

Daniela Zanelato

Comunidades arbóreas em florestas de restinga: o
papel das demandas conflitantes e dos inimigos
naturais no nicho de regeneração

São Paulo

2012

Daniela Zanelato

Comunidades arbóreas em florestas de restinga: o papel das demandas conflitantes e dos inimigos naturais no nicho de regeneração

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia de Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador(a): Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

São Paulo 2012

Zanelato, Daniela

Comunidades arbóreas em florestas de
restinga: o papel das demandas conflitantes e dos
inimigos naturais no nicho de regeneração

Número de páginas: 137

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia.

1. Demandas conflitantes 2. Floresta de
Restinga 3. Plântulas 4. Tamanho sementes
Universidade de São Paulo. Instituto de
Biotecnologia. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira
Orientador

*Dedico este trabalho aos meus
pais Delaine e Valmir,
e ao Selmo*

“Quem e o que eu realmente sou – uma consciência cósmica tão vasta que posso manter sem esforço trilhões de universos na palma da minha mão – está além da capacidade da mente humana de entender. Portanto, imagine-me da forma que gostar mais, e prometo que virei até você nesta forma”

Shakta Adaivata

(trad. Maya Tiwari)

Agradecimentos

Agradeço ao Prof. Alexandre Adalardo de Oliveira pela orientação, pela confiança e pelo incentivo. À Prof. Adriana M. Z. Martini pela co-orientação, que mesmo sendo informal foi essencial para a construção deste trabalho.

A CAPES pela bolsa de mestrado concedida e ao Projeto “Recuperação e conservação dos ecossistemas de restinga do litoral sul de São Paulo” (financiado pela Petrobrás) pelo suporte financeiro nos trabalhos de campo. Ao Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da USP, pela verba do PROAP utilizada para finalizar os trabalhos de campo. Ao Instituto Florestal por permitir a realização deste estudo no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do Departamento de Ecologia IB-USP pela oportunidade de realização deste trabalho e pelo empenho e dedicação na busca de qualidade. Aos professores que oferecem disciplinas no Programa. Em especial aos professores Glauco Machado, Paulo Inácio e Paulo Guimarães (Miudo), pela excelente disciplina de Ecologia de Campo, pelas sugestões no artigo de qualificação e em análises estatísticas e pela enorme disposição de ajudar.

Aos companheiros do LabTrop, em especial à Ivy pela grande competência em lidar com as burocracias da FUSP. À Diana Graça, amiga querida, pela convivência no trabalho de campo na Ilha do Cardoso desde o início, pelo trabalho com a chuva de sementes e pela ajuda com a pesagem das plântulas. À Camila T. Castanho pela grande ajuda com as análises de sobrevivência. À Mariana B.B.C. Faria, de quem fui ajudante de campo durante seu mestrado e cujo estudo motivou a realização deste trabalho, obrigada pela ajuda e pelo incentivo. Ao Gabriel Frey pela ajuda com as análises das fotos hemisféricas.

Ao Edison Rodrigues, pelas muitas idas a campo me ajudar com o censo das plântulas e pelo trabalho de coleta e triagem da chuva de sementes. Ao Maurício Perine, técnico do Departamento de Ecologia do IB-USP, pela ajuda com a análise de solo.

Aos meus bichinhos queridos: Pituca (*in memorian*), Pitu, Nina e Preta, por me tornarem mais humana durante este trabalho.

Aos meus pais, Delaine e Valmir, pelo amor incondicional e pelo apoio irrestrito em tudo na minha vida! Aos meus sogros, D. Aurora e S. Dorico, por me ensinarem a riqueza da simplicidade e pela acolhida sempre sincera no Sítio Bela Vista. Ao Selmo Bernardo, meu companheiro querido, pela ajuda em todas as fases do trabalho de campo e pela enorme paciência na convivência diária.

Muito Obrigada a todos!

Índice

Resumo Geral	01
Abstract	02
Introdução Geral	03
Capítulo 1. Demandas conflitantes e o nicho de regeneração em uma floresta de restinga: o ambiente de luz importa?	16
Capítulo 2. O tamanho de sementes na estruturação da comunidade arbórea adulta em florestas de restinga: atuação de filtro ambiental ou limitação de dispersão?	59
Capítulo 3. Microbiota do solo em florestas tropicais: interações com o nicho de regeneração das árvores	91
Considerações finais	121
Anexos	124

Resumo Geral

A presente dissertação teve como objetivo investigar se padrões presentes nas comunidades arbóreas adultas podem ser gerados por diferenças em aspectos relacionados ao nicho de regeneração das espécies. Nosso modelo de estudo foram duas florestas de restinga localizadas na Ilha do Cardoso, litoral sul do estado de São Paulo. A floresta de restinga alta (RA) é uma formação geologicamente mais antiga e possui dossel mais fechado que a floresta de restinga baixa (RB). No Capítulo 1, investigamos se as inversões de abundância das árvores adultas entre RA e RB podem ser geradas devido ao desempenho diferenciado destas espécies ainda na fase de plântula, devido à atuação do filtro ambiental luminosidade. Hipotetizamos que as espécies apresentem pior desempenho no estágio de plântula na floresta em que são menos abundantes como adultos, devido a uma demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência. Esperávamos também que a mortalidade por patógenos fosse a principal causa de mortalidade das plântulas na floresta mais sombreada. Realizamos um experimento manipulativo em campo com seis espécies arbóreas, no qual plântulas com um mês após a germinação foram transplantadas nas duas florestas e no viveiro. Acompanhamos o desempenho destas plântulas durante nove meses. Não houve diferenças no desempenho das espécies entre as duas florestas estudadas, exceto *Clusia criuva* (no sentido esperado) e *Tapirira guianensis* (sentido oposto ao esperado). Diferente do esperado, a principal causa de mortalidade de todas as espécies foi a herbivoria severa e não foi observado um conflito entre crescimento e sobrevivência. No Capítulo 2 investigamos se as diferenças de tamanho de semente entre as espécies arbóreas zoocóricas podem gerar diferenças nos padrões da comunidade adulta e essas diferenças ocorrem devido à atuação do filtro ambiental da luminosidade ou apenas devido às diferenças de capacidade de dispersão das espécies. Acompanhamos a chuva de sementes das espécies zoocóricas arbóreas durante quatro anos nas duas florestas e verificamos que a capacidade de dispersão ativa está negativamente relacionada ao tamanho de sementes, como é previsto por ambas as hipóteses (filtro ambiental e capacidade dispersão). Além disso, a relação entre a produção média de sementes e o tamanho de sementes apresentou um padrão triangular, de modo que as espécies de sementes grandes apresentam sempre baixas produções. Comparamos os tamanhos médios de sementes e a amplitude de tamanhos de sementes dos indivíduos e espécies estabelecidos como adultos nas duas florestas ($DAP \geq 5\text{cm}$). Verificamos que a RA apresenta tamanho médio de semente e amplitude de tamanhos de sementes maiores que a RB. Além disso, a composição florística da RB está aninhada na composição da RA. Assim, hipotetizamos que as diferenças na capacidade de dispersão das espécies, aliadas às diferenças de idade das florestas são responsáveis pela distribuição de tamanho de sementes dos adultos estabelecidos nas duas florestas. Por fim, no capítulo 3, realizamos uma revisão bibliográfica sobre o papel dos microorganismos do solo no nicho de regeneração das espécies arbóreas tropicais. Foram encontrados estudos que abordam apenas a atuação de fungos, seja em interações positivas (fungos micorrízicos) ou negativas (fungos patogênicos). Discutimos os principais fatores e características associadas à mortalidade por patógenos do solo, bem como relações levantadas pelos estudos pioneiros que não foram corroboradas ou testadas.

