ECOLOGIA DE POPULAÇÕES DE *Stylosanthes guianensis* (Aubl.)
Sw. (LEGUMINOSAE-PAPILIONOIDEAE)

ANTONIO RESENDE SOARES

Engenheiro Florestal

Orientador: Prof. Dr. PAULO SODERO MARTINS

Tese apresentada à Escola Superior
de Agricultura "Luiz de Queiroz",
da Universidade de São Paulo, para
obtenção do título de Doutor em
Genética e Melhoramento de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Dezembro - 1980

À

Maria Nilda

e nossos filhos,

Larissa

Cristiano

Fabrício

Vássia

participantes desta caminhada.

BIOGRAFIA

Antonio Resende Soares nasceu na cidade de Bom Sucesso, Estado de Minas Gerais, em 12 de setembro de 1941. Em dezembro de 1965 colou grau de Engenheiro Florestal pela Universidade Federal do Paraná. De março de 1966 a janeiro de 1967 estagiou na Direção-Geral dos Serviços Florestais e Aquícolas de Portugal. Regressando ao Brasil, exerceu suas atividades profissionais na Companhia Sul Americana de Reflorestamento, no Estado de São Paulo e, posteriormente, no Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais. Em fevereiro de 1969 foi admitido na Escola Superior de Agricultura de Lavras onde exerce, até o momento, atividades de ensino e pesquisa. Em novembro de 1971 ingressou no Centro Tropical de Ensino e Investigação do Instituto Interamericano de Ciências Agrícolas, em Turrialba (Costa Rica), onde obteve o grau de *Magister Scientiae* em fevereiro de 1973. Em fevereiro de 1977 foi admitido como estudante regular do Curso de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, à nível de Doutorado, da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo.

AGRADECIMENTOS

O autor agradece o apoio recebido durante a realização do Curso e deste trabalho às seguintes pessoas e entidades:

. Prof. Dr. Paulo Soderó Martins, pela orientação dedicada e amizade.

. À Escola Superior de Agricultura de Lavras (ESAL) e à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (ESALQ) pela oportunidade de realização do curso.

. Ao Programa Interinstitucional de Capacitação de Docentes da CAPES, pelo apoio financeiro recebido durante o curso.

. Ao Instituto de Zootecnia da Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo, pela realização da Análise Calorimétrica em seu Laboratório Geral de Análise Bromatológica.

. Ao Prof. Dr. Natal Antonio Vello, pelas sugestões durante a instalação dos ensaios.

. Ao Prof. Dr. Nelson Ventorim, pelos encargos assumidos com o meu afastamento das atividades docentes da ESAL.

. Aos colegas do Curso de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, em especial ao Eng^o Agr^o Mauro Nóbrega da Costa e à Naturalista Alice Batistin, pela ajuda na coleta dos dados.

. Aos Senhores Alaor de Oliveira (Lolo) e João Alcine, funcionários do Departamento de Genética da ESALQ, pelos auxílios prestados.

. À Sra. Celeida Mara Tubertini Maciel pela dactilografia dos manuscritos.

ÍNDICE

	Página
LISTA DE TABELAS	vii
LISTA DE FIGURAS	x
1. RESUMO	01
2. INTRODUÇÃO	03
3. REVISÃO DE LITERATURA	07
3.1. Taxonomia de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw. ...	07
3.2. Morfologia e Distribuição Geográfica	10
3.3. Informações Gerais sobre <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	11
3.4. Distribuição Espacial	13
3.5. Distribuição Fracionária de Energia	18
3.6. Dispersão de Sementes e Influência do Microambiente na Germinação	26
4. MATERIAL E MÉTODOS	32
4.1. Distribuição Espacial	32
4.2. Distribuição Fracionária de Energia	34
4.3. Dispersão de Sementes	36
4.4. Influência do Microambiente na Germinação das Sementes	37
4.4.1. Influência da profundidade de semeadura .	37
4.4.2. Influência da microtopografia do solo ...	38

	Página
5. RESULTADOS	41
5.1. Distribuição Espacial	41
5.2. Distribuição Fracionária de Energia	43
5.3. Dispersão de Sementes	45
5.4. Influência do Microambiente na Germinação das Sementes.	46
6. DISCUSSÃO	48
7. CONCLUSÕES	60
8. SUMMARY	62
9. LITERATURA CITADA	64
10. APÊNDICE	72

LISTA DE TABELAS

	Página
Tabela 1. Características gerais das populações de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw. utilizadas no ensaio de distribuição fracionária de energia	73
Tabela 2. Número de quadrados (unidades de amostras de 05, m x 0,5 m) contendo plantas de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw e <i>S. scabra</i> Vog. numa área de pastagem	74
Tabela 3. Número de quadrados (unidades de amostras de 0,5 m x 0,5 m) contendo plantas de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw., <i>S. scabra</i> Vog. e <i>Desmodium adscendens</i> (Sw) DC. numa área de pastagem	75
Tabela 4. Densidade e frequência de plantas de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw. e <i>S. scabra</i> Vog. obtidas pelo método de isonomas de Ashby e Pidgeon e pelo método "transect".	76
Tabela 5. Distribuição fracionária de biomassa em raízes, ramos, folhas, brácteas e sementes, em dez populações de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw., expressada em porcentagem do peso seco, durante um ciclo de crescimento	77

Tabela 6. Distribuição fracionária de energia em raízes, ramos, folhas, brácteas e sementes, em dez populações de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw., expressada em porcentagem de energia em calorias, durante um ciclo de crescimento	78
Tabela 7. Quantidade de energia em cal/g, na matéria original parcialmente seca, de dez populações de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw. Média de duas determinações em bomba calorimétrica tipo Parr	79
Tabela 8. Análise de variância da quantidade de energia em cal/g de matéria parcialmente seca, para os diferentes tipos de órgãos de dez populações de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	80
Tabela 9. Idade média, em dias, para início da floração e esforço reprodutivo médio (ER) de dez populações de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	81
Tabela 10. Análise de variância da porcentagem de germinação, da porcentagem de sobrevivência e da altura média das plântulas aos 85 dias, em cinco profundidades de semeadura de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	82

Tabela 11. Médias de porcentagem de germinação, porcentagem de sobrevivência e altura de plântulas aos 85 dias, em cinco profundidades de semeadura de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	83
Tabela 12. Análise de variância da porcentagem de plântulas existentes aos 55 e 90 dias em relação ao número de sementes semeadas e altura média das plântulas aos 90 dias, de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw., em quatro níveis de variação de microtopografia do solo	84
Tabela 13. Média da porcentagem de plântulas existentes aos 55 e 90 dias em relação ao número de sementes semeadas e altura das plântulas aos 90 dias, de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw., em quatro níveis de variação de microtopografia do solo	85

LISTA DE FIGURAS

	Página
Fig. 1. Detalhes dos tratamentos mostrando a variação na microtopografia do solo	86
Fig. 2. Aparelho utilizado para medir a variância na microtopografia do solo	87
Fig. 3. Distribuição espacial de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw. e <i>S. scabra</i>	88
Fig. 4. Distribuição de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) e de <i>S. scabra</i> Vog. em relação à frequência de <i>Desmodium adscendens</i> (Sw). DC.	89
Fig. 5. Distribuição de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) e de <i>S. scabra</i> Vog. em relação à proporção de pangola: batatais.....	90
Fig. 6. Esforço reprodutivo de cinco populações de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw. em função do log da biomassa total	91
Fig. 7. Distribuição fracionária de energia (A) e de biomassa (B) em raízes, ramos, folhas, brácteas e sementes para dez populações de <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	92
Fig. 8. Distribuição dos indivíduos dentro de cada população para o período compreendido entre a germinação e o início da floração em <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	93

- Fig. 9. Variação da distribuição fracionária de biomassa dentro das populações IGEN-04, IGEN-06 e IGEN-13 de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. 94
- Fig. 10. Dispersão de sementes de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. através de um eixo que passa pelo centro da planta 95
- Fig. 11. Número de sementes total e germinadas de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. nas amostras de solo, de 5 x 5 x 5 cm³, tomadas ao longo de uma diagonal passando pelo centro da planta .. 96

1. RESUMO

Este trabalho desenvolve os aspectos da ecologia de populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., uma espécie perene de ampla distribuição nos trópicos, referentes aos modelos de distribuição espacial, de distribuição fracionária de energia, de dispersão de sementes e influências de variações na superfície do solo sobre a germinação e estabelecimento de plântulas. Também, é testada a validade de algumas predições da teoria de seleção r e seleção K para as populações envolvidas no ensaio de alocação de energia.

Os estudos de distribuição espacial foram realizados em uma área de pastagem onde o *S. guianensis* ocorre naturalmente como colonizadora. Na distribuição fracionária de energia, comparou-se a alocação dos recursos a raízes, ramos, folhas, brácteas e sementes de dez populações oriundas de diversos ambientes. A dispersão de sementes foi analisada através da coleta de amostras de solo, em intervalos regulares, a partir do

centro de plantas estabelecidas em condições de campo. Já a influência da variação da superfície do solo na germinação de sementes e estabelecimento das plântulas foi determinada em dois ensaios, sendo um sobre profundidade de sementeira e o outro sobre variação da microtopografia do solo.

Os resultados obtidos neste trabalho, permitiram concluir que: a) a distribuição espacial de *S. guianensis* se dá na forma de colônias e a abundância desta espécie é independente da ocorrência de outras leguminosas, como *S. scabra* Vog. e *Desmodium adscendens* (Sw) DC. b) as populações de *S. guianensis* oriundas de ambientes instáveis destinam mais recursos à reprodução do que as populações de ambientes mais estáveis, enquanto as populações com hábito prostrado ou tendentes ao prostrado, alocam maior quantidade de energia à produção de folhas e ramos (estrategista K) do que as populações de porte ereto (estrategista r). c) não existe nenhuma analogia como preconizada pela teoria de seleção r e seleção K, entre precocidade e esforço reprodutivo para as populações estudadas. d) a comparação da distribuição fracionária de energia, entre populações aparentadas, pode ser feita utilizando-se apenas o peso seco de biomassa. e) a dispersão de sementes de *S. guianensis* é bastante restrita, limitando-se principalmente, à projeção da copa da planta-mãe. f) os ambientes com variâncias muito elevadas ou muito baixas na microtopografia do solo são prejudiciais ao estabelecimento das plantas de *S. guianensis*.

2. INTRODUÇÃO

A ecologia de populações pode ser analisada e interpretada sob três aspectos gerais: distribuição espacial e temporal dos indivíduos componentes da população, estudos energéticos e dinâmica de populações. Apesar destes três aspectos serem bem definidos, eles são intimamente relacionados, principalmente quando se trata de populações de plantas (HARPER, 1968).

A distribuição espacial normalmente é interpretada sob a forma de mapas de distribuição da espécie e as correlações desta distribuição com as características do ambiente. Os estudos energéticos podem envolver o fluxo de energia ou o ciclo de nutrientes, detendo-se nas maneiras pelas quais as diferentes espécies utilizam os recursos naturais. Já o enfoque dinâmico procura analisar os mecanismos reguladores do tamanho da população e das suas taxas de mudanças.

De uma maneira geral, os estudos ecológicos eram até há pouco tempo meramente descritivos. Atualmente, porém, tem havido grande desenvolvimento na aplicação de métodos experimentais em Ecologia visando interpretar os fenômenos ecológicos sob o ponto de vista da Teoria Evolutiva (BENSON, 1978).

Apesar de ter havido algumas tentativas de se estudar a dinâmica de populações de plantas, sob o enfoque evolutivo, antes de 1960, somente a partir dessa década é que ocorreu uma maior ênfase nesses estudos, devido à metodologia introduzida por HARPER (1967, 1968). Vários fatores podem ser responsáveis pela falta de estudos demográficos na literatura ecológica de plantas. ORIANS (1974) considera como principais os seguintes: a) a importância das populações de plantas é tão óbvia na determinação do ambiente biótico das comunidades que os ecologistas preocupam-se principalmente com o estudo de sua composição, estrutura, distribuição espacial e relações com o seu ambiente físico; b) certos fatores que afetam o tamanho das populações animais agem sobre as populações de plantas com resultados bem diferentes; c) a plasticidade pode modificar o significado de números em populações de plantas uma vez que o comportamento reprodutivo dos indivíduos pode variar bastante.

Outro aspecto que, também, tem sido bastante discutido é a maneira pela qual a seleção natural otimiza a distribuição dos recursos entre as atividades reprodutivas e não re

produtivas. Tem sido evidenciado que as espécies anuais, as precoces e as que vivem em ambientes instáveis, destinam uma maior proporção de seus recursos à reprodução (maior esforço reprodutivo) quando comparadas, respectivamente com as espécies perenes, tardias e oriundas de ambientes estáveis ou habitats mais maduros. Isto é semelhante à teoria de seleção r e K proposta por MACARTHUR e WILSON (1967) e desenvolvida por diversos autores (PIANKA, 1970; GADGIL e BOSSERT, 1970; GADGIL e SOLBRIG, 1972; ABRAHAMSON e GADGIL, 1973 entre outros).

Por outro lado, a quase totalidade dos trabalhos em ecologia de populações tem sido realizada com espécies anuais de regiões temperadas, havendo muito pouca informação sobre as espécies tropicais. Portanto, o presente trabalho procurou estudar aspectos da ecologia de populações de uma espécie de leguminosa tropical perene, o *Stylosanthes guianensis*, que ocorre naturalmente desde o México até a Argentina, e que é utilizada como espécie forrageira no estabelecimento de pastagens consorciadas em áreas tropicais.

