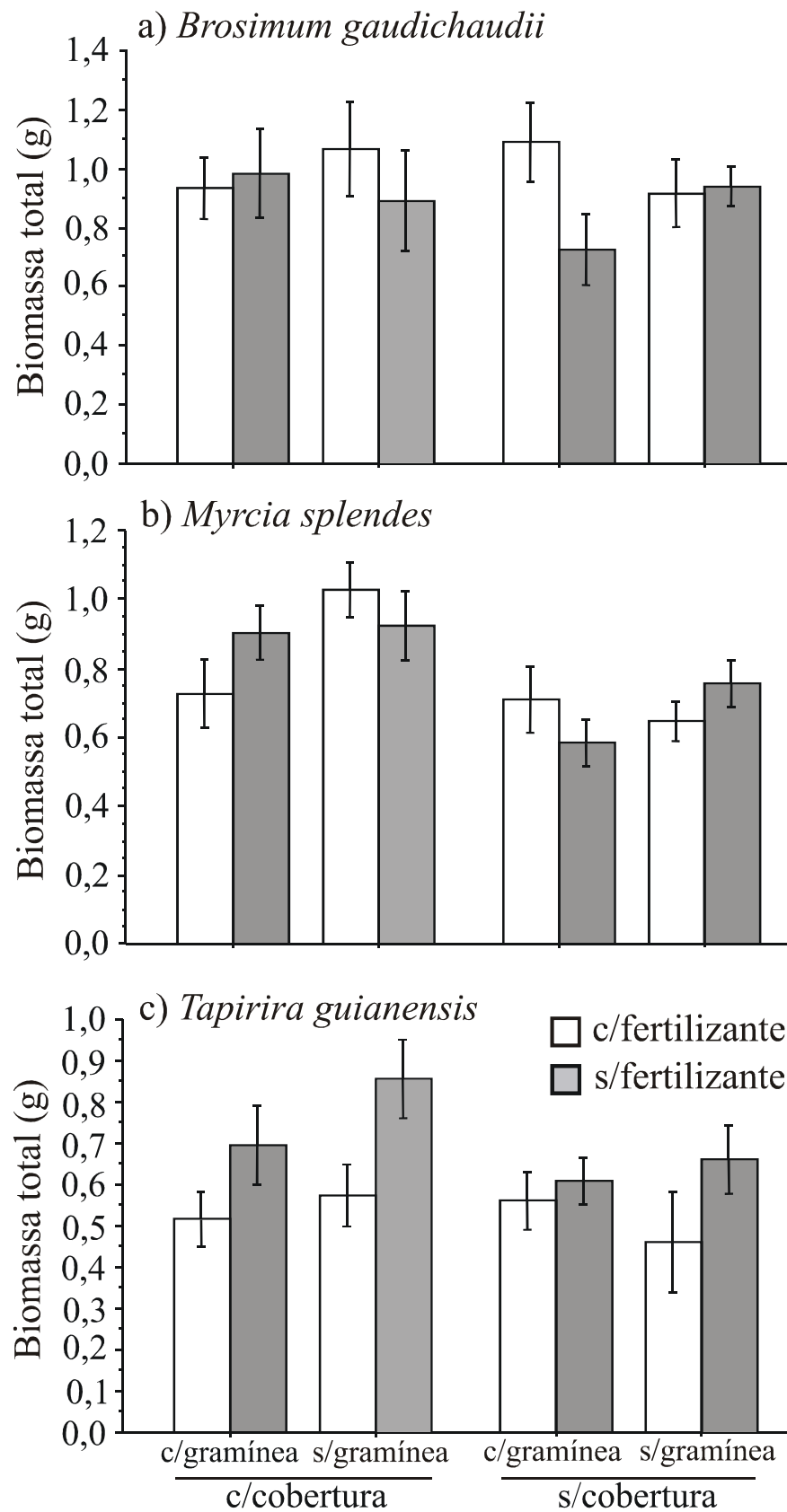


FIGURA 4. Logaritmo do crescimento de plântulas (biomassa total) de três espécies arbóreas depois de 14 meses de transplante para diferentes combinações de tratamentos de sombreamento, competição e fertilização. Linhas verticais indicam o erro padrão.