Abstract

The objective of the current research was to investigate if the existing patterns in the adult tree communities can be generated by differences in the aspect related to the regeneration niche of species. Our model of study were two restinga's forests located at the Cardoso Island, on the South coast of São Paulo state. The tall resting forest (TRF) is an older formation, geologically speaking, and it has closer canopies than the short resting forest (SRF). In the first chapter, we investigated if the abundance inversions of adult trees existing between the TRF and the SRF could be generated due to the differentiated performances of these species at the stage of the seedling, due to the action of the environmental light filter. We assumed as a hypothesis that the species show a worst performance in the stage of seedling in the forest where they are less abundant as adult, due to a trade-off between growth and survival. We expected that the mortality by pathogens was the main cause for the mortality of plants in the more shaded forest. We achieved a manipulative experiment in field with six tree species, in which one-month-old seedlings after germination were transplanted in the two forests and in the nursery. We followed the performance of the species in the two studied forests for nine months. There were no differences in the performance of the two species, except the survival of the *Clusia criuva* (in the expected way) and of the *Tapirira guianensis* (opposite to the expected way). Different from what was expected, the main cause of the mortality of all the species was the severe herbivory, and it was not possible to observe a conflict between the growth and the survival of them. In the second chapter, we investigated if the differences in the size of the seeds among the zoochoric tree species can generate differences in the patterns of the adult community and if those differences occur due to an action of the environment lighting filter or only by the differences of the dispersion capacity of the species. We followed the seed rain of the zoochoric tree species for four years in both forests and we could check that the active dispersion capacity of them is negatively related to the size of the seeds, as it can be predicted by both the hypothesis (environmental filter and dispersion capacity). Besides, the relationship between the average production of seeds and the size of the seeds presented a triangular pattern, as species with big seeds always provide low productions. We compared the seeds average sizes and the range of the seeds sizes of the individual plants and of the adult species in both forests (DAP_> 5 cm. We could verify that the TRF presents average size of seeds and range of the seeds's sizes that were bigger than in SRF. Furthermore, the SRF floristic composition is nested in the TRF composition. Therefore, we assumed as a hypothesis that the differences in the dispersal capacity of species, plus the age differences of the forests, are responsible for the distribution of the seeds sizes of the adult plants present in both forests. Finally, in chapter 3, we made a literature review about the role of the soil microorganisms in the specific site of the regeneration of the tropical tree species. We found studies that focus only on the action of the fungi as far in positive interactions (mycorrhizal fungi) as in negative ones (pathogenic fungi). We discussed the main factors and the characteristics associated to the mortality caused by the soil pathogens, as well as the relationship proposed by the pioneer studies which were not confirmed nor tested.

Introdução Geral

A ecologia de comunidades busca compreender os fatores que determinam os padrões de distribuição, diversidade e abundância das espécies (Morin 1999, Vellend 2010). Vellend (2010), utilizando uma analogia com termos vindos da área de genética, propõe que os padrões das comunidades ecológicas são influenciados por apenas quatro tipos de processos: especiação, deriva, seleção e dispersão. Especiação refere-se à criação de novas espécies e deriva refere-se às mudanças, geradas pelo acaso, na abundância das espécies. Seleção refere-se às variações determinísticas nas abundâncias das espécies e inclui tudo que se refere às diferenças de nicho ecológico entre as espécies e à atuação de filtros ecológicos. Por fim, a dispersão refere-se ao movimento das espécies pelo espaço. Resumidamente, as espécies entram nas comunidades através da especiação e da dispersão e suas abundâncias são determinadas por seleção e deriva.

A dispersão é um processo que atua em uma escala regional, e influencia a diversidade local (Cadotte 2006) pela chegada de espécies pertencentes ao pool regional (Zobel 1997) ou pertencentes a outras comunidades da metacomunidade (Leibold *et al.* 2004). Diversos estudos têm demonstrado que as populações de plantas são limitadas não só pelas condições ambientais, mas também pela falha na chegada de sementes (Svenning & Wright 2005, Norden *et al.* 2009, Myers & Harms 2009, mas veja: Clark *et al.* 2007). Isso ocorre porque as espécies diferem quanto às suas capacidades de dispersão, seja devido a características intrínsecas, como tamanho de corpo (Etienne & Olf 2004) e tamanho de semente (Leishman *et al.* 2000) ou devido à interação com agentes dispersores (Fuentes 2000). Assim, a dispersão pode restringir o efeito que os filtros ambientais exercem sobre a estruturação das comunidades se as espécies não forem capazes de alcançar locais adequados ao seu estabelecimento (Ozinga *et al.* 2005, Foster *et al.* 2011). Ou ainda, a dispersão massiva a partir de uma área favorável pode permitir a ocorrência de espécies mesmo em locais pouco favoráveis ao seu estabelecimento (Shimida & Wilson 1985, Zuidema *et al.* 2010).

Já os mecanismos incluídos dentro do processo de seleção atuam em uma escala local e são baseados no conceito de nicho ecológico, resumidamente definido como o conjunto das necessidades e tolerâncias dos organismos (Hutchinson 1959, Silvertown 2004). Teoricamente, a partição de gradientes ambientais entre as espécies vegetais é possível porque o conjunto de características que permitem que determinado organismo seja bem sucedido sob certas condições ambientais implicam em demandas conflitantes (*trade-offs*), ou seja, restrições que impedem que este organismo seja bem sucedido sob outras condições ambientais (Suding *et al.* 2003, Kneitel & Chase 2004). Assim, as restrições abióticas e interações bióticas presentes em cada ambiente atuam como filtros ecológicos, selecionando, entre as espécies capazes de alcançar o ambiente, aquelas cujas características permitem seu estabelecimento bem sucedido (Keddy 1992, Díaz *et al.* 1998, Vellend 2010).

A radiação solar é um dos principais recursos que regulam a distribuição das plantas, e sua importância deve-se não só à sua atuação no processo fotossintético, mas também à sua capacidade de alterar as condições ambientais (Lambers *et al.* 2008). Além disso, a radiação solar tem um papel de destaque na defesa das plantas contra inimigos naturais (Dudt & Shure 1994, Roberts & Paul 2006) e no recrutamento das plântulas (Rüger *et al.* 2009). Diversos estudos sugerem que exista partição de hábitat de espécies vegetais com diferentes níveis de tolerância ao sombreamento (Swaine & Whitmore 1988, Whitmore 1989, Kobe 1999, Montgomery & Chazdon 2002, Valladares & Niinemets 2008, Gravel *et al.* 2010, Tsvuura *et al.* 2010). Durante as fases iniciais do ciclo de vida das plantas a partição de hábitat pode ocorrer, mediada pelo recurso luminosidade, de duas formas: diferenciação quanto às estratégias de investimento de recurso nas estruturas vegetativas (demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência) e diferenciação quanto às estratégias de investimento nas estruturas reprodutivas (demanda conflitante entre tamanho e número de sementes).