O presente estudo foi realizado, tendo como base os seguintes objetivos específicos:

a) Determinar o modelo de distribuição espacial de *S. guianensis* e sua associação com outras espécies, em área sob pastoreio.

b) Comparar a distribuição fracionária de energia, entre dez populações de *S. guianensis* e testar a validade de algumas predições da teoria de seleção r e seleção K para essas populações.

c) Verificar o modelo de dispersão das sementes de *S. guianensis* e a influência das variações da superfície do solo, no qual a semente é dispersada, sobre a sua germinação e o estabelecimento de plântulas.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1. Taxonomia de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw

O gênero *Stylosanthes* foi estabelecido em 1798 por O. Swartz, com duas espécies *S. procumbens* (= *S. hamata* (L) Taub.) e *S. viscosa*. Antes de se descrever o gênero, muitas espécies atuais tinham sido referidas em outros gêneros, como é o caso de *S. guianensis* (Aubl.) Sw. que, em 1775, tinha sido classificada como *Trifolium guianensis* por Aublet (MOHLENBROCK, 1958; MANETJE, 1977), descrevendo-o como possuidor de uma vagem hirsuta.

Em 1838, Vogel dividiu o gênero em duas seções *Eu-Stylosanthes* e *Styposanthes*, baseado na presença ou não de um eixo rudimentar ciliado associado a cada flor, respectivamente. Ele reconheceu quinze espécies sendo oito na seção *Eu-Stylosanthes* e sete na *Styposanthes*. Vogel incluiu o *S. guianensis* na seção *Eu-Stylosanthes* e reduziu o *S. gracilis* H.B.K. à variedade *S. guianensis* (Aubl.) Sw. var. *gracilis* (Kinth.) Vog.

Este autor descreveu o *S. guianensis* como tendo uma vagem glabra (MOHLENBROCK, 1958; MANETJE, 1977).

Bentham, em 1895, na "*Flora Brasiliensis*" de Martius reconheceu para *S. guianensis* duas variedades: var. gracilis e var. subviscosa (MANETJE, 1977).

Em 1891, Taubert, manteve a divisão de Vogel em duas seções. Este autor reconheceu vinte e duas espécies de *Stylosanthes*, mantendo o *S. guianensis* com suas variedades gracilis e subviscosa (MOHLENBROCK, 1958; MANETJE, 1977).

Em 1901, Pilger, através de material colhido no Estado do Mato Grosso, propõe uma nova variedade de *S. guianensis*: var. pubescens (MANETJE, 1977).

Hassler, em 1919, através de material do Paraguai, descreveu algumas variedades de *S. guianensis*, incluindo nesta espécie a var. intermedia, descrita por Vogel como var. de *S. montevidensis* Vog. e reduzindo o *S. longiseta* Mich. a var. longiseta (MANETJE, 1977).

Em 1939, Burkart, trabalhando com material da Argentina e regiões adjacentes, considerou *S. guianensis* no sentido restrito de Aublet com uma vagem hirsuta e concluiu que todo material pertencia a *S. gracilis* H.B.K. com suas variedades vulgaris, subviscosa e rostrata (MANETJE, 1977).

MOHLENBROCK (1958) transferiu a variedade *rostrata* para *S. montevidensis* Vog., considerando todas as outras variedades e formas de *S. gracilis* H.B.K. , *S. guianensis* e outras espécies como *S. ingrata* Blake , *S. hispida* Rich, *S. pohliana*, *S. ruellioides* Mart, *S. longiseta* Mich. etc como sinônimos de *S. guianensis*. Também, reduziu a espécie *S. dissitiflora* Robbins Seat a *S. guianensis* ssp *dissitiflora*.

MANETJE (1977), tendo em vista a grande variabilidade da subespécie *guianensis* (Sensu MOHLENBROCK, 1958) reafirma quatro variedades: var. *guianensis*, var. *gracilis* (Kunth) Vog.; var. *intermedia* (Vog.) Hass., var. *longiseta* (Mich) Hass. descreve uma nova variedade, a var. *robusta* e concorda com Mohlenbrock em relação à ssp *dissitiflora*.

FERREIRA e COSTA (1979) num trabalho extenso sobre o gênero *Stylosanthes* no Brasil, através da análise de material de herbários distribuídos em vários países e de material vivo, mantiveram a classificação de Mohlenbrock em duas subespécies, restabelecendo as espécies *S. gracilis* H.B.K, *S. longiseta* Mich e descrevendo uma nova espécie - *S. grandifolia* M. B. Ferr. e Souza Costa (1977) (= *S. guianensis* var. *robusta*). A subespécie *guianensis* de acordo com FERREIRA e COSTA (1979), é composta por três variedade: var. *vulgaris*, var. *canescens* e var. *microcephala*.

3.2. Morfologia e Distribuição Geográfica

S. guianensis (Aubl.) Sw. apresenta uma grande variação de formas, possuindo porte arbustivo a subarbustivo, variando de ereto a prostrado e podendo alcançar, até dois metros de altura (MOHLENBROCK 1958; TULEY 1968; FERREIRA e COSTA 1979). Inclusive, o hábito de crescimento pode variar entre plantas de uma mesma população, como foi verificado por BARROS (1978).

As inflorescências são espigas ovóides a globosas, de 5-20 mm comprimento com 2-40 flores; brácteas principalmente unifolioladas de pilosas a cerdoso viscosas ou ainda glabrescentes, bractéolas 2, ciliadas, eixo rudimentar ausente. Flores amarelas, cálice com tubo de 4-8 mm de comprimento, de glabro a pubescente, tetralobado; vexilo estriado em ambas as faces, de orbicular a suborbicular 4-8 mm de comprimento, 3-5 mm de largura; alas 3,5-5,0 mm de comprimento, auriculadas com esporão perto da base; carena falcada com 3,5-5,0 mm de comprimento; lomento medindo 1,5-2,5 mm largura, reticulado, com um só artículo fértil, glabro a pubescente ou ocasionalmente com glândulas perto do ápice; estilete residual muito curto menor que 1 mm. Sementes de coloração variada, indo de preta a amarela (MOHLENBROCK, 1958; MANETJE, 1977; FERREIRA e COSTA 1979).

Entre as espécies de *Stylosanthes*, *S. guianensis* é a de distribuição mais ampla. Ela ocorre desde o México até

a Argentina. No Brasil se distribui através dos Estados do Pa
rá, Maranhão, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Bahia, Rio de Janei-
ro, Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso, Goiás e no Distrito
Federal (MOHLENBROCK, 1958; MANETJE, 1977; FERREIRA e COSTA
1979).

3.3. Informações Gerais sobre *Stylosanthes guianensis* (Aubl.)

Sw.

A espécie se adapta a vários tipos de solo e clima. Desenvolve-se bem em habitats abertos, e o sombreamento afeta negativamente o seu crescimento. Cresce em regiões com precipi
tação anual acima de 2.500 mm, mas sobrevive em áreas com
650 mm e 7-8 meses de estação seca. A sua tolerância à seca é
discutida e existem dúvidas quanto a sua introdução em áreas onde
a água é fator limitante (TULEY, 1968; BOGDAN, 1977).

O *S. guianensis* é uma espécie de auto fecunda -
ção, podendo, algumas vezes ocorrer polinização cruzada (BOGD
DAN, 1977). Porém, BROLMANN (1973), submetendo clones de duas
plantas selecionadas em Fort-Piece (Flórida) por sua resistên-
cia ao frio em condições de campo, onde havia a possibilidade de
polinização cruzada com plantas de 40 variedades diferentes e em
isolamento em casa de vegetação, onde a polinização cruzada era
mínima, verificou que, apesar da existência de auto-compatibilida
de, as progênes resultantes de autopolinização foram menos
vigorosas que as de polinização cruzada, chegando à conclusão de
que o *S. guianensis* é predominantemente de polinização cruzada.

Dentro das inflorescências, as flores se desenvolvem, sequencialmente, por várias semanas. Como resultado, quando as sementes maduras são dispersadas, as sementes imaturas ainda se encontram em vários graus de desenvolvimento. Esta característica juntamente com a presença de uma exsudação pegajosa secretada pelas inflorescências tornam difícil a colheita manual das sementes (Cowdry e Verhoeven, 1961 citados por TULEY, 1968).

Manetje (1965, citado em TULEY, 1968) indica que condições de dias curtos estimulam o início da floração e, nas áreas próximas ao Equador, o florescimento ocorre quando o comprimento do dia cai abaixo de 12 horas. Porém, BARROS (1978) verificou em Piracicaba, Estado de São Paulo, que 10 entre 13 populações floresceram no mês de março, com um comprimento de dia mínimo de 11 h 53' e média de 12 h 13'. Dentre as populações usadas por BARROS (1978) e de interesse no presente estudo, foi verificado que as populações IGEN-03, IGEN-04, IGEN-06 e IGEN-13 são mais precoces, iniciando a floração aos 109 dias. A população IGEN-13 permaneceu com uma baixa porcentagem de plantas floridas durante um tempo relativamente longo. As populações IGEN-05, IGEN-07 e IGEN-12 foram as mais tardias, iniciando a floração aos 133, 124 e 139 dias respectivamente. O autor verificou, também, que exceto uma população que levou no ~~ve~~ dias para ter todas as plantas em florescimento, as demais ~~le~~va ram 21 a 30 dias a partir do início da floração.

As sementes são pequenas (25000/100 g) e uma amostra típica inclui sementes desde coloração preta até amarela. A diferença na pigmentação está associada a diferenças na germinação, com as sementes mais claras germinando mais facilmente (Schofield, 1941; Cowdry e Verhoeven, 1961, citados por TULEY, 1968). As sementes apresentam testa "dura" e a germinação é melhorada pela escarificação mecânica, tratamento com ácidos e tratamentos com água quente (PHIPPS, 1973; BOGDAN, 1977). A germinação também é melhorada através da passagem pelo trato digestivo dos animais que comem as inflorescências (TULEY, 1968) e a consequente dispersão através das fezes.

Ocasionalmente, visando a produção animal, a espécie tem sido mantida em "stands" puros; porém, a forma mais usual é a consorciação com gramíneas, desde o capim elefante (*Pennisetum purpureum* Schumach) ao capim pangola (*Digitaria decumbens* Stent.) (TULEY, 1968). O sucesso de *S. guianensis* em mistura está relacionado à fertilidade do solo e intensidade de pastoreio. Em geral, ela se torna dominante sob condições de baixa fertilidade, mas sob alta fertilidade e pastoreio intensivo, seu desempenho é frequentemente superado por leguminosas como *Centrosema pubescens* Benth e *Glycine wightii* (R. Grah, ex Wight & Arm.) Verdc. (Allen e Cowdry, 1961 Stobbs, 1965, citados por TULEY, 1968).

3.4. Distribuição Espacial

A distribuição espacial dos indivíduos de uma es

pécie apresenta grande interesse em estudos ecológicos, pelas implicações originadas pelo padrão apresentado na estrutura populacional.

Os indivíduos numa população podem ser arran
jados espacialmente numa forma aleatória, colonial ou uniforme (GREIG-SMITH, 1957). Na distribuição aleatória, a presença de um indivíduo num ponto, não afeta a probabilidade de aparecer um outro indivíduo da mesma população, em suas adjacências. A forma colonial, é aquela onde a ocorrência de um indivíduo au
menta a probabilidade de encontrar outro membro da mesma popu
lação. E, a distribuição uniforme é aquela onde a presença de um indivíduo, num dado ponto, diminui a probabilidade de ocor
rência de outro indivíduo da mesma população num ponto adja
cente.

A distribuição das espécies de maneira aleatô
ria é um evento relativamente raro, mesmo em áreas pequenas e aparentemente homogêneas (Greig-Smith, 1964, citado por JAIN, 1969). Contudo, existem razões biológicas para esperar que uma distribuição não aleatória possa ser produzida no ecossistema por mecanismos ecológicos. Feller (1943) citado por MCNAUGHTON e WOLF (1973), mostrou que uma distribuição agregada ou colon
ial, pode ser originada por: (a) tendência dos descendentes con
gregarem-se em volta dos pais, sendo que em plantas, esta ten
dência pode ser resultante da dispersão de sementes próximo à planta-mãe ou pela reprodução vegetativa; (b) a dispersão pode

ser uniforme ou aleatória, porém, os habitats favoráveis à colonização podem estar agrupados, assim que os indivíduos que obtêm sucesso, são os que tentam colonizar estes habitats. Além destes dois pontos JAIN(1969) diz que a colônia (mosaicismo) pode ser devida, também, à agregação ativa, isto é, devido à migração ou sobrevivência diferencial.

JANZEN (1970) lançou a hipótese de que a distribuição das árvores de modo regular, em uma floresta tropical, deve-se à predação de sementes ou de plântulas. Segundo o autor, existem predadores que respondem às distâncias de sementes ou das plântulas. Com a tendência das sementes se dispersarem próximo da planta-mãe, o lugar seguro para o estabelecimento de uma nova planta será função da distância em relação a plantamãe e da presença de outras plântulas da mesma espécie nas imediações.

De acordo com JAIN (informação pessoal) a distribuição espacial pode estar relacionada ao sistema reprodutivo de uma espécie; enquanto nas autógamas se espera uma distribuição do tipo colonial (agregado), as alógamas tendem a distribuir-se de forma aleatória.

HARPER *et alii* (1965), em uma experiência com três espécies de *Plantago* e simulando uma diversidade de microhabitats, mostraram que a distribuição espacial pode ser gerada pela heterogeneidade do habitat, mesmo se a disseminação dos descendentes for aleatória. Os autores verificaram, também, que

cada espécie alcançava sua densidade máxima em diferentes condições ambientais.