TABELA 2. Resultados da ANOVA (valores de *F* e *p*) para o crescimento (biomassa total) de plântulas arbóreas submetidas a diferentes tratamentos de sombreamento, de competição com gramíneas e de fertilização.

Tratamentos	<i>B. gaudichaudii</i>		<i>M. splendens</i>		<i>T. guianensis</i>	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Sombreamento	0,290	0,593	14,116	< 0,001	1,568	0,214
Gramíneas	0,048	0,828	3,508	0,063	0,358	0,551
Fertilização	1,589	0,213	0,050	0,824	6,333	0,014
Sombreamento * gramíneas	0,001	0,978	0,908	0,342	0,891	0,348
Sombreamento * Fertilizante	0,318	0,575	0,177	0,675	0,568	0,453
Gramíneas * fertilizante	0,196	0,660	0,048	0,828	0,814	0,369
Sombreamento * gramíneas * fertilizante	2,532	0,117	4,921	0,028	0,029	0,865

Valores em negrito indicam diferenças estatisticamente significativas.

Discussão

Efeito dos tratamentos sobre a sobrevivência

Os resultados apresentados neste estudo mostraram que independente da espécie o sombreamento teve um efeito positivo sobre o estabelecimento das espécies arbóreas uma vez que a sobrevivência das plântulas foi maior em parcelas cobertas do que em parcelas sem cobertura. As gramíneas também influenciaram a sobrevivência, mas este efeito dependeu da espécie, enquanto que a adição de fertilizantes não foi importante para a sobrevivência das espécies.

A sobrevivência das plântulas foi maior nas parcelas sombreadas provavelmente porque o sombreamento causado pela cobertura artificial melhorou as condições microclimáticas e edáficas destes sítios. De acordo com alguns autores, o sombreamento diminui a penetração da luz, reduz a radiação solar e a temperatura superficial do solo, e eleva a umidade relativa, o que potencialmente pode aumentar o estabelecimento e a sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas (Manning *et al.* 2006; Sharam *et al.* 2009; Salazar *et al.* 2012b).

Apesar de o sombreamento ter favorecido todas as espécies usadas neste estudo, as espécies que ocorrem principalmente em ambientes de mata, como *C. hydrangeifolia* e *T. guianensis*, responderam mais a cobertura do que *B. gaudichaudii* e *M. splendens*, que são espécies savânicas. Isto sugere que espécies de mata são mais dependentes do sombreamento para se estabelecerem em ambientes abertos do que espécies savânicas, pois as primeiras além de ter raízes mais superficiais tem um menor investimento em biomassa de raiz (menor razão raiz/parte aérea) (Moreira & Klink 2000; Hoffmann & Franco 2003; Hoffmann *et al.* 2004), características que pode reduzir a habilidade das espécies florestais em obter água e nutrientes e consequentemente dificultar o seu estabelecimento em áreas de cerrado aberto. Assim este resultado está de acordo com a hipótese proposta de que o sombreamento favoreceria o estabelecimento de espécies arbóreas em ambientes de cerrado, principalmente para espécies de floresta.

As gramíneas também foram importantes para estabelecimento de plântulas, mas apenas para as espécies de mata, uma vez que a sobrevivência destas espécies foi maior na presença de gramíneas. A maior sobrevivência de *T. guianensis* e *C. hydrangeifolia* nas parcelas com gramíneas provavelmente está relacionado aos efeitos positivos das gramíneas sobre as condições microclimáticas, como diminuição da radiação solar e da temperatura superficial do solo (Aide & Cavelier 1994; Maestre *et al.* 2001; Valladares & Pugnaire 1999). Maestre *et al.* (2001) avaliando o efeito da gramínea *Stipa tenacissima* sobre a sobrevivência, crescimento e fisiologia de três espécies de arbustos, também observaram uma maior sobrevivência de plântulas de arbustos na presença da gramínea, aparentemente devido o efeito de *S. tenacissima* sobre a fertilidade do solo, o microclima e a disponibilidade de água.