A primeira explicação citada acima para a partição dos habitats de luz entre as espécies vegetais baseia-se em compreender como as espécies lidam simultaneamente com a

disponibilidade de recursos e as pressões exercidas por inimigos naturais, especialmente patógenos do solo e herbívoros. Em situações de limitação de recurso são privilegiadas características que permitem a alocação de recursos em tecidos bem protegidos, uma vez que a reposição de tecidos perdidos é mais custosa nestas situações. Por outro lado, em ambientes em que não há limitação do recurso são privilegiadas características que permitem a rápida aquisição do recurso, mas que acarretam em pouco investimento em proteção (Díaz *et al.* 1998, Herms and Mattson 1992). Estas estratégias traduzem-se, em relação à luminosidade, em um conflito entre crescimento em alta disponibilidade de luz ou sobrevivência em baixa disponibilidade de luz (Wright 2002, Bloor & Grubb 2003, Sanchez-Gomez *et al.* 2006). Alguns autores sugerem que este conflito seja mediado pela atuação de microorganismos patogênicos provenientes do solo (Kitajima 1994, Kobe *et al.* 1995, 1999, Wright *et al.* 2010), uma vez a mortalidade por este tipo de agente deve ser maior nas condições mais sombreadas (Augspurger 1984, Augspurger & Kelly 1984, Packer & Clay 2000, referências Capítulo 3).

Uma outra explicação importante para a partição dos habitats de luz das espécies vegetais baseia-se em compreender a alocação de recursos na produção de sementes. O conflito mais importante que governa a produção de sementes é o que ocorre entre o tamanho e número de sementes produzidas, ou seja, a alocação de recursos na produção de muitas sementes pequenas ou poucas sementes grandes (Leishman 2001, Coomes & Grubb 2003). Sementes grandes são mais tolerantes a diversos tipos de estresses, como o ataque de herbívoros (Mack 1998) e o sombreamento (Bruun & Brink 2008), mas são produzidas em menores quantidades e possuem menor capacidade de dispersão que as sementes pequenas (Leishman 2001, Coomes & Grubb 2003). Assim, dependendo da intensidade de estresse presente no ambiente (Muller-Landau 2010) e do tempo que a área está disponível para colonização (Tabarelli & Peres 2002, Coomes & Grubb 2003), espécies com diferentes tamanhos de sementes tendem a ser privilegiadas.

As florestas de restinga são bons modelos para investigar como/se os padrões presentes nas comunidades arbóreas adultas são influenciados por características das espécies presentes durante a fase regenerativa (semente e plântula), pois possuem gradientes de disponibilidade de recursos importantes (luz) e os padrões de abundância das espécies vegetais variam ao longo destes gradientes. As florestas de restinga alta (RA) e de restinga baixa (RB), apesar de próximas geograficamente e de terem composições florísticas semelhantes, diferem quanto à padrões de diversidade dos adultos e plântulas arbóreas (Faria 2008) e quanto aos padrões de abundância dos indivíduos adultos. As espécies que dominam em uma destas formações são pouco abundantes na outra (Anexo 1). Além disso, estas florestas diferem também em relação às idades de formação (Souza & Luna 2008), de modo que é possível explorar se as diferenças nas abundâncias das espécies estão relacionadas ao recurso luminosidade ou às diferenças de capacidade de dispersão das plantas.

Especificamente, investigo no capítulo 1, por meio de um experimento em campo, se há desempenho diferenciado das plântulas entre as duas florestas. Investigo neste capítulo se há indício de que o conflito entre crescimento e sobrevivência, mediado por mortalidade via patógenos do solo, seja a principal causa de partição de hábitat das espécies arbóreas entre as duas florestas. No capítulo 2 investigo se a comunidade arbórea adulta das duas florestas difere quanto ao tamanho de sementes, e se as diferenças são no sentido previsto pela atuação do filtro ambiental luz ou se podem ser somente resultado das diferenças nas capacidades de dispersão das espécies. O capítulo 3 é uma revisão bibliográfica sobre o papel dos microorganismos do solo (patogênicos ou simbiotes) nas fases de sementes e plântulas e busca embasar um mecanismo pelo qual as diferenças de luminosidade podem gerar partição de hábitat já na fase regenerativa: a atuação de patógenos provenientes do solo.

Área de Estudo

A Ilha do Cardoso

O Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) localiza-se no município de Cananéia, extremo sul do estado de São Paulo (25°03'05" – 25°18'18"S, 47°53'48" – 48°05'42"W) e faz parte do complexo estuarino lagunar Iguape-Cananéia-Paranaguá (Barros *et al.* 1991, Lima *et al.* 2011, Figura 1). A Ilha possui sete tipos de formações de vegetação: vegetação pioneira de dunas, vegetação de restinga arbórea e arbustiva (*scrub*), floresta pluvial tropical da planície litorânea, floresta pluvial tropical de encosta da Serra do Mar, vegetação de mangue, vegetação arbustiva de topo de morro e vegetação secundária formada por ação antrópica (Barros *et al.* 1991, Bernardi 2001). A planície arenosa da Ilha do Cardoso é coberta predominantemente por vegetação de restinga, principalmente na porção norte-nordeste (Restinga do Pereirinha), onde o presente estudo foi realizado (De Grande & Lopes 1981, Bernardi 2001).

O clima da Ilha do Cardoso é megatérmico superúmido do tipo Cfa (Köppen 1948), sem estação seca (Barros *et al.* 1991). Os meses de menor pluviosidade são de junho a agosto, e a temperatura média anual é de 22,3 °C, com mínimas absolutas de 6,3 °C e máxima absoluta de 40,2 °C e precipitação anual de 2216 mm (Faria 2008). O relevo da Ilha é predominantemente montanhoso (Negreiros *et al.* 1974, Barros *et al.* 1991). Os solos da planície resultam de sedimentação marinha recente, com altos teores de areia, baixo teor de argila e baixa fertilidade (Negreiros *et al.* 1974, Barros *et al.* 1991, Sugiyama 1998).

As vegetações de Restinga

A vegetação de restinga é formada por diferentes comunidades vegetais que se interpenetram (De Grande & Lopes 1981), e estão estabelecidas sobre depósitos marinhos

arenosos terciários ou quaternários (Souza & Luna 2008, Scarano 2009). Portanto, as formações de restinga são recentes, em termos geológicos (Souza & Luna 2008, Lima *et al.* 2011). Diversos estudos apontam para a associação entre os tipos de vegetação de restinga e o tipo de substrato geológico (Souza *et al.* 1997, Souza & Luna 2008). Além disso, a composição florística das florestas de restinga é similar à Floresta de Encosta e à Floresta de Planície, pois provavelmente estas formações foram fontes das espécies que a compõe (Araújo & Lacerda 1987, Mantovani 2003, Marques *et al.* 2011, mas veja: Assis *et al.* 2011). Atualmente, os remanescentes de restinga são altamente ameaçados pela ocupação humana (Rocha *et al.* 2007).