JAIN (1969) apresenta evidências de mosaicismismo na distribuição das espécies *Avena fatua* L. e *A. barbata* Brot. e, mesmo para cada espécie, foi verificado um mosaicismismo constituído pela presença de indivíduos com lema preta e lema cinza. A análise de dados reprodutivos e de dispersão mostraram que apesar de haver uma grande variação entre os locais, o maior mosaicismismo em *A. barbata* resulta de uma maior produção de sementes do que em *A. fatua*. O autor sugere que isto talvez estivesse relacionado ao fato de *A. barbata*, sendo uma espécie mais rara, ser favorecida em competição com a *A. fatua*. Para determinar se a distribuição espacial estava de alguma forma relacionada ao deslocamento de características das espécies ou dos genótipos, os caracteres quantitativos (comprimento de panícula, altura de planta e número de espiguetas/planta) de locais puros foram comparados com os de locais mistos. Contudo, o autor não encontrou nenhuma tendência para a convergência ou divergência das espécies e, ele concluiu que seriam necessárias maiores informações para postular-se sobre a competição e cohabitação destas espécies e tipos.

Embora a heterogeneidade ambiental e as características reprodutivas e de dispersão possam ter um papel importante em distribuir os indivíduos de forma colonial na natureza é temeroso assinalar um mecanismo causal, na falta de evi

dências que o demonstrem, pois Pielou mostrou que os três tipos de distribuição (aleatória, colonial ou uniforme) podem descrever o mesmo modelo de dispersão, dependendo do tamanho dos indivíduos, da técnica usada e da área amostrada (MCNAUGHTON e WOLF, 1973).

De acordo com MCNAUGHTON e WOLF (1973), a tendência dos indivíduos de uma população permanecerem nela, junto com a tendência de agrupamento de seus membros devido a heterogeneidade do habitat levam a consequências evolucionárias importantes. Sob condições de ambiente estável, a população pode desenvolver uma longa história evolutiva, na qual os mesmos genomas são seletivamente favorecidos. Isto leva a homogeneidade genética, reduzindo a capacidade da população responder a alterações bruscas do ambiente.

Porém, a regra geral é encontrar uma variação ambiental. No espaço, esta variação pode dar-se através de um gradiente, como a variação da temperatura com a latitude ou com a altitude, ou então, na forma de mosaicos, a exemplo do tipo de solo, microclima, etc. (EMLEN, 1973). As mudanças nos padrões do tipo de solo ou de microclima não são muito evidentes, porém pode-se ter uma idéia desta variação através da análise da distribuição espacial de uma espécie. Consequentemente o mosaico dependerá da espécie analisada.

Levins (1968), através de sua teoria da função adaptativa, baseada na seleção de grupo, diz que se as manchas de um mosaico são semelhantes, tal que os indivíduos possam fa

zer ajustes fisiológicos, uma pequena mudança genética para aumentar a adaptação de uma população em uma mancha, não abaixa grandemente a adaptação em outra mancha. Em situações onde as manchas são bem diferentes, o ajuste para aumentar a sobrevivência numa mancha pode resultar numa perda drástica da capacidade de sobrevivência em outra. No primeiro caso, a seleção favoreceria populações generalistas, enquanto no segundo, populações especialistas (EMLEN, 1973).

3.5. Distribuição Fracionária de Energia

A história da vida de um organismo é, em parte o resultado de três processos biológicos: manutenção, crescimento e reprodução (GADGIL e BOSSERT, 1970; ABRAHAMSON, 1979). Porém, como os recursos disponíveis aos organismos são limitados, os mesmos devem adotar estratégias diferentes na distribuição dos recursos para a realização de cada um destes processos; conseqüentemente, a seleção natural deve otimizar o seu fracionamento entre as atividades reprodutivas e não reprodutivas (GADGIL e BOSSERT, 1970; GADGIL e SOLBRIG, 1972; ABRAHAMSON e GADGIL, 1973; ABRAHAMSON, 1979; PRIMACK, 1979).

A proporção dos recursos que um organismo destina à reprodução é o esforço reprodutivo desse organismo. E, ele é melhor estimado através da fração total de energia, medida em calorias, colocada sob a forma de propágulo (HARPER E OGDEN,

1970). Contudo, alguns trabalhos têm demonstrado que, na comparação de populações de indivíduos relacionados, apesar de haver diferenças no conteúdo calorífico dos diversos tipos de órgãos, o uso do peso seco de biomassa para indicar a energia, não altera as diferenças na alocação dos recursos dos diversos órgãos (ABRAHAMSON e GADGIL, 1973; HICKMAN e PITELKA, 1975). Desta maneira, a calorimetria seria desnecessária a não ser naquelas plantas que armazenam grandes proporções de lipídios. Assim, para um grande número de espécies, o fracionamento da biomassa seca fornece uma estimativa aproximada do fracionamento de energia e conseqüentemente, do esforço reprodutivo.

HARPER e OGDEN (1970), chamaram a atenção para o fato de se incluírem outras estruturas, além das sementes, como esforço reprodutivo. Segundo estes autores, quando estas estruturas não são muito delgadas, elas sobreestimam o esforço reprodutivo. Contudo, as estruturas do ovário e de dispersão constituem um custo para a reprodução e, assim, parece lógico incluir a energia gasta na produção destas estruturas como parte do esforço reprodutivo.

A fração da energia, que uma espécie destina à reprodução, pode variar com fatores genéticos e ambientais (SARUKHAN, 1974). De modo geral, as plantas herbáceas anuais, as herbáceas perenes e as árvores destinam, progressivamente, menores frações de seus recursos às atividades reprodutivas (HARPER *et alii*, 1970; PRIMACK, 1979). Também, as espécies de ambi

entes instáveis, como as plantas colonizadoras devem destinar maior fração de energia à reprodução, quando comparadas com as espécies de ambientes estáveis (HARPER, 1967).

A distribuição de energia nos organismos, como função da estabilidade e predictabilidade do ambiente é semelhante à teoria de seleção r e seleção K desenvolvida por MACARTHUR e WILSON em 1967 (GADGIL e BOSSERT, 1970; PIANKA, 1970 ; GAINES *et alii*, 1974; PRIMACK, 1979; GREEN, 1980). Esta teoria diz que em ambientes que impõem alta mortalidade independente da densidade, a seleção natural favorecerá os genótipos com alta taxa de crescimento (estrategistas r); reciprocamente, nos ambientes onde as condições são de mortalidade dependente da densidade, a seleção favorece os genótipos com maior proporção de energia voltada às atividades vegetativas (estrategistas K).

PIANKA (1970) propôs um modelo contínuo de seleção r e K . Neste modelo, uma extremidade corresponde ao vácuo ecológico, sem efeitos de densidade e de competição, representando o extremo quantitativo. Nestas condições, a estratégia ótima é colocar toda matéria ou energia disponível para produzir maior progênie possível, com a menor quantidade viável de energia por descendente (estrategista r). A outra extremidade, representaria o extremo qualitativo; os efeitos de densidade são máximos e a competição é intensa. Nesta situação, a estratégia ótima é colocar toda a energia disponível na manutenção e produção de poucos descendentes, porém bem adaptados. Contu-

do, tão logo o primeiro organismo se multiplique num vácuo ecológico, a seleção natural favorecerá compromissos em direção a K.

O conceito de estrategista r e estrategista K, segundo GADGIL e SOLBRIG (1972) não é absoluto e sim relativo. Consequentemente, um indivíduo será classificado como estrategista r ou K se um outro indivíduo relacionado, sob comparação, destinar uma maior proporção de seus recursos a atividades vegetativas ou reprodutivas, respectivamente, em qualquer condição ambiental.

Em consequência do desvio de uma maior porporção de seus recursos às atividades reprodutivas, os genótipos r apresentariam um maior número de descendentes (alta taxa intrínseca de crescimento) maturidade sexual precoce e ciclo de vida mais curto, do que os genótipos K, que possuiriam maior habilidade competitiva, reprodução tardia e ciclo de vida longo (PIANKA, 1970; GADGIL e SOLBRIG, 1972).

Além das correlações já citadas, PIANKA (1970) também caracteriza as populações r como possuindo tamanho variável no tempo, não equilibradas, normalmente abaixo da capacidade de suporte do ambiente (comunidades não saturadas) e com recolonização anual. As populações K apresentariam tamanho bem constante no tempo, estariam em equilíbrio, na ou próximo da capacidade de de suporte do ambiente (comunidades saturadas) e sem neces-

cidade de recolonização. Também os estrategistas r teriam um porte menor e tenderiam a apresentar reprodução única, enquanto os estrategistas K apresentariam maior porte e reprodução repetida.

A teoria de seleção r e seleção K , como proposta por MACARTHUR e WILSON (1967) tem sofrido várias críticas (STEARNS, 1977; GREEN, 1980). Diferentemente de r , K não pode ser expresso como função das características do ciclo vital, pois é uma resposta da população a seus recursos e suas interações. Segundo STEARNS(1977) a falha principal na teoria da seleção r e K é que se uma população tem um ciclo vital supostamente resultante de uma seleção r ela é chamada de "selecionada r ", enquanto outra população com características opostas é chamada de "selecionada K ", na falta de qualquer evidência ou lógica dedutiva que indiquem que tais características foram moldadas por efeitos dependentes da densidade. Inclusive, tais características podem ser resultantes dos efeitos da densidade, mas a relação ainda não foi demonstrada.

Contudo, dependente ou não da densidade, o fato é que existe um compromisso na estratégia de alocação dos recursos destinados aos órgãos reprodutivos e vegetativos. De acordo com GREEN (1980) se for usada uma idéia mais ampla que a de MACARTHUR e WILSON (1967) para a seleção K , incluindo as habilidades competitiva e de fuga de predadores, etc., pode-se

encontrar eixos ao longo dos quais a seleção r e a seleção K sejam distinguidas. Porém, GREEN (1980) acha que a distinção mais importante é se a população está crescendo ou se ela é estável e, neste caso, a ação da seleção natural dependeria de sua estabilidade; GREEN (1980) propõe os termos população estável e população em crescimento para indicar se a população está desenvolvendo ou não um pequeno número de descendentes, um crescimento lento e baixa intensidade de esforço reprodutivo.

De um modo geral, os trabalhos sobre estratégias reprodutivas têm sido dirigidos para comparar como os tipos de plantas anuais e/ou perenes, precoces e tardias, selvagens e cultivadas, diferem na alocação dos recursos (HARPER e OGDEN, 1970; OGDEN, 1974; PITEKKA, 1977; HAUPTLI e JAIN, 1978; BARRIGA, 1979), ou então, como o habitat natural das espécies influencia a sua estratégia (GADGIL e SOLBRIG, 1972; ABRAHAMSON e GADGIL, 1973; GAINES *et alii*, 1974; HICKMAN, 1975; NEWELL e TRAMER, 1978; ABRAHAMSON, 1979; JAIN e MARTINS, 1979; PRIMACK, 1979). Estes autores chegaram as seguintes conclusões: (a) as plantas anuais, bem como as populações precoces devotam maior quantidade de energia à reprodução, do que as plantas perenes e tardias; (b) à medida que o ambiente se torna mais maduro na escola sucessional e, por sua vez, mais estável, há uma diminuição progressiva na fração de energia destinada à reprodução. Estes resultados estão de acordo com o esperado pela teoria de seleção r e K , isto é, as populações de ciclo de vida mais cur

to, de maturidade sexual precoce e as populações sujeitas a ambientes hostís possuem esforço reprodutivo maior do que as populações de ciclos mais longos, tardias e sujeitas a ambientes mais estáveis.

A distribuição da biomassa nos vários tecidos vegetativos depende da natureza dos fatores limitantes. Se a água for o fator que limita o crescimento, uma maior proporção da biomassa vegetativa será alocada às raízes. Se o fator limitante for luz, as plantas podem dirigir maior quantidade de energia ao caule, para crescer mais e evitar o sombreamento ou destinar mais energia para a biomassa foliar a fim de interceptar mais luz (ABRAHAMSON e GADGIL, 1973; ABRAHAMSON, 1979).

Quanto à natureza das diferenças no esforço reprodutivo entre as plantas, os trabalhos de HARPER e OGDEN (1970) em *Senecio vulgaris* L., de GADGIL e SOBRIG (1972) em *Taraxacum* e de ABRAHAMSON e GADGIL (1973) em *Solidago*, sugerem que elas são fixadas geneticamente. Porém HICKMAN (1975), em *Polygonum cascadense* Baker verificou que as diferenças no esforço reprodutivo de cinco populações distribuídas em ambientes que variavam de mais hostís a mais moderados não se mantiveram quando ele transplantou indivíduos de duas populações para as mesmas condições ambientais, concluindo que as diferenças na distribuição fracionária dos recursos são de natureza plástica. Assim, o assunto não está muito claro ainda e seria

necessário obter mais dados sobre a natureza destas diferenças através da condução de trabalhos especialmente delineados para atingir este objetivo.

Entre os valores mais altos para esforço reprodutivo, na literatura consultada, situam-se os encontrados por BARRIGA (1979) em *Stylosanthes humilis* H.B.K., uma espécie anual relacionada a *S. guianensis*, objeto deste estudo. Barriga encontrou valores de 48,9 a 66,3% para o esforço reprodutivo em contraposição a 28,6 a 44,5% para as partes vegetativas aéreas e 4,3 a 12,2% para raízes.