Se a presença de gramíneas pode melhorar o microclima e favorecer o crescimento e a sobrevivência de plântulas (Aide & Cavelier 1994; Maestre *et al.* 2001), a sua ausência pode aumentar o déficit hídrico e a temperatura do solo, devido a alta intensidade de luz, o que

consequentemente pode elevar a mortalidade de espécies arbóreas, principalmente as de floresta. Assim, embora seja amplamente conhecido que o estabelecimento de espécies arbóreas seja limitado na presença de gramíneas (Davis *et al.* 1999; Hoffmann & Haridasan 2008; Riginos 2009), os resultados do presente estudo sugerem que em ecossistemas com altas temperaturas e intensidade de luz e baixa disponibilidade de água, as gramíneas podem agir mais como facilitadores do que inibidoras do estabelecimento de espécies arbóreas.

Apesar de vários estudos terem destacado a importância da disponibilidade de nutrientes para o estabelecimento de árvores em ecossistemas savânicos (Sarmiento *et al.* 2006; John *et al.* 2007), a adição de fertilizantes, pelo menos na quantidade usada neste estudo, não foi importante para a sobrevivência de nenhuma das espécies arbóreas transplantadas. Este resultado indica que outros fatores como, o sombreamento e as condições microclimáticas, sejam mais importantes para o estabelecimento de espécies arbóreas em áreas de cerrado aberto do que a disponibilidade de nutrientes. No entanto, a ausência de resposta encontrada neste experimento pode estar relacionada com a quantidade de fertilizante utilizado no experimento (0,44 g/m² de P 5,0 g/m² de K e 450 g/m² de magnésio), que pode não ter sido suficiente para se detectar um efeito sobre a sobrevivência. Portanto, este estudo sugere que a maior abundância e sobrevivência de plântulas lenhosas observadas no interior de manchas em áreas de cerrado ralo (Capítulo 1 e 2) não estão sendo influenciadas pela maior disponibilidade de nutrientes neste sítio.

Efeito dos tratamentos sobre o crescimento

Avaliando o efeito dos tratamentos sobre o crescimento de espécies arbóreas, os resultados mostraram que enquanto *B. gaudichaudii* não teve o crescimento influenciado por nenhum dos tratamentos, mas *T. guianensis* cresceu mais em parcelas fertilizadas. Para *M. splendens* o sombreamento foi positivo para o crescimento, mas dependeu da presença ou não de gramíneas e da fertilização. Para *C. hydrangeifolia* não foi possível analisar o efeito dos

tratamentos devido a sua alta mortalidade, o que indica que esta espécie é extremamente sensível a ambientes abertos.

O crescimento de *B. gaudichaudii* não foi influenciado pelos tratamentos provavelmente porque esta espécie está adaptada às condições ambientais das fisionomias savânicas do Cerrado como, alta intensidade de luz, temperatura elevada e baixa disponibilidade de água e nutrientes no solo. Espécies savânicas, como o *B. gaudichaudii*, têm maior investimento inicial em biomassa radicular (menor razão raiz/parte aere) quando comparado com espécies de mata (Moreira & Klink 2000; Hoffmann & Franco 2003; Hoffmann *et al.* 2004), o que deve melhorar a capacidade de aquisição de água e nutrientes e consequentemente possibilitar que estas espécies se desenvolvam bem mesmo em ambientes com alto estresse ambiental. Já espécies de mata, como *T. guianensis* e *C. hidrangeifolia*, além de serem mais sensíveis às condições ambientais requerem maior quantidade de nutrientes para se desenvolverem principalmente nos estágios iniciais de desenvolvimento (Hoffmann & Franco 2003; Hoffmann *et al.* 2003; Hoffman *et al.* 2005), o que pode resultar em um baixo estabelecimento e crescimento de espécies de floresta em ambientes abertos. Mesmo não influenciando na sobrevivência das plântulas, a adição de fertilizantes favoreceu o crescimento de duas espécies, sugerindo que a baixa disponibilidade de nutrientes pode limitar o desenvolvimento inicial de algumas espécies arbóreas em áreas de cerrado aberto. Além disso, também foi observado que as espécies apresentaram diferentes respostas aos tratamentos indicando que o efeito do sombreamento, da competição com gramíneas e da disponibilidade de nutrientes sobre o crescimento provavelmente depende das características e das necessidades de cada espécie.