No Parque Estadual da Ilha do Cardoso, mais especificamente na porção norte-nordeste, ocorrem diferentes formações de vegetação de restinga: vegetação pioneira de dunas, caracterizadas por espécies de hábito rastejante, grande espaçamento entre indivíduos e espécies adaptadas às condições de alta insolação e salinidade; restinga arbustiva (*scrub*): vegetação 1 a 1,5m de altura, com indivíduos espaçados, formada principalmente por *Dalbergia ecastophyllum*, *Sophora tomentosa* e *Tibouchina holosericea*; floresta de restinga baixa: altura média 5m, indivíduos ramificados na base, estrato herbáceo dominado por bromélias; floresta de restinga alta: dossel mais fechado, altura média das árvores 9m, podendo chegar a 12-15m, maior quantidade de epífitas e estrato herbáceo também dominado por bromélias (Bernardi 2001). Como já apontado por Sugiyama (1998), Faria 2008 verificou que a floresta de restinga baixa (RB) possui dossel duas vezes mais aberto que a floresta de restinga alta (RA), mas por outro lado, a RB possui menor teor de matéria orgânica no solo que a RA.

A floresta de restinga baixa (RB) estudada nos capítulos 1 e 2 fica no entorno das trilhas Didática e das Almas, no Núcleo Perequê do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Esta floresta é tratada pelo mesmo nome que em Faria (2008). A floresta de restinga alta (RA) estudada no capítulo 2 faz parte de uma parcela permanente de 10,24 ha, do Projeto Parcelas

Permanentes (Lima *et al.* 2011), e fica distante no máximo 1000 m da RB. Esta floresta é a que Faria (2008) chama de Restinga Alta Seca, sendo que no presente estudo não foi incluída a Restinga Alta Alagada desta autora. A RA estudada no capítulo 1 fica no extremo das trilhas em que está localizada a RB, pois como trata-se de um estudo manipulativo, optamos por não realiza-lo dentro da Parcela Permanente para não interferir nesta área.



Figura 1: Localização da Ilha do Cardoso ao sul do Estado de São Paulo (Imagem retirada de Castanho *et al.* 2012)

Referências bibliográficas

- ARAÚJO, D.S.D. & LACERDA, L.D. 1987. A natureza da restinga. *Ciência Hoje* **6**(33): 42-48.
- ASSIS, M.A., PRATA, E.M.B., PEDRONI, F., SANCHEZ, M., EISENLOHR, P.V., MARTINS, F.R., SANTOS, F.A.M., TAMASHIRO, J.Y., ALVES, L.F., VIEIRA, S.A., PICCOLO, M.C., MARTINS, S.C., CAMARGO, P.B., CARMO, J.B., SIMÕES, E., MARTINELLI, L.A. & JOLY, C.A. 2011 Restinga and Lowland forests in coastal plain of southeastern Brazil: vegetation and environmental heterogeneity. *Biota Neotropica* **11**(2):<http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?article+bn0211102201>.
- AUGSPURGER C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* **65**(6):1705-1712.
- AUGSPURGER, C.K & KELLY, C.K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings:

experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* **61**:211-217.

BARROS, F., MELO, M.M.R.F., CHIEA, S.A.C., KIRIZAWA, M., WANDERLEY, M.G. & JUNG-MENDAÇOLLI, S.L. 1991. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. In: Melo, M.M.R.F., Barros, F., Wanderley, M.G., Kirizawa, M., Jung-Mendaçolli, S.L. & Chiea, S.A.C. (Eds.) *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso* v.1 São Paulo: Instituto de Botânica.

BERNARDI, J.V.E. 2001. *Estudo quantitativo da estrutura da vegetação do Parque Estadual da Ilha do Cardoso -SP*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

BLOOR J.M.G. & GRUBB P.J. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* **91**:77-85.

BRUUN, H.H. & BRINK, D.T. 2008. Recruitment advantage of large seeds is greater in shaded habitats. *Ecoscience* **15**(4):498-507.

CASTANHO, C.T., OLIVEIRA, A.A. & PRADO, P.I. 2012. The importance of plant life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. *Journal of Vegetation Science* Doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01414.x

CADOTTE, M.W. (2006). Dispersal and species diversity: a meta-analysis. *The American Naturalist* **167**(6):913-924.

CLARK, C.J., POULSEN, J.R., LEVEY, D.J. & OSENBURG, C.W. 2007. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *The American Naturalist* **170**(1):128-142.

COOMES, D.A. & GRUBB P.J. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* **18**(6):283-291.

DE GRANDE, D.A. & LOPES, E.A. 1981. *Plantas da restinga da Ilha do Cardoso*. São Paulo: Hoehn.

DÍAZ, S., CABIDO, M. & CASANOVES, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **3**:113-122.

- DUDT J.F. & SHURE D.J. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* **75**(1):86-98.
- ETIENNE, R.S. & OLFF, H. 2004. How Dispersal Limitation Shapes Species–Body Size Distributions in Local Communities. *The American Naturalist* **163**(1):69-83.
- FARIA M.B.B.C. 2008. *Diversidade e regeneração natural de árvores em Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- FOSTER, B.L., QUESTAD, E.J., COLLINS, C.D., MURPHY, C.A., DICKSON, T.L. & SMITH, V.H. 2011. Seed availability constrains plant species sorting along a soil fertility gradient. *Journal of Ecology* **99**:473–481.
- FUENTES, M. 2000. Frugivory, seed dispersal and plant community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **15**(12):487-488.
- GRAVEL D., CANHAM C.D., BEAUDET M. & MESSIER, C. 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos* **119**: 475–484.
- HERMS, D.A. & MATTSON, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* **67**(3):283-335.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* **93**(870):145-159.
- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**:157-164.
- KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* **98**:419-428.
- KNEITEL, J.M. & CHASE, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* **7**:69-80.
- KOBE, R.K., PACALA, S., JR., J.A.S & CANHAM, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* **5**(2):517-532.

- KOBE R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* **80**(1):187-201.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. Fondo de Cultura Económica, México.
- LAMBERS, H., CHAPIN, F.S.III & PONS, T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer
- LEIBOLD, M.A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J.M., HOOPEs, M.F., HOLT, R.D., SHURIN, J.B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**: 601–613.
- LEISHMAN, M.R. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* **93**:294-302.
- LIMA, R.A.F., OLIVEIRA, A.A., MARTINI, A.M.Z., SAMPAIO, D., SOUZA, V.C. & RODRIGUES, R.R. 2011. Structure, diversity, and spatial patterns in a permanent plot of a high Restinga forest in southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* **25**(3): 633-645.
- MACK, A.L. 1998. An advantage of large seed size: tolerating rather than succumbing to seed predators. *Biotropica* **30**(4):604-608.
- MANTOVANI, W. 2003. A degradação dos biomas brasileiros. In: RIBEIRO, W.C. (Ed.). *Patrimônio Ambiental Brasileiro*. Uspiana: Brasil 500 anos. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo. Imprensa Oficial do Estado de São Paulo.
- MARQUES, M.C.M., SWAINE, M.D. & LIEBSCH, D. 2011. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation* **20**:153–168.
- MONTGOMERY, R.A. & CHAZDON, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* **131**:165-174.
- MORIN, P.J. 1999. *Community ecology*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- MULLER-LANDAU, H.C. 2010. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**(9):4242-4247.