Em *Senecio vulgaris* L., HARPER e OGEN (1970) encontraram um esforço reprodutivo variando de 18 a 24%. GADGIL e SOLBRIG (1972) verificaram uma grande variação nos valores do esforço reprodutivo, obtidos para diversas espécies de *Solidago*. para *S. nemoralis* Ait. que vegeta em regiões secas, o esforço reprodutivo foi de 28 a 50%, enquanto no *S. canadensis* L. de regiões úmidas foram obtidos valores de 18 a 30%. Em *S. speciosa* Nutt. que cresce em regiões secas e regiões florestais eles encontraram valores de 12 a 32% e de 7 a 22% respectivamente. Em *Tussilago farfara* L., uma espécie que apresenta reprodução sexual e vegetativa, OGDEN (1974) encontrou valores de esforço reprodutivo total situando entre 15 a 26%. Já GAINES et alii (1974), para diversas espécies de *Helianthus* encontraram os seguintes valores: *H. annuus* L. = 16 a 35% e *H. grosserratus* Mart. = 0,1 a 5%.

HICKMAN e PITELKA (1975) verificaram que *Lupinus nanus* Dougl. ex Benth. e *L. arboreus* Sims. apresentam esforço reprodutivo de 28,8 e 60% respectivamente, enquanto *Polygonum cascandense* Baker., de áreas secas, mostrava 55,0% e de áreas úmidas, 34,7%.

Desta maneira pode-se observar que, embora existam variações na metodologia empregada pelos diversos autores, estes valores são bastante variáveis não só entre espécies, mas também dentro de uma mesma espécie, em uma mesma região ou entre regiões diferentes.

3.6. Dispersão de Sementes e Influência do Microambiente na Germinação

De acordo com HARPER *et alii* (1970), o argumento de que toda espécie que não tem nicho na vegetação climax está condenada à extinção local, leva a especulações sobre as forças seletivas que operam em tais espécies. Quando a sucessão ocorre no habitat de uma espécie colonizadora, a seleção pode forçá-la a subir na própria sere através das formas capazes de tolerar o invasor mais agressivo. Tais espécies poderiam adotar as seguintes estratégias: produzir menos sementes de tamanho maior, perder o potencial de dispersabilidade se, em consequência possuisse sementes maiores, desenvolver menor esforço reprodutivo, canalizando uma maior proporção de recursos a órgãos que proporcionam vantagem competitiva e, aumentar a re

produção vegetativa.

Porém, a estratégia alternativa seria escapar da sucessão. Assim os indivíduos cujas sementes fossem menores do que a média da espécie e, portanto, mais facilmente dispersadas, seriam prováveis de deixar mais progênes num ambiente novo, em fase inicial de sucessão, do que as formas cujas progênes vivem num ambiente antigo e deteriorado. Consequentemente as duas soluções ao problema da vida num ambiente em sucessão seriam: adaptar-se para viver nele ou adaptar-se para fugir dele.

Então, o sucesso de uma semente, ao desprender-se da planta-mãe, pode depender do escape ao ambiente imediato do progenitor e da descoberta de um habitat que forneça os requisitos essenciais para um crescimento contínuo e, por sua vez, à reprodução. Assim, a dispersão de sementes é de importância capital para a sobrevivência das espécies fugitivas ou colonizadoras.

Embora a forma e o tamanho das sementes sejam, habitualmente, relacionados ao tipo de agente de dispersão - vento, água, gravidade, pássaro e outros animais - nem sempre decorrem disto. Às vezes, a forma da semente pode ser limitada pelo espaço do ovário ou porque favorecerá uma maior aderência à superfície do solo, ou mesmo, facilitará a sua penetração no solo (HARPER *et alii*, 1970).

Em relação ao tamanho das sementes, a superfície do solo, na qual ela é dispersada, é bastante heterogênea e, provavelmente, esta heterogeneidade do solo ofereça condições diferentes para a sua germinação (HARPER *et alii*, 1965). Normalmente as sementes possuem requisitos específicos para a germinação (luz, temperatura, umidade, etc) e parece razoável que tanto o número como a proporção de espécies estabelecidas possam ser determinados pelo tipo de microambiente no qual cada semente é lançada.

HARPER *et alii* (1965) realizaram uma série de experimentos para verificar a influência das variações da microtopografia do solo na germinação das sementes de três espécies de *Plantago*, de *Bromus ssp.*, de *Chenopodium album* L. e *Brassica oleracea* var. *acephala* DC. Todos os resultados obtidos sugerem que a heterogeneidade da superfície do solo pode determinar a probabilidade de uma semente encontrar um local favorável à sua germinação.

Parte do efeito da microtopografia do solo parece ser devida ao grau de proteção de sementes contra a perda de água. HARPER *et alii* (1965), para quatro tipos de estrutura da superfície do solo (variâncias de 332,27, 128,69, 63,94 e $8,4 \text{ mm}^2$), confirmam a hipótese de que a variação na microtopografia do solo representa um papel importante no estabelecimento das plântulas e determina a facilidade com que a água é absorvida pelas sementes, que caem em diferentes posições e fa

zem diferentes contatos nas várias superfícies do solo.

Assim, o número de indivíduos que se estabelecem é uma função direta do número de microambientes favoráveis ou "seguros" fornecidos pela superfície do solo e o tamanho máximo da população é determinado diretamente pelo ambiente físico (HARPER *et alii*, 1961).

Quando o número de microambientes favoráveis é limitado, a probabilidade de uma semente produzir uma planta será reduzida à medida que se aumenta a densidade de semeadura, dando uma falsa impressão de que a densidade é a causa no controle do estabelecimento da planta. Sagar (1960), citado por HARPER *et alii* (1961), mostrou que o número das plantas de *Plantago* spp que se desenvolve a partir de uma densidade de semeadura é constante.

EVANS e YOUNG (1972 a), num ensaio para determinar o efeito da microtopografia do solo sobre a germinação e estabelecimento das plântulas de três espécies anuais de pastagens naturais e simulando uma variação através de buracos com 3 cm x 6 cm e 3, 6, 9 cm de profundidade, verificaram que as depressões feitas na superfície do solo aumentaram a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas, por reter a umidade do solo na base das mesmas por mais tempo, além dos regimes de temperatura e umidade atmosférica serem mais favoráveis do que nas superfícies planas.

Anteriormente, foi dito que a forma da semente pode condicionar uma maior facilidade de seu enterramento em busca de um microambiente favorável à germinação. De acordo com HARPER *et alii* (1970), o trabalho físico desenvolvido pelas plântulas para emergir de uma semente no solo é função da profundidade em que ela se encontra, da compactação do solo e da forma de emergência; existe para qualquer semente, uma profundidade ótima de sementeira, para qualquer tipo de solo. As raízes de uma plântula, germinada de uma semente na superfície do solo podem ser incapazes de penetrar no solo, porém, uma semente enterrada sob a crosta de um solo duro pode exercer pressões que rompam esta crosta.

O estudo da profundidade de sementeira é de interesse na prática agrícola, onde o sucesso da cultura pode depender de uma maior ou menor cobertura do solo das sementes. Segundo Black (1955), citado em KERSHAW (1973), a profundidade de sementeira afeta a emergência e, particularmente, a área cotiledonar que possui efeitos sobre a performance das plântulas.

EVANS e YOUNG (1972 b) verificaram, em *Salsola kali* var. *tenuifolia* Tausch., que a emergência de plântula de sementes colocadas a germinar na superfície do solo é bastante reduzida, em relação às sementes enterradas a uma certa profundidade. Segundo estes autores, as causas determinantes na redução da emergência destas plântulas são os regimes de temperatura à que estão sujeitas as sementes. Assim, as sementes na superfície

do solo sofrem maiores variações de temperatura que as sementes enterradas onde as oscilações são menores. Também a interface solo-ar seca rapidamente, mesmo a baixas temperaturas. Eles concluíram, também, que a escarificação da superfície do solo, alterando as condições da sementeira, bem como a cobertura das sementes com solo aumentavam bastante a germinação.

Vários autores citados por STONARD (1969) têm feito recomendações sobre a semeadura de *Stylosanthes guianensis*. Graham (1960) recomendou o cultivo e o enterramento das sementes entre 0,6 - 1,3 cm de profundidade, a fim de evitar o ataque de formigas colhedoras de sementes. Miles (1949) mostrou que o estabelecimento de plântulas através de semeadura na superfície, melhorou quando a aradura fez parte do preparo da sementeira. Foster (1961), obteve estabelecimento de plantas de *S. guianensis*, aparentemente superior aos de pastagens nativas não tratadas, quando semeou-se em superfícies sulcadas ou mesmo escarificadas.

STONARD (1969) investigou as interrelações entre profundidade de semeadura e emergência de cultivares de *Stylosanthes* sobre dois solos, um de origem basáltica e outro de origem granítica. Em ambos, a emergência de todas as cultivares foi maior nas profundidades de semeadura de 0,6-1,3 cm.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Distribuição Espacial

Para verificar o tipo de distribuição espacial e a abundância (densidade e frequência) de *Stylosanthes guianensis*, fizeram-se dois levantamentos em uma área de pastagem na Fazenda São Francisco Município de Piracicaba, onde a espécie é nativa e ocorre como planta colonizadora desse ambiente.

Até 1970, aproximadamente, a área era cultivada quando, então, semeou-se capim pangola (*Digitaria decumbens* Stent); com a invasão posterior da grama batatais (*Paspalum notatum* Flügge) a área é coberta principalmente por estas duas gramineas. Outras espécies ocorrem nesta área. Entre elas se destacam pela sua abundância o *S. scabra* Vog. , o *Desmodium adscendens* (Sw) DC e o *D. barbatum* (L.) Benth., que por serem leguminosas nativas e colonizadoras desta pastagem foram levantadas, também, para verificar se havia associação em suas distribuições com a de *S. guianensis*.

Os levantamentos foram realizados pelo método de isonomas de Ashby e Pidgeon e pelo método "transect" descritos em KERSHAW (1973).

No método de isonomas levantou-se uma área de 10 m x 10 m, dividindo-a em pequenos quadrados de 0,5 m x 0,5 m num total de 400 quadrados. A posição aproximada de cada planta de *S. guianensis* e *S. scabra* foi marcada em papel milimetrado, identificando inclusive as plantas jovens e adultas de cada espécie. Posteriormente, calculou-se a densidade e a frequência destas duas espécies e, através de uma tabela de contingência, testou-se pelo χ^2 se as mesmas ocorriam de forma associada ou não

No método "transect" foram levantados quadrados de 0,5 m x 0,5 m, a cada cinco metros, ao longo de linhas que partiam de um mesmo ponto através de quatro direções. Para isto, utilizou-se de um quadro de madeira com dimensões internas de 0,5 m x 0,5 m que era colocado horizontalmente ao longo das linhas. Em cada quadrado anotou-se a porcentagem de cobertura das duas gramíneas (pangola e batatais) e o número de plantas das espécies de *Stylosanthes* e de *Desmodium*. Posteriormente, calculou-se a densidade e a frequência das espécies de *Stylosanthes* e, através de uma tabela de contingência, verificou-se pelo teste χ^2 se havia associação entre as duas espécies de *Stylosanthes* e, entre elas e a espécie de *Desmodium* mais frequente, *D. adscendens*.

4.2. Distribuição Fracionária de Energia

Para comparar a distribuição fracionária das populações de *S. guianensis*, cujas características se encontram na Tabela 1, adotou-se a metodologia proposta de HARPER e OGDEN (1970) que consiste em separar os vários órgãos da planta de acordo com sua função.

As populações utilizadas no ensaio foram, basicamente, constituídas de uma cultivar (IGEN-06), de duas populações invasoras que habitavam margens de rodovias (IGEN - 03, IGEN-12) e as restantes oriundas de populações naturais estabelecidas em pastagens no exterior (IGEN-13, GO-136) ou no Brasil.

A semeadura foi realizada no dia 10 de março de 1978 e 30 dias após, procedeu-se à repicagem das mudas em embalagens de polietileno com 15 cm de diâmetro e 40 cm de altura, contendo uma mistura de terriço, esterco e areia, na proporção de 4:2:1 respectivamente.

Dez plantas de cada população foram levadas para as condições de campo, mantidas na embalagem e distribuídas, aleatoriamente, a intervalos de um metro, em área do Instituto de Genética em Piracicaba.

À medida que as plantas iniciavam sua floração,

estendia-se um plástico sob as mesmas, para evitar que as folhas senescentes, estruturas florais e sementes fossem lançadas diretamente ao chão. Este material dispersado era colhido em intervalos de 6-7 dias e os dados de início da floração eram anotados a cada 2-3 dias. Para evitar que um grande número de sementes fosse dispersado entre os períodos de coletas, nestas ocasiões os ramos eram agitados para forçar a queda das sementes que ficavam aderidas nas brácteas.

Para evitar comparações de esforço reprodutivo entre as plantas com ciclos de crescimento diferentes, procurou-se colher as plantas quando elas pareciam atingir o fim do primeiro estágio de crescimento.

No final do ciclo, cada planta era colhida cortando-se a parte aérea o mais próximo possível da região do coleto. As embalagens de polietileno, contendo as raízes, foram imersas em água, num tanque, para facilitar a retirada do solo; após esta operação, as raízes foram lavadas em água corrente e secadas a 70°C, em estufas com circulação forçada de ar, durante 48 horas.

A parte aérea foi separada em ramos, folhas, brácteas e frutos (sementes) juntando-se a cada um destes tecidos, os correspondentes colhidos durante o desenvolvimento da planta. Após esta separação, o material, exceto sementes, foi seco nas mesmas condições descritas para raízes. Nas últimas

colheitas, como as plantas eram muito grandes, a parte aérea foi seca antes de separar os seus componentes.

Antes da pesagem e até que se completasse a separação dos componentes das plantas colhidas por último, o material ficou armazenado à temperatura ambiente durante 4 - 7 meses e imediatamente antes da pesagem, sofreu nova secagem em estufa, a 70°C por 24 horas, obtendo-se o peso seco de cada tecido.