De maneira geral, os resultados deste estudo confirmam a hipótese de que o efeito positivo da cobertura arbórea sobre as condições microclimáticas e edáficas (radiação solar, temperatura e umidade do ar, disponibilidade de água e nutrientes no solo) pode ser responsável pela maior abundância e sobrevivência de plântulas lenhosas em áreas de cerrado aberto, e que

assim estas manchas atuam como agente facilitador para o estabelecimento de espécies arbóreas em áreas savânicas em regeneração.

Referência bibliográficas

- Aguiar, M. & Sala, O. (1994) Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, **70**, 26–34.
- Aide, T.M. & Cavelier, J. (1994) Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, **2**, 219–229.
- Belsky, A. (1994) Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, **75**, 922–932.
- Belsky, A.A.J. & Canham, C.D. (1994) Forest gaps and savanna trees An application of patch dynamics in two ecosystems. *BioScience*, **44**, 77–84.
- Cardoso, E., Moreno, M.I.C., Bruna, E.M. & Vasconcelos, H.L. (2009) Mudanças fitofisionômicas no cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na estação ecológica do panga, uberlândia - MG. *Caminhos de Geografia*, **10**, 254–268.
- Chaneton, E.J., Mazía, C.N. & Kitzberger, T. (2010) Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe–woodland ecotone. *Journal of Ecology*, **98**, 488–497.
- Crawley, M.J. (2005) *Statistics An Introduction Using R*. John Wiley & Sons, Ltd, Imperial College London, UK.
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J. & Hubbell, S.P. (2002) Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, **90**, 714–727.
- Davis, M.A., Wragge, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T. & Muermann, C. (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*, **145**, 341–350.
- Eiten (1979) Formas fisionômicas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, **2**, 139–148.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. & Boettinger, J.L. (2005) Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 191.
- Harrington G.N. (1991) Effects of soil moisture on shrub seedling survival in a semiarid grassland. *Ecology*, **72**, 1138–1149.
- Henriques, R. P. B. (2005). Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do Cerrado. In: Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação.

- ed. A. Scariot, J.C. Souza-Silva & J.M. Felfili, pp.73-92. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Hoffman, W.A., Franco, A.C., Moreira, M.Z. & Haridasan, M. (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, **19**, 932–940.
- Hoffmann, W. a, Orthen, B. & Franco, A.C. (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia*, **140**, 252–60.
- Hoffmann, W. a. & Franco, A.C. (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, **91**, 475–484.
- Hoffmann, W. a., Orthen, B. & Nascimento, P.K.V. Do. (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology*, **17**, 720–726.
- Hoffmann, W.A. & Haridasan, M. (2008) The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, **33**, 29–36.
- Hoffmann, W.A. (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, **84**, 383–393.
- Hoffmann, W.A. (2000) Post-Establishment Seedling Success in the Brazilian Cerrado: A Comparison of Savanna and Forest Species. *Biotropica*, **32**, 62–69.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**, 1966–1975.
- Iponga, D.M., Milton, S.J. & Richardson, D.M. (2009) Soil type, microsite, and herbivory influence growth and survival of *Schinus molle* (Peruvian pepper tree) invading semi-arid African savanna. *Biological Invasions*, **11**, 159–169.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. & Foster, R.B. (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 864–9.
- Ludwig, F., Kroon, H., Prins, H.H.T. & Berendse, F. (2001) Effects of nutrients and shade on tree-grass interactions in an East African savanna. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 579–588.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J. & Bellot, J. (2001) Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications*, **11**, 1641–1655.
- Manning, A.D., Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2006) Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation*, **132**, 311–321.
- Mordelet, P. & Menault, J.C. (1995) Influence of trees on above- ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 223–228.
- Moreira, A.G. & Klink, C.A. (2000) Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos*, **13**, 43–51.
- Nepstad, D., Uhl, C. & Serrão, E.A.S. (1991) Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio*, **20**, 248–255.
- Oliveira Filho, A. T. & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical*