- MYERS, J.A. & HARMS, K.E. 2009. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters* **12**:1250–1260.
- NEGREIROS, O.C., CARVALHO, C.T., CESAR, S.F., DUARTE, F.R., DESHLER, W.O. & THELEN, K.D. 1974. Plano de manejo para o Parque Estadual da Ilha do Cardoso. *Boletim Técnico do Instituto Florestal* **9**:1-57.
- NORDEN, N., CHAVE, J., BELBENOIT, P., CAUBÈRE, A., CHÂTELET, P., FORGET, P., RIÉRA, B., VIERS, J. & THÉBAUD, C. 2009. Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 Neotropical woody species. *Journal of Ecology* **97**:186–197.
- OZINGA, W.A., SCHAMINE, J.H.J., BONN, S., POSCHLOD, P., TACKENBERG, O., BAKKER, J. & GROENENDAEL, J.M. 2005. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos* **108**:555-561.
- PACKER, A. & CLAY, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in temperate tree. *Nature*. **404**: 278-281.
- ROBERTS, M.R. & PAUL, N.D. 2006. Seduced by the dark side: integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *New Phytologist* **170**: 677–699.
- ROCHA, C.F.D., BERGALLO, H.G., VAN SLUYS, M., ALVES, M.A.S. & JAMEL, C.E. 2007. The remnants of restinga habitats in the Brazilian Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil: habitat loss and risk of disappearance. *Brazilian Journal of Biology* **67**(2): 263-273.
- RÜGER, N., HUTH, A., HUBBELL, S.P. & CONDIT, R. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology* **97**:1360-1368.
- SÁNCHEZ-GOMES, D., VALLADARES, F. & ZAVALA, M.A. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* **170**:795-806.
- SCARANO, F.R. 2009. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: Rare-species

- bias and its risks for conservation. *Biological Conservation* **142**: 1201-1208.
- SHMIDA, A., & WILSON, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* **12**(1):1-20.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* **19**(11):605-611.
- SOUZA, C.R.G. & LUNA, G.C. 2008. Unidades quaternárias e vegetação nativa de planície costeira e baixa encosta da Serra do Mar no litoral norte de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico* **29**(1/2):1-18.
- SOUZA, C.R.G., BENDAZOLI, A., SUGIYAMA, M., LOPES, E.A. & KIRIZAWA, M. 1997. A relação entre o meio físico e a biota no estudo da “restinga” do Estado de São Paulo. In: *Abequa, Congresso Da Associação Brasileira De Estudos Do Quaternário*, 6, Curitiba, Resumos Expandidos.
- SUDING, K.N., GOLDBERG, D.E. & HARTMAN, K.H. 2003. Relationships among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology* **84**(1):1-16.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* **11**:119-159.
- SVENNING, J.C. & WRIGHT, S.J. 2005. Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* **93**:853–862.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**:81-86.
- TABARELLI, M. & PERES, C.A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* **106**:165-176.
- TSVUURA, Z., GRIYTHS, M.E., GUNTON, R.M., FRANKS, P.J. & LAWES, M.J. 2010. Ecological filtering by a dominant herb selects for shade tolerance in the tree seedling community of coastal dune forest. *Oecologia* **164**:861–870.
- VALLADARES, F. & NIINEMETS, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **39**:237–257.

- VELLEND, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* **85**(2):183-206.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**(3):536-538.
- WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**:1-14.
- WRIGHT, S.J., KITAJIMA, K., KRAFT, N.J.B., REICH, P.B., WRIGHT, I.J., BUNKER, D.E., CONDIT, R., DALLING, J.W., DAVIES, S.J., DÍAZ, S., ENGELBRECHT, B.M.J., HARMS, K.E., HUBBELL, S.P., MARKS, C.O., RUIZ-JAEN, M.C., SALVADOR, C.M. & ZANNE A.E. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* **91**(12):3664-3674.
- ZOBEL, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* **12**(7):266:269.
- ZUIDEMA, P.A., YAMADA, T., DURING, H.J., ITOH, A., YAMAKURA, T., OHKUBO, T., KANZAKI, M., TAN, S. & ASHTON, P.S. 2010. Recruitment subsidies support tree subpopulations in non-preferred tropical forest habitats. *Journal of Ecology* **98**: 636-644.

Capítulo 1

Demandas conflitantes e o nicho de regeneração em uma floresta de restinga: o ambiente de luz importa?

Capítulo 1:

Demandas conflitantes e o nicho de regeneração em uma floresta de restinga: o ambiente de luz importa?

Daniela Zanelato e Alexandre Adalardo de Oliveira

Resumo

A diferenciação das espécies vegetais pode ocorrer quanto aos seus requerimentos durante a fase de produção e estabelecimento de novos indivíduos, sendo as fases de plântula e semente conhecidas por serem as mais suscetíveis do ciclo de vida das plantas. A interação com inimigos naturais (patógenos do solo) nas condições mais sombreadas pode ser um importante fator por detrás do conflito entre sobrevivência em baixa luminosidade e crescimento em alta luminosidade, que é uma explicação para a coexistência das espécies vegetais ao longo de gradientes de luz. O presente estudo tem por objetivo investigar se as inversões de abundâncias das espécies arbóreas presentes em duas florestas de restinga ocorrem devido ao desempenho diferenciado destas espécies ainda na fase de plântula. Hipotetizamos que o desempenho das espécies difira entre as florestas estudadas devido às diferenças de disponibilidade de luz e isso ocorra devido a um conflito entre crescimento e sobrevivência nas espécies estudadas. Esperávamos também que a mortalidade por patógenos do solo fosse a principal causa de mortalidade e que fosse mais intensa na floresta mais sombreada. Realizamos um experimento em campo com seis espécies arbóreas, em que plântulas com aproximadamente um mês após a germinação foram transplantadas nas duas florestas e no viveiro e acompanhadas durante nove meses. Não houve desempenho diferenciado das plântulas transplantadas nas duas florestas estudadas. Desta forma, nossos dados não permitiram corroborar a hipótese inicial de que as inversões de abundância das espécies entre as duas florestas estudadas sejam resultado do estabelecimento diferenciado destas espécies ainda na fase de plântula (exceto para *Clusia criuva*). Não houve relação negativa entre as taxas de crescimento em alta disponibilidade de luz (viveiro) e a mortalidade das espécies na floresta mais sombreada, o que exclui a presença do conflito crescimento x sobrevivência. O ataque de patógenos do solo não foi a principal causa de mortalidade nos primeiros meses de vida das plântulas e não foi maior na floresta mais sombreada. Por outro lado, a herbivoria severa foi a principal causa de morte em campo para todas as espécies. Discutimos a possibilidade de que a herbivoria, associada às características intrínsecas das espécies, como o tamanho de semente e o tamanho inicial das plântulas, possam gerar desempenho diferenciado das espécies a longo prazo nas florestas com diferentes disponibilidades de luz.