Para verificar se as comparações do esforço reprodutivo entre as populações alteravam com o uso de valores expressos em calorias, determinou-se a energia alocada aos diversos órgãos através de amostras tomadas das plantas de cada população. A determinação de energia foi feita numa bomba calorimétrica tipo Parr, no Laboratório Central de Análise Bromatológica da Divisão de Nutrição Animal, do Instituto de Zootecnia em Nova Odessa (SP). A população IGEN-05 foi subdividida em duas, IGEN-05a e IGEN-05b, pois o comportamento e o aspecto morfológico de quatro plantas foram completamente diferentes do padrão populacional.

4.3. Dispersão de Sementes

Este estudo foi realizado, utilizando-se 11 plantas adultas de *S. guianensis*, estabelecidas em ensaios na

Estação Experimental de Anhembi, do Instituto de Genética da ESALQ, situada no Município de Piracicaba, SP.

Foi tomado o diâmetro de copa das plantas e, sob a projeção da mesma, foram colhidas, diametralmente, amostras do solo de 5 x 5 x 5 cm, distanciadas de 10 cm. Estas amostras foram peneiradas separando-se as sementes de *S. guianensis* e determinando o número das mesmas em cada amostra. Determinou-se também o número de sementes dormentes, em cada amostra, através de teste de germinação realizado em um germinador a temperatura constante de 25°C e na ausência de luz.

4.4. Influência do Microambiente na Germinação das Sementes

Para verificar a influência do microambiente na germinação de sementes de *S. guianensis*, instalaram-se dois ensaios em casa de vegetação, junto ao Instituto de Genética da ESALQ, sendo um sobre profundidade de semeadura e o outro sobre microtopografia do solo.

4.4.1. Influência da profundidade de semeadura

Este ensaio foi instalado em blocos casualizados, com quatro repetições e cinco tratamentos. Os tratamentos foram constituídos pelas seguintes profundidades de semeadura: 0, 0,5, 1,0, 1,5 e 2,0 cm. Em cada parcela foram semea

das 50 sementes de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., oriundas da população IGEN-03. As sementes foram previamente escarificadas em água em ebulição durante 10 segundos e em seguida mergulhada em água gelada, conforme recomendação de PHIPPS (1973) e tratadas com Arasan.

As caixas de semeadura foram enchidas com uma mistura de terriço, esterco e areia na proporção de 4:2:1, até uma altura correspondente à profundidade de semeadura e completadas com o mesmo tipo de mistura (estrato) após a distribuição das sementes.

Num ensaio prévio, em câmara de germinação à 25°C, determinou-se que a viabilidade das sementes escarificadas era de 87%.

Os seguintes dados foram tomados: número de plântulas emergidas diariamente, número de plântulas sobreviventes aos 85 dias e altura das plântulas aos 85 dias. Para a análise estatística, os dados de porcentagem foram transformados em valores de arc sen $\sqrt{x}$, onde x é o valor percentual.

4.4.2. Influência da microtopografia do solo

Este ensaio foi instalado em blocos ao acaso, com quatro repetições e quatro tratamentos. Os tratamentos foram constituídos por torrões de tamanhos variados procurando,

cortado, uniformizar o tamanho para cada tratamento. Foram semeadas à lanço em cada parcela, 100 sementes de *S. guianensis*, pertencente à população IGEN-03; as sementes receberam um tratamento prévio como descrito no ensaio anterior.

Cada bloco foi representado por uma caixa de 1,0 x 1,0 x 0,4 m de profundidade, com o fundo perfurado para permitir a drenagem do excesso de água na irrigação. As caixas foram enchidas, com terra até 35 cm de altura e completadas com uma mistura de terriço, esterco e areia na proporção 2:1:1.

A superfície da caixa foi dividida em quatro seções de 0,5 m x 0,5 m, cada uma delas constituindo-se numa parcela, onde foram distribuídos os torrões segundo a ordem de tamanho (Fig. 1).

Para medir a variação no tamanho dos torrões, usou-se um aparelho semelhante ao descrito por HARPER *et alia* (1965), que permite determinar a variância da microtopografia do solo. Este equipamento é constituído por dez hastes metálicas (fio de arame) espaçadas em 1 cm, cujas extremidades inferiores se ajustam às variações da microtopografia e as superiores indicam, numa escala milimetrada, as diferenças na estrutura da superfície do solo (Fig. 2).

A seguir, são apresentados os valores médios em mm^2 encontrados para as variâncias da microtopografia do so

lo nos quatro tratamentos e nas quatro repetições. Estes valores foram calculados através de dez repetições para cada tratamento.

Tratamento	R E P E T I Ç Ã O				média
	I	II	III	IV	
1	382,02	403,33	475,29	343,59	401,66
2	204,78	175,93	178,51	189,67	187,22
3	72,89	75,99	77,82	61,76	72,12
4	38,97	36,24	36,18	37,65	37,26

Estas quatro variâncias médias refletem o grau de heterogeneidade existente na superfície do solo com relação à sua microtopografia. Assim, há uma diminuição na variabilidade microambiental do tratamento 1 para o tratamento 4.

Foram tomados os seguintes dados: número de plantas existentes aos 55 dias e aos 90 dias e a altura das plantas aos 90 dias. Para a análise estatística, os dados de percentagens foram transformados em valores $\text{arc sen} \sqrt{x}$.

5. RESULTADOS

5.1. Distribuição Espacial

A Fig. 3 mostra, claramente, que tanto *Stylosanthes guianensis* como *S. scabra* ocorrem formando colônias. Verifica-se também, que as colônias de *S. scabra* são maiores que as de *S. guianensis*.

Apesar das duas espécies ocorrerem lado a lado, a Tabela 2 e a Tabela 3 indicam que não existe associação entre elas, o que foi comprovado pelo teste de χ^2 nos dois tipos de levantamento realizados: método de isonomas de Ashby e Pidgeon e método "transect".

Numa tentativa de verificar se havia associação entre estas espécies de *Stylosanthes* e a ocorrência de *Desmodium adscendens*, leguminosa bastante frequente na área (frequência de 75,3%) encontrou-se que estas três espécies se distribuem in

dependentemente, isto é, de forma não associada. O que é evidenciado, também, pela Fig. 4 que apresenta a frequência de amostras em que *S. guianensis* e *S. scabra* ocorrem juntamente com *D. adscenden*.

A Tabela 4 mostra a frequência e a densidade de *S. guianensis* e *S. scabra*, obtidos pelo método "transect" e pelo método de isonomas. Apesar das diferenças na amostragem, isto é, quadrados contíguos no método de isonomas e quadrados espaçados no método "transect", os valores de densidade e frequência de *S. guianensis* são similares, enquanto para *S. scabra*, a densidade encontrada no método transect foi cerca de duas vezes a encontrada no método de isonomas. Porém, ambos os métodos indicam o *S. scabra* como mais abundante do que *S. guianensis*.

Ressalta-se, também, que o recrutamento de novos indivíduos é maior em *S. guianensis* cuja densidade de plantas jovens é cerca de 31% da densidade de plantas adultas, enquanto para *S. scabra* este valor é de 24%.

A fim de detectar alguma tendência de associação entre as duas espécies de *Stylosanthes* com uma maior ou menor proporção de grama batatais: capim pangola, construiu-se a Fig. 5, onde se vê que *S. scabra* não mostra nenhuma associação com estas gramíneas. Contudo, parece haver uma tendência de

S. guianensis ser mais frequente nos locais onde a porcentagem de grama batatais é maior que a de capim pangola.

5.2. Distribuição Fracionária

As Tabela 5 e Tabela 6 apresentam as distribuições fracionárias de biomassa e de energia, para dez populações de *S. guianensis* segundo a ordem decrescente de valores do esforço reprodutivo. Os resultados mostrados nessas Tabelas e na Fig. 6, indicam que as populações de hábito de crescimento do tipo ereto alocam uma maior proporção dos recursos à reprodução do que as de hábito semi-ereto e prostrado. Enquanto as populações de hábito tipicamente ereto, IGEN-05 e IGEN-12, investiram de 23,4 a 27,6% de sua biomassa total em órgãos reprodutivos, as populações de hábitos semi-ereto, IGEN-13, e prostrado, IGEN-07 e GO-136, alocaram 7,9, 6,7 e 3,7% respectivamente.

Também, as populações oriundas de ambientes instáveis (margens de rodovias), populações IGEN-12 e IGEN-03, apresentaram esforço reprodutivo maior do que populações procedentes de habitats mais maduros, como GO-135, IGEN-07 e IGEN-13.

A população IGEN-06, cultivar IRI-1022, apresentou um esforço reprodutivo médio de 13,4%, enquanto as demais populações situaram-se entre 3,7% e 27,6%.

Constata-se, que apesar dos valores de energia, expresso em calorias, serem diferentes entre os tipos de ôrgãos: raiz, ramo, etc. e dentro de um mesmo ôrgão (Tabela 7 e Tabela 8), a distribuição fracionária dos recursos praticamente não é alterada quando se usa os valores expressos em peso seco de biomassa ou em caloria (Fig. 7).

Observa-se também, nas Tabelas 5 e 6 que a alocação de recursos ao sistema reprodutivo é mais variável do que nos sistemas vegetativos; inclusive, as populações IGEN-03, IGEN-04, IGEN-06 e IGEN-13 apresentaram coeficientes de variação da ordem de 75, 122, 88 e 85%, respectivamente.

A Tabela 9 mostra a idade média, em dias, para o início de floração das populações estudadas. Não se verifica, aqui, nenhuma tendência, como se esperava, de correlação entre o esforço reprodutivo e a idade de início da floração. Inclusive, populações procozes como SEA 61009, IGEN-07 e GO-136, em geral apresentaram um esforço reprodutivo mais baixo que outras populações mais tardias.

Através da Fig. 8 verifica-se que o início de floração pode ser bastante variável entre as plantas de uma mesma população. Certas populações, como IGEN-04, IGEN-06 e IGEN-13 levaram mais de 130 dias para ter todas as plantas floridas. Como estas populações apresentaram, também, os maiores

desvios em relação à média do esforço reprodutivo, procurou-se comparar a distribuição fracionária de biomassa entre plantas precoces e plantas tardias, estabelecendo-se o limite de 246 dias, dentro destas populações (Fig. 9).

Contudo, na análise da Fig. 9 não se pode detectar, claramente, diferenças na distribuição de recursos entre plantas de florescimento precoce e tardio, a não ser uma ligeira tendência das plantas tardias apresentarem maior esforço reprodutivo.

5.3. Dispersão de sementes

Através da Fig. 10 pode-se notar uma forte tendência das sementes de *Stylosanthes guianensis* se dispersarem, naturalmente, sob a copa da planta-mãe. Também, verifica-se uma tendência das sementes dispersadas se concentrarem na parte mediana, entre a coroa e a extremidade da copa.

Por outro lado, ao comparar o número de sementes germinadas, em relação ao número total de sementes de cada amostra de solo de 25 cm² (Fig. 11), ao longo da seção levantada, verifica-se a existência de uma grande proporção de sementes dormentes, principalmente na var. *canescens*, com 83% de dormência. As var. *robusta* e var. *microcephala* apresentaram 40% e 25% de dormência, respectivamente.

Apesar de se ter trabalhado com um número pequeno de sementes para fazer generalizações, estes fatos podem ter um significado ecológico muito grande para as três variedades.

5.4. Influência do Microambiente na Germinação das sementes

Os resultados obtidos para verificar a influência da profundidade de semeadura na germinação de sementes de *Stylosanthes guianensis* mostraram que, apesar do teste F indicar significância apenas para porcentagem de plântulas sobreviventes aos 85 dias (Tabela 10), aplicando-se o teste Duncan é possível estabelecer diferenças, também, entre as médias de porcentagem de germinação e altura aos 85 dias (Tabela 11).

Enquanto para porcentagem de germinação foram detectadas diferenças entre as profundidades de 1,0 cm e 2,0 cm, para a altura de plantas ocorrem diferenças entre as profundidades 1,0 cm e 0,5 cm. Porém, para porcentagem de sobrevivência apenas a semeadura à superfície diferiu das demais (Tabela 11).

Os resultados obtidos no ensaio sobre variação da microtopografia (Tabela 12 e Tabela 13) não indicam nenhuma diferença estatística entre os tratamentos usados, tanto para a porcentagem de plântulas sobreviventes aos 55 e 90 dias, em

relação ao número de sementes semeadas, como para a altura. Contudo, em relação às plantas sobreviventes, houve uma tendência para o tratamento de variância igual a $72,12 \text{ mm}^2$ ser superior aos demais, principalmente ao tratamento com menor variação na microtopografia.

Semelhantemente ao ensaio de profundidade de semeadura, verificou-se uma tendência dos tratamentos com maior variância - $401,66 \text{ mm}^2$ - e com menor variância - $37,26 \text{ mm}^2$ a apresentarem o menor número de plântulas aos 55 e aos 90 dias.

6. DISCUSSÃO

A distribuição espacial de *Stylosanthes guianensis* na forma de colônias, está de acordo com as observações de Greig Smith, citado por JAIN (1969), de que existem mecanismos ecológicos que favorecem uma distribuição não aleatória dos indivíduos.

O hábito de distribuição em colônias, segundo Feller, citado em MACNAUGHTON e WOLF (1973) pode ser devido à tendência de agrupamento dos descendentes, junto à planta mãe, ou a um agrupamento de habitats favoráveis à colonização.

No caso de *S. guianensis*, a tendência dos descendentes permanecerem junto da planta mãe, parece ser a causa principal do padrão de distribuição mostrado pela espécie. Isto é confirmado pelos dados de dispersão de sementes (Fig. 10) que mostram que as sementes de *S. guianensis* são dispersadas, quase em sua totalidade, sob a copa das plantas mães e que exis

te uma tendência das mesmas se concentrarem na porção mediana, situada entre a coroa e o limite da copa. Assim, a dispersão natural das sementes de *S. guianensis* é bastante restrita; porém, a dispersão pode ser ampliada pelos animais herbívoros, como o gado, que se alimentam da parte aérea das plantas, disseminando as sementes através das fezes.