- savanna. ed. Oliveira, P. S. & R. S. Marquis, pp. 91-120. Columbia University Press New York.
- Peltzer, D.A. & Köchy, M. (2001) Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology*, **89**, 519–527.
- R Development Core Team (2011) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (1998). Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Cerrado: ambiente e flora, ed. S. M. Sano & S. P. Almeida, pp. 89-166. Embrapa Cerrados Planaltina.
- Riginos, C. & Young, T.P. (2007) Positive and Negative Effects of Grass, Cattle, and Wild Herbivores on Acacia Saplings in an East African Savanna. *Oecologia*, **153**, 985–995.
- Riginos, C. (2009) Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology*, **90**, 335–40.
- Rosa, R., Lima, S. C. & Assunção, W. L. (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & Natureza*, **3**, 91-108.
- Rosa, R., Lima, S.C. & Assunção, W. L. (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & Natureza*, **3**, 91-108.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012a) Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology*, **213**, 273–287.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2012b) Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. *Journal of Ecology*, **100**, 1411–1421.
- Sarmiento, G., da Silva, M.P., Naranjo, M.E. & Pinillos, M. (2006) Nitrogen and phosphorus as limiting factors for growth and primary production in a flooded savanna in the Venezuelan Llanos. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 203–212.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas¹. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 517–544.
- Scholes, R.J. (1990) The Influence of Soil Fertility on the Ecology of Southern African Dry Savannas. *Journal of Biogeography*, **17**, 415–419.
- Sharam, G., Sinclair, A.R.E. & Turkington, R. (2006) Establishment of broad-leaved thickets in Serengeti, Tanzania: the influence of fire, browsers, grass competition, and elephants. *Biotropica*, **38**, 599-605.
- Sharam, G.J., Sinclair, A.R.E., Turkington, R. & Jacob, A.L. (2009) The savanna tree *Acacia polyacantha* facilitates the establishment of riparian forests in Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Tropical Ecology*, **25**, 31–40.
- Valladares, F. & Pugnaire, F.I. (1999) Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments assessed with a crown architecture model. *Annals of Botany*, **83**, 459-469.
- Van der Waal, C., de Kroon, H., de Boer, W.F., Heitkönig, I.M.A., Skidmore, A.K., de Knegt, H.J., van Langevelde, F., van Wieren, S.E., Grant, R.C., Page, B.R., Slotow, R., Kohi, E.M., Mwakiwa, E. & Prins, H.H.T. (2009) Water and nutrients alter herbaceous competitive effects on tree seedlings in a semi-arid savanna. *Journal of Ecology*, **97**, 430–439.

Zanini L., Ganade G. & Hübel I. (2006) Facilitation and competition influence succession in a subtropical old field. *Plant Ecology*, **185**, 179-190.

Conclusão geral

Os resultados deste estudo sugerem que manchas de vegetação arbórea em áreas de cerrado aberto podem facilitar o estabelecimento e promover o processo de sucessão em ambientes de cerrado, já que estas exercem um efeito positivo tanto sobre os fatores abióticos (nutrientes, umidade do solo e temperatura) quanto bióticos (competição com gramíneas, limitação na dispersão e a predação/remoção de sementes). Assim, de maneira geral, os resultados deste estudo mostram que o efeito positivo da cobertura arbórea das manchas sobre as condições microclimáticas e edáficas e sobre a chuva de sementes pode ser responsável pela maior abundância e sobrevivência de plântulas lenhosas próximo do que longe das manchas. Também fica evidente que o sucesso no estabelecimento de espécies lenhosas em ambientes de cerrado não é controlado por um único fator, mas sim por uma interação de fatores que em conjunto facilitam o estabelecimento e aceleram o processo de sucessão de áreas de cerrado perturbadas.

Portanto, esta tese apresenta importantes resultados para a conservação e manejo do Cerrado, mostrando que manchas de vegetação arbóreas em áreas de cerrado aberto podem

facilitar o recrutamento, a sobrevivência e o estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas, e consequentemente acelerar o processo de sucessão e regeneração natural em áreas savânicas em regeneração.