Abstract

The differentiation of vegetal species can occur by their requirements during the stage of production and establishment of new individual plants, assuming that the stages of seedling and seeding are known as the most fragile in the living cycle of the plants. The interaction with natural enemies (soil pathogens) in the most shading conditions can be an important element at the back of the conflict between survival in low light e growing in high light environments, which is an explanation for the coexistence of vegetal species along gradients of light. The current research has as objective to investigate if the abundance inversions of the arboreal species existing in both restinga's forests studied occur due to the different performance of these species yet at the seedling stage. We assumed, as a hypothesis, that the performance of species differs in both of the studied forests due to the differences of light availability and that this occurs due to of a conflict between growing and survival among the studied species. We also expected that the level of mortality caused by soil pathogens were the main cause of mortality and that it would occurs in a higher level in the most shading forest. We made a field experiment with six tree species, in which around one-month seedlings after germination were transplanted to two forests and to an nursery and we observed them during nine months. There was no difference in performance of the seedlings transplanted in both of the studied forests. Thus, our data did not allow us to confirm the initial hypothesis that the abundance inversions of species between the two studied forests were the result of the different establishment of these species still at the stage of seedling (with the exception of *Clusia criuva*). There was not a negative relationship between the rate of growth in high level of light availability (nursery) and the mortality of species in the darker forest, which exclude the presence of the conflict growth and survival. The soil pathogens attack was not the principal reason for the mortality on the first months of the seedlings life, and its amount was not greater in the darker forest. On the other hand, severe herbivory was the principal reason for the death of all the species in field. We considered the possibility that herbivory, associated to the inner characteristics of the species, as the size of the seeds and the initial size of the seedlings, might provide different performance of the species for a long time in forests with different light availability.

Introdução

A diferenciação das espécies vegetais pode ocorrer quanto aos seus requerimentos durante a fase de produção e estabelecimento de novos indivíduos, formando o que Grubb (1977) chama de nicho de regeneração. O nicho de regeneração envolve os processos relacionados à produção de novos indivíduos, desde a floração, a produção de sementes viáveis, a germinação até o estabelecimento das plântulas (Grubb 1977). Desta forma, não só as características dos organismos maduros são importantes para compreender seus padrões de ocorrência, mas também as características e as limitações que estão relacionadas com a fase de regeneração (Grubb 1977, Pearson *et al.* 2003, Sánchez-Gomez *et al.* 2006, Butterfield & Briggs 2011, Poorter 2011, Warren & Bradford 2011). Dentre as etapas que formam o nicho de regeneração, as fases de plântula e semente são conhecidas por serem as mais suscetíveis do ciclo de vida das plantas, especialmente ao ataque de predadores (Kitajima & Fenner 2000, Kitajima 2007), como herbívoros (Coley & Barone 1996) e micro-organismos patogênicos provenientes do solo (Augspurger 1894, Dobson & Crawley 1994).

Além disso, os indivíduos não podem obter o máximo desempenho simultaneamente em todos os aspectos das suas histórias de vida (por exemplo: no uso de recursos, na dispersão e na resistência aos inimigos), uma vez que as características que permitem que um organismo seja bem sucedido em uma função, restringem seu desempenho em outra função (Chase & Leibold 2003, Kneitel & Chase 2004). Isso ocorre porque demandas conflitantes (em inglês *trade-offs*) impedem certas combinações de características em um mesmo organismo, seja por restrições fisiológicas, morfológicas, genéticas ou comportamentais (Tilman 1990, Chase & Leibold 2003, Kneitel & Chase 2004). Dessa forma, os organismos devem apresentar habilidades diferenciadas em lidar com os fatores bióticos e abióticos de um ambiente, os quais, por sua vez, atuam como filtros ecológicos, determinando quais organismos podem se estabelecer com sucesso em cada ambiente (Keddy 1992, Suding *et al.* 2003, Kneitel & Chase 2004, Baraloto *et al.* 2012).

Diversos estudos apontam para o fato de que em condições de baixa luminosidade as plântulas são mais suscetíveis ao ataque de inimigos naturais, principalmente patógenos provenientes do solo e especialmente nos primeiros meses após a germinação (Augspurger 1984, Augspurger & Kelly 1984, Packer & Clay 2000, Augspurger & Wilkinson 2007, McCarthy-Neumann & Kobe 2008, ver Capítulo 3). Desta forma, a interação com inimigos naturais (patógenos do solo) nas condições mais sombreadas pode ser um importante fator por detrás do conflito entre sobrevivência em baixa luminosidade e crescimento em alta luminosidade, que é uma explicação para a coexistência das espécies vegetais ao longo de gradientes de luz (Kitajima 1994, Kobe *et al.* 1995, George & Bazzaz 1999, Wright 2002, Silvertown 2004, Baraloto *et al.* 2005b, Klooster *et al.* 2007, Valladares & Niinemets 2008, Wright *et al.* 2010).

Segundo o conflito entre crescimento e sobrevivência, espécies que sobrevivem bem na sombra (estratégia conservativa) só o fazem porque investem mais em proteção contra inimigos naturais, mas como consequência apresentam taxas de crescimento mais lentas (Coley 1983, Coley *et al.* 1985, Herms & Mattson 1992, Kitajima 1994, Sánchez-Gomez *et al.* 2006, Valladares & Niinemets 2008). Já as espécies que investem pouco em proteção sobrevivem menos na sombra, mas por outro lado apresentam taxas de crescimento rápidas e com isso apresentam vantagem quando em alta luminosidade, o que é definido como uma estratégia aquisitiva (Wright 2002, Wright *et al.* 2010). Inclusive, o conflito entre crescimento e sobrevivência pode ser detectável já na fase de plântula (George & Bazzaz 1999, Gilbert *et al.* 2006).

Dessa forma, o objetivo do presente estudo é investigar se há desempenho diferenciado das espécies arbóreas em ambientes com diferentes disponibilidades de luz, ainda na fase de plântula, e se isso ocorrer, se há indício da existência de conflito entre sobrevivência e crescimento e da importância dos inimigos naturais provenientes do solo. Visa, portanto, responder as seguintes questões: 1) O desempenho das plântulas difere entre

florestas com diferentes disponibilidades de recursos? Esperamos que as plântulas das espécies que são mais abundantes como adultos em situações de maior disponibilidade de luz apresentem pior desempenho na situação de baixa radiação e vice-versa. 2) Há indício de que a demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência seja responsável pelo desempenho diferenciado das espécies entre as duas florestas? Esperamos que espécies com maiores taxas de crescimento em alta disponibilidade de luz apresentem maiores taxas de mortalidade na condição mais sombreada 3) Há indícios de que o ataque de patógenos seja a principal pressão seletiva diferenciada entre as duas florestas? Esperamos que, em geral, o ataque de patógenos seja a principal causa de mortalidade das plântulas nos primeiros meses de vida, e que a pressão seja maior na condição mais sombreada.

Materiais e Métodos

Área de Estudo

Ver Área de Estudo na Introdução Geral, página 6.