A distribuição espacial das duas espécies de *Stylosanthes*, *S. guianensis* e *S. scabra*, está de acordo com as observações de JAIN (comunicação pessoal), segundo o qual as plantas autógamas tendem a apresentar uma distribuição na forma de colônias.

Igualmente ao *S. guianensis*, as espécies *S. scabra*, *Desmodium adscendens* e *D. barbatum* são plantas nativas pertencentes à família *Leguminosae* e que ocorrem na área levantada (pastagem) como colonizadoras. Estas espécies colonizadoras, para garantirem o sucesso reprodutivo após dispersão a longas distâncias ou em condições desfavoráveis à polinização pelo vento e insetos, devem ser autocompatíveis, pois dependeriam grandemente, nesse caso, da autopolinização (BAKER, 1965; JAIN 1976). Assim, é possível que em *S. guianensis* não seja predominante a polinização cruzada, como sugerido por BROLMANN (1973) embora isto possa ocorrer sempre. Consequentemente, as sementes das espécies autocompatíveis, ao serem dispersadas a maiores distâncias pelo gado, podem dar origem a uma nova colônia

quando as condições ambientais forem satisfatória ao seu estabelecimento.

Verificou-se, também, que não existe nenhuma associação na ocorrência das duas espécies de *Stylosanthes*, na Fazenda São Francisco, município de Piracicaba (SP), e nem entre elas e *D. adscendens*, também muito frequente na área. Isto significa que as três espécies leguminosas mais frequentes na área, *S. guianensis*, *S. scabra* e *D. adscendens* ocorrem independentemente e deve haver pouca ou nenhuma competição entre elas.

Também, foi verificada uma densidade muito baixa de plantas jovens, quando comparada com a de plantas adultas para ambas espécies. Esta baixa densidade, provavelmente, resulta-se de cortes constantes pelo gado, que ao se alimentar dessas plantas, impedem ou a produção de um maior número de inflorescências ou a maturação dos frutos formados.

O fato de *S. scabra* apresentar colônias maiores do que *S. guianensis* pode trazer algumas especulações como as seguintes: a) o número de microambientes favoráveis ao estabelecimento de *S. scabra* nesta área é maior do que para o estabelecimento de *S. guianensis*. b) a dispersão de sementes em *S. scabra*, por possuir porte ereto, não é tão limitada à copa da planta quanto o é em *S. guianensis*, cuja população nesta área

possue hábito de crescimento prostrado. Considerando-se o mesmo tamanho, as sementes de plantas eretas seriam disseminadas, pelo vento, a distâncias maiores que as de hábito prostrado. Também, as inflorescências de plantas eretas estão mais sujeitas a serem comidas pelo gado do que as de plantas prostradas, que são mais difíceis de serem cortadas pelos animais. Consequentemente, as sementes de *S. scabra* terão maior probabilidade de encontrar um ambiente seguro para a sua germinação e estabelecimento, inclusive sofrendo menor competição intraespecífica. c) a competição pela luz com outras plantas herbáceas é maior em *S. guianensis*, por possuir hábito de crescimento prostrado, do que em *S. scabra*, de porte ereto e com a copa acima do nível geral da cobertura do terreno; consequentemente, o *S. guianensis* tem de deslocar, proporcionalmente, mais energia aos órgãos que lhe dêem maior vantagem competitiva, às custas de seu potencial de colonização (menor produção de sementes).

A tendência das plantas de hábito prostrado destinarem mais recursos à produção de ramos e folhas do que à produção de sementes, está de acordo com as observações de AERAHAMSON e GADGIL (1973) de que as plantas podem responder ao sombreamento alocando mais biomassa a caules para crescer em altura ou investir mais recursos na produção de folhas para interceptar mais luz. Assim, pode-se afirmar que numa comunidade vegetal do tipo de campo ou pastagem, onde a vegetação predominante é do tipo rasteira, uma população de hábito prostra

do tenderia a ser estrategista K, enquanto outra população aparentada, de hábito de crescimento ereto seria estrategista r.

A observação de que as plantas prostradas desenvolveriam um menor esforço reprodutivo do que plantas eretas relacionadas é confirmada pelos resultados das Tabelas 5 e 6, onde as populações IGEN-12 e IGEN-05, de porte ereto, mostraram um esforço reprodutivo maior do que as populações GO-136, IGEN-07 e IGEN-13, com hábitos prostrados ou tendentes ao prostrado.

Contudo, as populações de hábitos de crescimento ereto, utilizadas no ensaio de distribuição fracionária de energia, são oriundas de ambientes instáveis ou menos maduros (margens de rodovias), enquanto as populações prostradas ou tendentes ao prostrado, são provenientes de ambientes mais maduros. Desta maneira, é possível que o tipo de estratégia r ou K desenvolvida por estas populações esteja mais relacionada a uma maior ou menor instabilidade ambiental do que ao hábito de crescimento propriamente dito.

A tendência das populações oriundas de habitats maduros apresentarem um esforço reprodutivo menor do que as populações oriundas de habitats menos maduros está de acordo com os princípios da seleção r e K, proposta por MACARTHUR e WILSON (1967) e com os resultados obtidos por GADGIL e SOLBRIG (1972),

ABRAHAMSON e GADGIL (1973), GAINES *et alii* (1974), HICKMAN (1975), NEWELL e TRAMER (1978) ABRAHAMSON (1979), JAIN e MARTINS (1979) que mostraram a tendência de uma diminuição no esforço reprodutivo com o aumento da maturidade do habitat. Assim, uma população proveniente de um habitat instável seria um estrategista *r*, possuindo um esforço reprodutivo maior do que uma população oriunda de um habitat mais maduro na escala de sucessão ecológica, que seria um estrategista *K*.

A tentativa de se fazer uma analogia entre precocidade e esforço reprodutivo, como preconizado pela seleção *r* e *K*, não foi promissora devido a dificuldades de se definir populações precoces e populações tardias (Tabela 9 e Fig. 8). Em geral, houve uma variação muito grande na idade de início do florescimento dentro das populações. Também, populações tipicamente precoces (SEA-61003, SEA-66009, IGEN-07 e GO-136) apresentaram um esforço reprodutivo médio mais baixo do que populações mais tardias, o que contraria o esperado pela seleção *r* e *K*. Mesmo a separação de grupos de plantas precoces e tardias dentro das populações IGEN-04, IGEN-06 e IGEN-13 (Fig. 9) não permitiu que se detectasse qualquer associação entre precocidade e esforço reprodutivo.

Todavia, os problemas surgidos para relacionar esforço reprodutivo com idade de florescimento, podem ser resultantes da grande variação observada nos materiais utiliza -

dos. Algumas populações chegaram a mostrar coeficientes de variação para esforço reprodutivo próximo ou acima de 100% (Tabelas 5 e 6). Estes coeficientes de variação elevados podem ser explicados pela alta variabilidade existente em populações naturais, quando comparadas com variedades melhoradas, onde, através da seleção se busca a homeogeneidade do material genético. Mas, mesmo a cultivar IRI-1022 (População IGEN-06) apresentou coeficientes de variação elevados, como de 88% para o esforço reprodutivo.

É possível, contudo, que os resultados de alocação de energia sejam limitados pelos seguintes fatos: a) dificuldade de se estabelecer o final do primeiro ciclo de crescimento para algumas plantas. b) por ser o *S. guianensis* uma espécie perene, é possível haver modificações temporárias na alocação dos recursos à reprodução, de acordo com as condições ambientais ao longo do ciclo de vida das plantas.

Levando-se em consideração que se trata de uma espécie provavelmente autógama, esperar-se-ia uma certa homogeneidade do material, o que não ocorreu tendo em vista os altos valores dos coeficientes de variação encontrados em alguns casos e o comportamento vegetativo da população IGEN-05. É possível que esta variação seja devida à coleta inadequada das sementes que deram origem às populações, onde, provavelmente, não houve uma preocupação ~~em~~ caracterizar o material e definir as populações

no campo. Com isto, é possível que as sementes coletadas fossem constituídas por uma mistura, ao invés de uma única população.

Porém, a população IGEN-05 mostrou dois tipos de comportamento bem definidos, com o tipo variante, presumivelmente, possuindo algumas características em comum com o padrão populacional. Apesar de não se ter descido a detalhes, é provável que o tipo variante seja um híbrido, uma vez que casualmente é possível ocorrer polinização cruzada (BOGDAN, 1977). A hipótese de se tratar de um híbrido é baseada nos seguintes fatos: a) visitas constantes de abelhas às flores de *S. guianensis*. b) baixa produção de sementes, em relação ao peso total da inflorescência, traduzida como baixa fertilidade do híbrido.

Os valores de esforço reprodutivo encontrados nesse trabalho, de 3,7% a 27,6% para as dez populações, estão de acordo com os resultados obtidos por outros autores, como GAINES *et alii* (1974) que encontrou valores de 16 a 35% para *Helianthus annuus* L. e 0,1 a 5,0% para *H. grosserratus* Mart.

Contudo, quando se compara com os resultados obtidos para *Stylosanthes humilis* (BARRIGA, 1979), uma espécie anual aparentada a *S. guianensis*, que é perene, verifica-se que o *S. humilis* aloca maior proporção de recursos à reprodução do que o *S. guianensis*. Este, por sua vez, dirigiu muito

mais energia à produção de ramos e folhas. Estes resultados , concordam com os apresentados por OGDEN (1974) e PITELKA (1977) e confirmam as hipóteses da seleção r e K de que as populações anuais devotam maior quantidade de energia à reprodução do que as perenes.

Verificou-se, também, que apesar dos valores de energia expressos em calorias serem diferentes entre os tipos de órgãos e dentro de um mesmo órgão (Tabelas 7 e 8), a distribuição fracionária dos recursos praticamente não é alterada quando se usam as proporções de peso seco da biomassa ou da energia em calorias (Tabelas 5 e 6, Fig. 7). No caso presente, houve uma ligeira modificação na ordem de posição das populações IGEN-12 e IGEN-05a, quando se usaram os valores de energia, em calorias, ou de biomassa. Contudo, tendo em vista que o esforço reprodutivo destas duas populações é praticamente igual, para fins de comparação da estratégia de distribuição de recursos aos vários órgãos é indiferente o uso dos valores tanto em peso seco como em calorias (Fig. 7).

Também, apesar das diferenças nos valores de energia, a quantidade de calorias/g de matéria seca foi da mesma ordem para todos os órgãos vegetativos e ligeiramente mais alta para sementes (Tabela 7). Ainda que as sementes possuíssem teor mais alto de lipídios, o que acentuaria as diferenças nos valores energéticos entre os órgãos vegetativos e as sementes,

a comparação do esforço reprodutivo entre as populações não seria alterada com o uso de valores em peso seco de biomassa ou em calorias, uma vez que o valor do esforço reprodutivo seria aumentado proporcionalmente para todas as populações. Assim, a não ser que exista grande variação no teor de lipídios entre as populações é mais recomendável, em casos comparativos, o uso de valores expressos em peso seco de biomassa por serem mais simples e mais fáceis de serem obtidos.

A dispersão das sementes é um dos fatores essenciais para a sobrevivência das espécies, principalmente as colonizadoras, cujo sucesso pode depender do escape ao ambiente imediato ao da planta-mãe. Como já discutido, as sementes de *S. guianensis* se dispersaram, quase na totalidade, sob a copa da planta mãe o que dificulta a descoberta de um microambiente adequado à germinação.

As sementes ao alcançarem a superfície do solo encontrarão um ambiente que poderá ser tão heterogêneo que vai impedir a sua germinação e o estabelecimento das plântulas.

Para *S. guianensis*, a simulação de uma heterogeneidade ambiental através da disposição de torrões de tamanhos variados na superfície do solo, mostrou que, apesar de não se detectar diferenças estatísticas para os tratamentos utilizados, existe uma tendência dos ambientes com variância mē

dia ($72,12 \text{ mm}^2$) apresentarem um maior número de plântulas. Tanto o ambiente mais heterogêneo como o mais homogêneo apresentaram o menor número de plântulas.

Estas tendências estão de acordo com os resultados obtidos por HARPER *et alii* (1965) e EVANS e YOUNG (1972a) que verificaram que a heterogeneidade da superfície do solo pode determinar a probabilidade de uma semente encontrar um local favorável à sua germinação. Estes autores verificaram que o efeito da microtopografia parece ser devido ao grau de proteção das sementes, contra a perda da umidade.

O modo pelo qual a semente pode evitar o dessecação é enterrar-se no solo e, muitas sementes são providas de apêndices ou possuem formas que favorecem a sua penetração no solo (HARPER *et alii*, 1970). Este pode ser o caso de *S. guianensis*, cujo fruto é um lomento com um único artículo e possuindo um apêndice rudimentar recurvado no ápice. Este apêndice funcionaria, quando da dispersão da semente, como uma âncora, fazendo com que a mesma se agarre à superfície do solo e facilitando o seu enterramento.

Contudo, neste trabalho, a baixa sobrevivência de plântulas parecia ser decorrente da falta de pressão exercida pela radícula, para penetrar na camada de solo, o que possivelmente fosse resultado de um murchamento da radícula exposta às temperatura e umidade do ar. É possível, também, que a bai

xa percentagem de germinação na maior profundidade (2,0 cm), se
ja causada pela incapacidade da plântula romper a camada de so
lo que cobre a semente.

7. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos no presente trabalho permitiram concluir que:

a) As populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. se distribuem, espacialmente, na forma de colônias e a abundância desta espécie é independente da ocorrência de outras leguminosas como *S. scabra* Vog. e *Desmodium adscendens* (Sw) DC.

b) As populações de *S. guianensis* originadas de ambientes instáveis destinam mais recursos à reprodução (estrategista r) do que as populações de ambientes mais estáveis (estrategistas K), enquanto as populações com hábito de crescimento prostrado ou tendentes ao prostrado, alocam maior quantidade de energia para a produção de folhas e ramos (estrategistas K) do que as populações de porte ereto que destinam mais energia à reprodução (estrategista r).

c) Não existe nenhuma analogia, como preconiza da pela teoria de seleção r e seleção K, entre precocidade e esforço reprodutivo, para as populações estudadas.

d) Para efeitos comparativos de distribuição fracionária de energia, entre populações aparentadas, não se faz necessário a determinação calorimétrica do material. As comparações podem ser feitas utilizando-se, apenas, o peso seco de biomassa.

e) A dispersão de sementes de *S. guianensis* é bastante restrita, limitando-se principalmente, à projeção da copa da planta-mãe.

f) Os ambientes com variâncias muito elevadas ou muito baixas na microtopografia do solo são prejudiciais ao estabelecimento das plantas de *S. guianensis*.

g) A semeadura a 1,0 cm de profundidade proporciona melhor ambiente para a germinação de sementes de *S. guianensis*.

8. SUMMARY

In this work it is developed the aspects of the population ecology of *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., a perennial species of large distribution in the tropics, in relation to the models of spatial distribution, energy allocation, seed dispersal and the influence of variation in soil surface on germination and seedling establishment. Besides this, the validity of some predictions, of the theory of r and K selection was tested for ten populations involved in the research of energy allocation.

The studies of spatial distribution were carried out in an area of pasture where *S. guianensis* occurs as a colonizing species. In the study of energy allocation, it was compared, for ten populations of different origins, the allocation of resources to roots, branches, leaves, bracts and seeds. The dispersal of seeds was analysed through, the collection of soil samples at regular intervals from the crown

of plants established in field conditions. On the other hand , the influence of variations in soil surface on germination and seedling establishment was evaluated in two experiments, one about sowing depth, and other about variation of soil microtopography.

The results obtained in this work, permit the following conclusions: a) *S. guianensis* shows a colonial distribution and the abundance of this species is independent of the occurrence of other leguminous, such as *S. scabra* Vog. and *Desmodium adscendens* (Sw) SC.; b) The *S. guianensis* populations from instable habitats allocate more resources to reproduction than the populations from more stable habitats , while the prostrate populations allocate more energy to the production of leaves and branches (K strategists) than the erect populations (r strategists); c) There is no analogy between early flowering and reproductive effort as predicted in the theory of r and K selection, for the populations studied ; d) the comparison of energy allocation, among related populations, can be made, exclusively through dry matter production. e) Seed dispersal of *S. guianensis* is very restrict, normally within the crown foliage of the mother plant f) The habitats with very high or very low variances in soil microtopography are unfavorable to the establishment of *S. guianensis* seedlings, g) The sowing depth of 1,0 cm, allows the best germination for *S. guianensis* seeds.

9. LITERATURA CITADA

- ABRAHAMSON, W. G. 1979. Patterns of resource allocation in wild flower populations of fields and wood. *American Journal of Botany*. Columbus, 66: 71-79.
- ABRAHAMSON, W. G. e M. GADGIL. 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *American Naturalist*. Chicago, 107: 651-661.
- BAKER, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: BAKER, H. G. e G. L. STEBBINS, Eds. *The genetics of colonizing species*. N. York, Academic. p. 147-168.
- BARRIGA, J. P. 1979. Autoecologia de *Stylosanthes humilis* H.B.K: avaliação de variabilidade morfológica e estudos de biologia de sementes. Piracicaba, ESALQ. 97 p. (Dissertação M.S.).

- BARROS, L. M. 1978. Avaliação da variabilidade de caracteres agronômicos em populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. Piracicaba, ESALQ. 108. p. (Dissertação M.S.).
- BENSON, W. W. 1978. Ecologia teórica. In: Simpósio sobre a comunidade vegetal como unidade biológica, turística e econômica. Anais da Academia de Ciências do Estado de São Paulo. São Paulo, nº 15: 14-31
- BOGDAN, A. V. 1977. Tropical pasture and fodder plants: grasses and legumes. London, Longman. p. 397-402.
- BROLMANN, J. B. 1973. Progeny studies in *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. Proc. Soil and Crop Science Society of Florida. Belle Glade, 33: 22-24.
- EMLEN, J. M. 1973. Ecology: an evolutionary approach. Reading (Mass.), Addison - Weley - P. 58-68.
- EVANS, R. A. e J. A. YOUNG, 1972a. Microsite requirements for establishment of annual rangeland weeds. *Weed Science*. New York, 20: 350-355.

- EVANS, R. A. e J. A. YOUNG. 1972b. Germination and establishment of *Salsola* in relation to seedbed environment. II Seed distribution, germination, and seedling, growth of *Salsola* an microenvironmental monitoring of the seedbed. *Agronomy Journal*. Madison, 64: 219-224.
- FERREIRA, M. B. e N. M. S. COSTA. 1979. O gênero *Stylosanthes* Sw no Brasil. Belo Horizonte, EPAMIG. 108 p.
- GADGIL, M. e O. T. SOLBRIG. 1972. The concept of r and K selection: evidence from wild flowers and some teoretical considerations . *American Naturalist*. Chicago, 106: 14-31
- GADGIL, M. e W. H. BOSSERT. 1970. Life historical consequences of natural selection. *American Naturalist*. Chicago, 104: 1-24.
- GAINES, M. S.; K. J. VOGT; J. L. HAMRICK e J. CALDWELL. 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). *American Naturalist*. Chicago, 108: 889-894.
- GREEN, R. F. 1980. A note on K selection. *American Naturalist*. Chicago, 116: 291-296.
- GREIG- SMITH, P. 1957. *Quantitative plant ecology*. London, Butterworths. 198 p.

HARPER, J. L. 1967. A darwinian approach to plant ecology.

Journal of Ecology. Oxford, 55: 247-270.

HARPER, J. L. 1968. The regulation of number and mass in plant population. In: LEWONTIN, R. C. *Population biology and evolution*. Syracuse University Press. p. 139-158.

HARPER, J. L.; J. N. CLATWORTHY; I. H. MCNAUGHTON e G. R. SAGAR. 1961. The evolution and ecology of closely related especies living in the same area. *Evolution*. Kansas, 15: 209-227.

HARPER, J. L. e J. OGDEN. 1970. The reproductive strategy of higher plants. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology*. Oxford, 58: 681-698.

HARPER, J. L.; J. T. WILLIAMS e G. R. SAGAR. 1965. The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the stablishment of plants from seed. *Journal of Ecology*. Oxford, 53: 273-286.

HARPER, J. L.; P. H. LOVELL e K. G. MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Palo Alto, 1: 327-356.

- HAUPTLI, H. e S. K. JAIN. 1978. Biosystematic and agronomic potential of some weedy and cultivated amaranths. *Theoretical and Applied Genetics*. Berlin, 52: 177-185.
- HICKMAN, J. C. 1975. Environmental unpredictability and plastic allocation strategies in the annual *Polygonum cascandense* (Polygonaceae). *Journal of Ecology*. Oxford, 63: 689-701.
- HICKMAN, J. C. e L. F. PITEKKA. 1975. Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecologia*. Berlin, 21: 117-121.
- JAIN, S. K. 1969. Comparative ecogenetics of two *Avena* species occurring in Central California. *Evolutionary Biology*. New York, 3: 73-118.
- JAIN, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology Systematics*. Palo Alto, 7: 469-495.
- JAIN, S. K e P. S. MARTINS. 1979. Ecological genetics of the colonizing ability of rose clover (*Trifolium hirtum* All.) *American Journal of Botany*. Columbus, 66: 361-366.
- JANZEN, B. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. Chicago, 104: 501-528.

- KERSHAW, K. A. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology*. 2nd . ed. New York, American Elsevier. p. 1-37, 104-127.
- MACARTHUR, R. H. e E. O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. p. 149-150.
- MANNETJE, L. T. 1977. A revision of varieties of *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. *Australian Journal of Botany*. Melbourne, 25: 347-362.
- MARTINS, P. S. e N. A. VELLO. 1980. Performance and variability of agronomic characters in populations of *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 14, Kentucky Proceedings. (em impressão).
- MCNAUGHTON, S. J. e L. L. WOLF. 1973. *General ecology*. New York, Holt Rinehart and Winston. p. 71-77.
- MOHLENBROCK, R. H. 1958. A revision of the genus *Stylosanthes*. *Annals of Missouri Botanical Garden*. St. Louis, 44: 299-354.
- NEWELL, S. J. O. e E. J. TRAMER. 1978. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during sucession. *Ecology*. Durham, 59: 228-234.

- OGDEN, J. 1974. The reproductive estrategy of plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara*. *Journal of Ecology*. Oxford, 62: 291-324.
- ORIAN, G. 1974. Tropical population ecology. In: FARNWORTH, E. G. e F. G. GOLLEY. *Fragile ecosystems*. New york, Springer Verlag. p. 5-65.
- PALMBLAD, I. G. 1968. Competition in experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size. *Ecology*. Durham, 49: 26-34.
- PHIPPS, R. H. 1973. Methods of increasing the germination percentage of some tropical legumes. *Tropical Agriculture*. Surrey, 50: 291-296.
- PIANKA, E. R. 1970. On r - and K - selection. *American Naturalist*. Chicago, 104: 592-597.
- PITELKA, L. F. 1977. Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). *Ecology*. Durham, 58: 1055 - 1065.
- PRIMACK, R. B. 1979. Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (Plantaginaceae). *American Naturalist*. Chicago, 114: 51-62.

- SARUKHAN, J. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. e *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology*. Oxford, 62: 151-177.
- STEARNS, S. C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Palo Alto, 8: 145-171
- STONARD, P. 1969. Effect of sowing depth on seedling emergence of three species of *Stylosanthes*. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*. Brisbane, 26: 55-60.
- TULEY, P. 1968. *Stylosanthes gracilis*. *Herbage Abstracts*. Farnham Royal, 38: 87-94.

10. APÊNDICE

Tabela 1. Características gerais das populações de *Stylusanthus guianensis* (Aubl.) Sw. utilizadas no ensaio de distribuição fracionária de energia. ESALQ, Piracicaba, 1978/79.

População	Procedência	Área da <u>a</u> / copa (m ²)	Hábito de <u>a</u> / crescimento predominante
IGEN - 03	Rodovia Americana-Piracicaba (SP)	0,7565	SE/E <u>b</u> /
IGEN - 04	Nova Odessa (SP)	0,8313	SE/E
IGEN - 05	IPEACS	0,3984	E
IGEN - 06	IRI 1022 (Matão - SP)	0,7604	SE/E
IGEN - 07	IPEACS (IS - 66013)	0,7011	P
IGEN - 12	Rodovia Belém - Brasília	0,4283	E
IGEN - 13	Argentina (CPAC - Brasília)	1,1871	SE
GO - 136	CIAT 136 (Meta - Colômbia)	1,1340	P
SEA 61003	Sem origem	0,9700	P
SEA 66009	Sem origem	-	SE

a/ Fonte: BARROS (1978); MARTINS e VELLO (1980)

b/ E = Ereto, SE = Semiereto, P = prostrado

Tabela 2. Número de quadrados (unidades de amostras de 0,5m x 0,5 m) contendo plantas de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. e *S. scabra* Vog. numa área de pastagem. Fazenda São Francisco, Município de Piracicaba (SP) Levantamento pelo método de isonomas de Ashby e Pidgeon, 1980.

<i>S. guianensis</i>	<i>S. scabra</i>	Frequência
-	-	215
+	+	21
+	-	49
-	+	115

+ Presença

- Ausência

$$\chi^2 = 0,6 \text{ ns}$$

Tabela 3. Número de quadrados (unidades de amostra de 0,5 m x 0,5 m) contendo plantas de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., *S. scabra* Vog. e *Desmodium adscendens* (Sw) DC numa área de pastagem. Fazenda São Francisco, Município de Piracicaba (SP). Levantamento pelo método de "transect". 1980.

<i>S. guianensis</i>	<i>S. scabra</i>	<i>D. adscendens</i>	Frequência
-	-	-	10
+	+	+	7
+	+	-	1
+	-	+	8
+	-	-	2
-	+	+	9
-	+	-	8
-	-	+	40

+ Presença

- Ausência

$$\chi^2 = S. guianensis \text{ vs. } S. scabra = 2,48 \text{ ns}$$

$$\chi^2 = S. guianensis \text{ vs. } D. adscendens = 0,79 \text{ ns}$$

$$\chi^2 = S. scabra \text{ vs. } D. adscendens = 1,68 \text{ ns}$$

Tabela 4. Densidade e frequências de plantas de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. e *S. scabra* Vog. obtidas pelo método de isonoma de Ashby e Pidgeon e pelo método "transect". Fazenda São Francisco, Município de Piracicaba. 1980

	<i>S. guianensis</i>	<i>S. scabra</i>
1.) "transect"		
a. Frequência média (%)	21,20	29,40
b. Densidade média/m ²	1,08	3,95
2) Método de isonomas		
a. Frequência média (%)	17,50	34,00
Frequência de plantas adultas (%)	15,50	30,80
Frequência de plantas jovens (%)	4,80	9,00
b. Densidade média/m ²	1,05	2,38
Densidade de plantas adultas/m ²	0,80	1,92
Densidade de plantas jovens/m ²	0,25	0,46

Tabela 5. Distribuição fracionária de biomassa em raízes, ramos, folhas, brácteas e sementes, em dez populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., expressada em porcentagem do peso seco, durante um ciclo de crescimento. ESALQ, Piracicaba (SP) 1978/79.