Coleta de Dados

Experimento

Para verificar se o desempenho das plântulas durante os primeiros meses de vida difere em florestas com diferentes disponibilidades de luz, realizamos um experimento manipulativo em campo. Nosso modelo de estudo foram duas florestas localizadas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso: a floresta alta de restinga (RA), mais sombreada e a floresta baixa de restinga (RB), mais iluminada (ver *Vegetações de Restinga* na Introdução Geral). Plântulas de seis espécies (*Ocotea pulchella*, *Erytroxylum amplifolium*, *Siphoneugena guilfoyleiana*, *Guapira opposita*, *Clusia criuva* e *Tapirira guianensis*) foram plantadas em parcelas alocadas nos dois ambientes. As cinco primeiras espécies são mais abundantes na RB como adultos em relação à RA e apenas *T. guianensis* é mais abundante na RA em relação à

RB (Tabela 1). As espécies selecionadas para o experimento são, entre as que apresentam inversões de abundância entre os dois ambientes, aquelas que apresentaram frutificação abundante na época de início do experimento.

Tabela 1: Informações sobre as espécies utilizadas no experimento em campo.

Espécie	Tamanho semente (mm) ^c	Número médio de adultos por parcela (desvio padrão) ^a		Número médio de plântulas por parcela (desvio padrão) ^b	
		RA	RB	RA	RB
<i>CC</i>	4,15	0,50 (1,22)	7,46 (5,48)	0,13 (0,50)	0,70 (1,55)
<i>EA</i>	6,95	0,50 (1,85)	2,43 (2,99)	0,16 (0,46)	0,43 (1,00)
<i>GO</i>	6,08	0,03 (0,18)	0,83 (1,89)	0,07 (0,25)	0,60 (1,27)
<i>OP</i>	7,19	2,70 (3,13)	8,70 (5,90)	9,83 (10,91)	17,70 (11,87)
<i>SG</i>	5,80	0,26 (0,58)	3,86 (5,92)	2,43 (7,85)	6,03 (10,92)
<i>TG</i>	10,44	2,00 (2,18)	0,13 (0,34)	0,10 (0,40)	0,03 (0,18)

^a Dados dos indivíduos adultos foram coletados em 30 parcelas de 20 x 20 m em cada floresta, sendo o critério de inclusão DAP \geq 5 cm. Os dados da RA pertencem ao banco de dados do projeto temático BIOTA/FAPESP “Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes” e os dados da RB foram coletados por Faria M.M.B.C. 2008.

^b Dados obtidos em Faria (2008), em que RA corresponde a RAS. Dados das plântulas coletados nas mesmas 30 parcelas em cada ambiente em que foram coletados os dados dos indivíduos adultos, sendo que em cada parcela foram amostradas 3 sub-parcelas de 1 x 1m. Em cada sub-parcela foram registrados todos os indivíduos com até 50 cm de altura.

^c Dados retirados de Cazetta (2008), referem-se ao comprimento do maior eixo.

Para obter as plântulas, sementes de cada espécie foram coletadas de pelo menos cinco matrizes diferentes. As matrizes utilizadas localizavam-se em geral na borda da Estrada do Núcleo Perequê (Transcardoso), devido à maior facilidade de coleta e frutificação abundante. Estudos prévios demonstram que o ambiente de origem das sementes não influencia o seu desempenho em diferentes condições de luz (Diana C.C. da Graça, dados não publicados). Os frutos foram coletados diretamente das árvores e logo em seguida foram despulpados e

lavados no viveiro de mudas localizado no mesmo Núcleo. As sementes foram desinfetadas em solução de hipoclorito de sódio (0,5%) por 10 minutos, enxaguadas em água corrente para retirar o excesso de hipoclorito e secas a temperatura ambiente. Sementes que apresentavam sinais de predação ou boiavam durante a desinfecção foram descartadas. Em seguida as sementes foram semeadas em bandejas plásticas (30 x 20 x 6 cm) contendo substrato padrão utilizado no viveiro (Biomix). As bandejas foram alocadas na parte coberta do viveiro e irrigadas diariamente. O tempo necessário para o início da germinação variou entre as espécies, mas em geral não ultrapassou um mês. Aproximadamente um mês após o início da germinação de cada espécie, as plântulas foram transplantadas para campo, sendo que todas as plântulas utilizadas já apresentavam cotilédones foliáceos ou as primeiras folhas verdadeiras nesta fase. Os transplantes das mudas para campo ocorreram entre dezembro de 2010 e março de 2011.

Dez parcelas foram alocadas em cada uma das florestas (RB e RA), sendo que as da RB foram sorteadas entre as 30 já estabelecidas por Faria (2008) no entorno das Trilhas Didática e das Almas. As parcelas da RA foram alocadas sistematicamente a cada 40 metros no extremo desta mesma trilha, onde a vegetação já é mais alta e fechada. As duas áreas estão distantes entre si aproximadamente 300 m. Quinze plântulas de cada espécie foram plantadas, diretamente no solo da floresta, em sub-parcelas de 50 x 50 cm, em cada uma das dez parcelas dos dois ambientes (RB e RA), totalizando 150 plântulas por espécie por ambiente. Cada plântula recebeu uma placa de alumínio com número de identificação. As sub-parcelas foram cercadas com auxílio de estacadas de PVC e fita zebra de modo a melhorar a visualização.

De modo a investigar as causas de morte dos indivíduos durante os primeiros meses em campo, foram realizados censos semanais durante as 12 primeiras semanas após o plantio, em que eram anotadas as plântulas mortas e observações sobre sintomas observados em todas as plântulas. Depois deste período os censos passaram a ser realizados mensalmente e depois a cada dois meses até completar nove meses em campo. Além disso, a cada censo mensal ou

bimestral foram anotados as alturas e número de folhas para todos os indivíduos. Ao final de nove meses em campo, todos os indivíduos sobreviventes foram cuidadosamente escavados e lavados para retirar o excesso de solo das raízes. As plântulas foram então secas em estufa (temperatura de 65°C) até atingir massa constante. Posteriormente foi obtida a massa seca total de cada plântula com auxílio de balança digital.

Para a obter a taxa de crescimento das espécies em uma condição fora da mata e sem restrição de luminosidade, as seis espécies também foram cultivadas no viveiro de mudas, localizados no mesmo Núcleo do estudo. Na mesma semana do plantio das mudas em campo, 150 plântulas do mesmo lote das que foram para campo e na mesma faixa de tamanhos, foram plantadas em sacos plásticos de 10 x 10 cm, contendo apenas o substrato comercial Biomix. As mudas permaneceram durante um mês na área coberta do viveiro, sendo irrigada diariamente. Após este período foram transportadas para uma área única, externa ao viveiro, coberta com tela sombrite (80%). As mudas foram distribuídas em grupos de 15 indivíduos e as espécies foram intercaladas regularmente dentro da área coberta, de modo a distribuir cada espécie por toda a área coberta. Dois meses após o plantio de cada espécie, para estes indivíduos do viveiro, foram anotados as alturas e número de folhas. Trinta indivíduos de cada espécie foram então sorteados de modo a cobrir toda a variação de tamanho das plântulas de uma mesma espécie. Estes indivíduos foram retirados do saquinho cuidadosamente, lavados em água corrente, secos individualmente e pesados. Estes dados foram utilizados para estimar, por meio de regressões com altura e número de folhas, a biomassa inicial das demais plântulas, que foram retiradas apenas ao final de nove meses. A taxa de crescimento médio em biomassa ($\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) para cada plântula cultivada no viveiro foi então obtida através da seguinte fórmula para cada indivíduo (Portsmouth e Niinemets 2007):

$$\text{Taxa de Crescimento} = \frac{\ln(\text{massa final}) - \ln(\text{massa inicial})}{\text{tempo final} - \text{tempo inicial}}$$

Abertura de Dossel

Com o objeto de caracterizar o ambiente de luz das duas florestas estudadas foram feitas fotografias hemisféricas no centro de cada parcela. As fotografias foram tomadas em abril de 2012 utilizando uma câmera digital NIKON D40 com uma lente grande-ocular (olho de peixe) SIGMA Fisheye 8mm F3.5 EX DG, montada a 30 cm do solo em um tripé com nível bolha. O topo da fotografia foi orientado para o norte magnético, determinado por uma bússola. As fotos foram feitas em um dia nublado, no modo manual, ISO 400 e abertura do obturador F3,5. A velocidade do obturador variou entre 1/1000 e 1/1250, conforme o horário do dia.