População	N	Raízes		Ramos		Folhas		Brácteas		Sementes		Peso Seco Total (g)		E. R.	
		$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
IGEN - 12	10	13,6 ± 2,8		46,4 ± 3,9		12,4 ± 1,1		20,9 ± 3,3		6,7 ± 3,2		188,1 ± 54,4		27,6 ± 4,5	
IGEN - 05a	6	12,8 ± 2,5		48,3 ± 2,6		12,7 ± 2,6		20,0 ± 5,0		6,2 ± 1,5		118,0 ± 49,7		26,2 ± 5,9	
IGEN - 05b	4	4,4 ± 0,7		61,5 ± 1,9		10,7 ± 0,3		23,1 ± 2,4		0,3 ± 0,1		3565,2 ± 1082,1		23,4 ± 2,2	
IGEN - 03	10	6,3 ± 2,7		61,0 ± 9,1		18,2 ± 6,5		12,3 ± 9,4		2,2 ± 1,9		1713,5 ± 1431,2		14,5 ± 10,8	
SEA-61003	10	9,6 ± 2,2		43,0 ± 6,0		33,7 ± 2,3		8,5 ± 2,0		5,2 ± 2,0		358,2 ± 311,4		13,7 ± 3,4	
IGEN - 06	9	5,5 ± 2,4		65,4 ± 6,6		15,7 ± 6,8		11,6 ± 10,3		1,8 ± 1,5		1947,2 ± 1119,0		13,4 ± 11,8	
SEA-66009	10	8,4 ± 2,1		46,2 ± 9,8		34,7 ± 5,1		6,4 ± 2,7		4,3 ± 2,0		678,1 ± 1135,3		10,7 ± 4,4	
IGEN - 04	10	5,9 ± 1,4		64,2 ± 6,6		21,2 ± 9,8		7,8 ± 9,6		1,0 ± 1,1		1494,2 ± 817,6		8,8 ± 10,7	
IGEN - 13	10	7,9 ± 4,7		65,7 ± 4,5		18,5 ± 5,2		7,3 ± 6,2		0,6 ± 0,7		2311,1 ± 1454,1		7,9 ± 6,8	
IGEN - 07	10	8,5 ± 4,4		53,0 ± 8,4		31,8 ± 3,0		4,5 ± 2,7		2,2 ± 1,3		672,7 ± 888,1		6,7 ± 3,5	
CO - 136	10	6,9 ± 2,5		64,0 ± 5,8		25,4 ± 4,9		2,9 ± 1,8		0,8 ± 0,6		1279,9 ± 541,0		3,7 ± 2,3	

N = nº de plantas

$\bar{x}$ = média

s = desvio padrão

ER = Esforço reprodutivo

Tabela 6. Distribuição fracionária de energia em raízes, ramos, folhas, brácteas e sementes de dez populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., expressada em porcentagem de energia em calorías, durante um ciclo de crescimento. ESALQ, Piracicaba (SP) 1978/79.

População	N	Raízes		Ramos		Folhas		Brácteas		Sementes		Energia total média(cal.)	E. R.
		$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s		
IGEN - 05a	6	12,8 ± 2,6		47,5 ± 2,6		12,5 ± 2,6		20,0 ± 4,9		7,2 ± 1,7		472142	27,2 ± 6,0
IGEN - 12	10	13,7 ± 2,9		47,4 ± 4,4		12,5 ± 1,6		18,6 ± 4,3		7,8 ± 3,5		1377864	26,4 ± 6,2
IGEN - 05b	4	4,2 ± 0,7		62,5 ± 1,9		10,7 ± 0,3		22,1 ± 2,3		0,3 ± 0,2		13876510	22,4 ± 2,2
IGEN - 03	10	4,6 ± 2,0		61,0 ± 9,4		19,5 ± 9,1		12,0 ± 9,2		2,8 ± 2,4		6173798	14,8 ± 11,1
SEA-61003	10	9,6 ± 2,1		42,9 ± 6,0		33,3 ± 2,3		8,6 ± 2,0		6,1 ± 2,4		1377864	14,6 ± 3,6
IGEN - 06	9	5,5 ± 2,4		60,0 ± 6,4		15,6 ± 6,7		10,9 ± 9,7		2,0 ± 1,8		7552331	12,9 ± 11,4
SEA-66009	10	8,6 ± 2,4		46,4 ± 9,9		34,0 ± 4,9		5,8 ± 2,4		5,1 ± 2,4		2610690	10,9 ± 4,5
IGEN - 04	10	5,9 ± 1,4		64,3 ± 6,6		21,1 ± 9,7		7,6 ± 9,4		1,1 ± 1,3		5749855	8,7 ± 10,6
IGEN - 13	10	7,8 ± 4,7		66,4 ± 4,3		18,1 ± 5,0		6,9 ± 5,9		0,8 ± 0,8		8943809	7,7 ± 6,6
IGEN - 07	10	8,4 ± 4,4		53,4 ± 8,4		31,1 ± 3,0		4,4 ± 2,5		2,6 ± 1,4		2613016	7,0 ± 3,5
CO - 136	10	7,0 ± 2,5		63,3 ± 5,8		25,8 ± 5,0		2,9 ± 1,8		0,9 ± 0,7		4919570	3,8 ± 2,3

N = nº de plantas

$\bar{x}$ = média

s = desvio padrão

ER = Esforço reprodutivo

Tabela 7. Quantidade de energia, em cal/g, na matéria original parcialmente seca de dez populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. Média de duas determinações em bomba calorimétrica tipo Parr.

População	Raízes	Ramos	Folhas	Brácteas	Sementes
IGEN - 12	3896,0	3956,4	3807,3	3981,3	4519,3
IGEN - 5a	3971,4	3937,2	3927,5	4009,5	4648,1
IGEN - 5b	3809,9	3960,1	3893,0	3720,0	4479,9
IGEN - 03	2634,5	3597,0	3859,1	3521,8	4586,9
SEA-61003	3842,3	3815,0	3807,3	3855,5	4551,0
IGEN - 06	3917,2	3920,0	3841,0	3613,9	4545,4
SEA-66009	3819,4	3871,2	3789,1	3443,1	4565,3
IGEN - 04	3884,5	3853,3	3830,0	3738,2	4579,0
IGEN - 13	3825,9	3908,9	3799,0	3676,5	4597,0
IGEN - 07	3863,2	3915,2	3803,0	3747,9	4482,0
GO - 136	3875,5	3806,3	3915,0	3844,7	4624,0

Tabela 8. Análise de variância da quantidade de energia em cal/g de matéria parcialmente seca, para os diferentes tipos de órgãos de dez populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw.

Fonte de variação	Graus de liberdade	QM
Entre tecidos	4	2 480 764 **
Tratamentos/Órgãos	50	75 282 **
Tratamentos/raiz	10	282 238 **
Tratamentos/ramos	10	21 611 **
Tratamentos/folhas	10	4 883 *
Tratamentos/brácteas	10	62 256 **
Tratamentos/sementes	10	5 416 **
Resíduo	55	1 856

* Significativo a 5% de probabilidade

** Significativo a 1% de probabilidade

Tabela 9. Idade média, em dias, para início da floração e esforço reprodutivo médio (ER) de dez populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. ESALQ, Piracicaba (SP) 1978/79

População	Idade Média em dias	E. R.
SEA-61003	130 $\pm$ 13	13,7
SEA-66009	132 $\pm$ 28	10,7
IGEN - 07	154 $\pm$ 21	6,7
GO - 136	167 $\pm$ 9	3,7
IGEN - 03	172 $\pm$ 20	14,5
IGEN - 04	203 $\pm$ 50	8,8
IGEN - 12	208 $\pm$ 27	27,6
IGEN - 05a	221 $\pm$ 12	26,2
IGEN - 06	223 $\pm$ 43	13,4
IGEN - 13	272 $\pm$ 89	7,9
IGEN - 05b	298 $\pm$ 15	23,4

Tabela 10. Análise de variância da porcentagem de germinação, da porcentagem de sobrevivência e da altura média das plântulas aos 85 dias, em cinco profundidades de semeadura de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. ESALQ, Piracicaba, 1979.

Fonte Variação	Graus Liberdade	Quadrados médios		
		% Germinação <u>a/</u>	% Sobrevivência <u>a/</u>	altura média
Repetição	3	44,1893	316,3120	26,8054
Tratamentos	4	123,2805 ns	434,8175*	7,0249ns
Resíduo	12	50,5793	86,1613	2,5687
CV (%)		14,2	11,5	19,2

a/ Valores transformados em $\arcsen \sqrt{x}$

* Significativo a 5% de probabilidade

ns = não significativo

Tabela 11. Médias de porcentagem de germinação, porcentagem de sobrevivência e altura de plântulas aos 85 dias, em cinco profundidades de semeadura de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. ESALQ, Piracicaba, 1979.

Profundidade semeadura (cm)	Porcentagem ^{a/} germinação	Porcentagem ^{a/} sobrevivência	altura (cm)
2,0	56,8 b	53,7 a	12,2 ab
1,5	59,3 ab	49,0 a	10,4 ab
1,0	70,9 a	55,4 a	13,0 a
0,5	63,9 ab	53,1 a	9,7 b
0,0	59,4 ab	30,1 b	11,4 ab

a/ Dados transformados em $\arcsin \sqrt{x}$

b/ Diferenças significativas de acordo com o Teste de Duncan.

Tabela 12 - Análise de variância da porcentagem de plântulas existentes aos 55 e 90 dias em relação ao número de sementes semeadas e altura média das plântulas aos 90 dias, de *Stylosanthes guianensis* (Aubl) Sw., em quatro níveis de variação de microtopografia do solo . ESALQ, Piracicaba, 1979.

Fonte Variação	Graus Liberdade	Quadrados médios		
		Plântulas 55 dias (%)	$\frac{a}{\text{Plântulas}}$ 90 dias (%)	Altura média 90 dias (cm)
Repetição	3	56,32	63,50	2,18
Tratamento	3	77,40ns	69,19ns	13,20ns
Resíduo	9	38,46	33,86	5,29
CV (%)		14,50	13,80	21,70

a/ Valores transformados em $\arcsin \sqrt{x}$

ns = não significativo

Tabela 13. Médias da porcentagem de plântulas existentes aos 55 e 90 dias em relação ao número de sementes semeadas e altura das plântulas aos 90 dias, de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw., em quatro níveis de variação da microtopografia do solo. ESALQ, Piracicaba, 1979.

Variação média microtopografia (mm ²)	Número de Plântulas		
	55 dias (%)	90 dias (%)	Altura 90 dias (cm)
401,66	40,78	39,9	8,6
187,22	43,28	42,8	9,6
72,12	48,54	47,5	11,8
37,26	38,24	37,9	12,5
Duncan	ns	ns	ns

Fig. 1 - Detalhe dos tratamentos mostrando a variação na microtopografia do solo. Variâncias médias de 37,26, 72,12, 401,66 e 187,22 mm^2 , respectivamente, a partir de cima à esquerda no sentido anti-horário. ESALQ, Piracicaba, 1979.

Fig. 2 - Aparelho utilizado para medir a variância da microtopografia do solo. Baseado em HARPER *et alii* (1965).

Fig. 3 - Distribuição espacial de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. (Δ - plantas adultas, $\blacktriangle$ - plantas jovens) e *S. scabra* Vog. (o - plantas adultas, $\bullet$ - plantas jovens). Fazenda São Francisco, Município de Piracicaba (SP), 1980.

Fig. 4 - Distribuição de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. (▨) e de *S. scabra* Vog. (□) em relação à frequência de *Desmodium adscendens* (Sw) DC. Fazenda São Francisco, município de Piracicaba (SP), 1980.

Fig. 5 - Distribuição de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. (▨) e de *S. scabra* Vog. (□) em relação à proporção de pangola: batatais. Fazenda São Francisco, Município de Piracicaba (SP), 1980.

Fig. 6 - Esforço reprodutivo de cinco populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. em função do log. da biomassa total. As curvas delimitam, apenas, a distribuição dos valores para cada população. ESALQ, Piracicaba (SP), 1978/79.

Fig. 7 - Distribuição fracionária de energia (A) e de biomassa (B) em raízes, ramos, folhas, brácteas e sementes e desvio padrão (σ) do esforço reprodutivo (hatched) para 10 populações de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. ESALQ, Piracicaba (SP), 1978/79.

Fig. 8 - Distribuição dos indivíduos dentro de cada população para o período compreendido entre a germinação e o início da floração em *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. ESAIQ, Piracicaba, 1978/79.

Fig. 9 - Variação na distribuição fracionária de biomassa dentro das populações IGEN-04, IGEN-06 e IGEN-13 de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. A) Plantas tardias - idade floração > 246 dias. B) Plantas precoces - idade floração < 246 dias. ra - raízes, im - ramos, fo - folhas, br - brácteas, sm - sementes.

Fig. 10 - Dispersão de sementes de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. através de um eixo que passa pelo centro da planta (o). As setas delimitam o diâmetro da copa. (Estação Experimental de Anhembi, Município de Piracicaba (SP), 1980.

Fig. 11 - Número de sementes total (□) e germinadas (■) de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. nas amostras de solo, de 5 x 5 x 5 cm³, tomadas ao longo de uma diagonal passando pelo centro da planta. (1) var. *canescens*, (2) var. *robusta*, (3) var. *microcephala*. Estação Experimental de Anhembi, Município de Piracicaba (SP), 1980.