Para analisar as fotografias foi utilizado o programa Gap Light Analyser (GLA v.2.0; Frazer *et al.* 1999). A porcentagem de abertura de dossel foi utilizada como medida de disponibilidade de luz direta. Para verificar se as porcentagens de abertura de dossel diferem entre RA e RB foi realizado um teste de permutação (Manly 1997). A diferença entre as porcentagens médias de abertura foi considerada a estatística de interesse. Os valores de porcentagens de abertura de dossel foram aleatorizados 100 mil vezes, sem reposição e a cada aleatorização a estatística de interesse foi recalculada. O nível de significância do teste foi obtido pela proporção entre o número de vezes em que a estatística de interesse obtida pelas aleatorizações foi maior ou igual a estatística de interesse observada. Para comparação das aberturas de dossel entre RA e RB foram excluídas das análises as três parcelas da RA que sofreram corte de palmito.

Matéria Orgânica do Solo

Em abril de 2012 foram coletadas 10 amostras de solo desestruturadas de cada uma das duas florestas estudadas. Cada amostra foi retirada de 0 a 15 cm de profundidade e continha aproximadamente 200g de solo. Para obter o teor de matéria orgânica do solo foi utilizado o método de ignição (Meguro 2000). As amostras de solo foram secas em estufa a aproximadamente 70°C durante 24h. Para cada amostra de solo foram retiradas três sub-

amostras de aproximadamente 10g de solo, as quais foram pesadas individualmente (M1), e em seguida foram incineradas em mufla a 550°C por 2 horas. Após o resfriamento, as amostras foram pesadas novamente (M2). A porcentagem de matéria orgânica perdida por ignição foi obtida através da diferença das massas final e inicial $(M1-M2/M1 \times 100)$. Calculou-se a média das três subamostra para o valor utilizado nas análises. Para comparar se a porcentagem média de matéria orgânica presente no solo difere entre as duas florestas foi realizado um teste de permutação (Manly 1997).

Análises Estatísticas

Sobrevivência

Para verificar a influência do tipo de floresta na sobrevivência das plântulas foram utilizados modelos AFT (*accelerated failure time*) (Hosmer & Lemeshow 2008). Este tipo de análise usa como variável resposta o tempo até que um determinado evento ocorra, por exemplo, a germinação de uma semente, a morte de um organismo ou a falha de aparelho (Muenchow 1986). Além disso, lida com dados *censored*, que são dados para os quais o evento de interesse não foi observado, seja porque o experimento acabou antes do evento ocorrer ou porque o indivíduo foi perdido ou perdeu a identificação (Muenchow 1986). Os modelos AFT fazem basicamente regressões entre o logaritmo do tempo até o evento e as covariáveis estudadas (Wei 1992), e são apropriados quando os tratamentos aplicados têm o efeito de acelerar (ou retardar) a ocorrência de um evento de interesse, ao invés de terem efeito na ocorrência final do evento (Kay & Kinnersley 2002).

No presente estudo a variável resposta é o tempo até a morte de cada indivíduo e a variável preditora fixa é o tipo de floresta em que a plântula foi plantada (RA ou RB). Primeiramente, para cada espécie, seleciona-se o tipo de distribuição de probabilidade a ser utilizada (exponencial, logística, loglogística, gaussiana, lognormal e Weibull). Essa seleção é feita através da comparação por AIC dos modelos cheios com cada uma das distribuições. Em

seguida, modelos com e sem a variável preditora, utilizando a distribuição selecionada, são também comparados por meio de AIC. O modelo selecionado é o de menor valor de AIC, e modelos cuja diferença de AIC é menor que 2 são considerados igualmente plausíveis (Hoobs & Hilborn 2006). Se duas ou mais distribuições forem igualmente plausíveis, o efeito do tipo de ambiente é testado para todas estas distribuições plausíveis. Se o modelo final selecionado não diferir entre as diferentes distribuições testadas, modelos com apenas uma das distribuições são apresentados nos resultados. Para incluir nos modelos a variação randômica que pode ocorrer ao nível das parcelas estabelecidas dentro de cada ambiente, incluímos um termo “*frailty*” para as parcelas nos modelos ajustados (Fang 2006). Curvas de sobrevivência separadas para as plantas da RA e da RB foram obtidas pelo método não paramétrico de Kaplan-Meier (Hosmer & Lemeshow 2008). As medianas dos tempos de sobrevivência são obtidas como o tempo em que 50% dos indivíduos morre.

Crescimento

Para todos os indivíduos que sobreviveram ao final de nove meses em campo, foi calculado o crescimento em número de folhas e em altura, além da biomassa final. O crescimento em altura e número de folhas foi obtido subtraindo-se, para cada indivíduo, o valor inicial (2 meses após o plantio) do valor final (registrado aos nove meses após o plantio). Foram utilizados como medida inicial os dados de número de folhas e altura aos 2 meses, e não os dados obtidos na data do plantio, para assegurar que as plântulas já estavam completamente estabelecidas na área.

Para verificar se o ambiente (RA e RB) em que as plântulas foram plantadas afetou o crescimento das plântulas, ajustamos modelos lineares mistos (Pinheiro & Bates 2000) separadamente para as três variáveis resposta (crescimento em altura, crescimento em número de folhas e biomassa final). A variável preditora fixa é o ambiente e a variável randômica são as parcelas dentro de cada ambiente. Primeiramente é necessário fazer a seleção da parte randômica dos modelos de cada espécie, utilizando o método REML (*restricted maximum*

likelihood estimation) (Zuur *et al.* 2009). Em seguida, utilizando o componente randomico selecionado, compara-se os modelos com e sem a presença da variável fixa ambiente, por meio de comparação de AIC (Hoobs & Hilborn 2006) e utilizando o método de ML (*maximum likelihood estimation*) na especificação dos modelos (Zuur *et al.* 2009). Considera-se como melhor modelo aquele que apresentar menor valor de AIC, sendo que modelos com diferença de AIC menor que 2 são considerados igualmente plausíveis.

Aproximadamente dois meses após o início do experimento em campo, ocorreu corte ilegal de palmito em três parcelas da RA, o que aumentou a abertura de dossel nestas áreas. Para verificar se este fato interferiu no desempenho das plântulas, todas as análises foram feitas com e sem estas três parcelas. Em nenhuma análise modelos diferentes foram selecionados (dados não apresentados) e desta forma, os dados referentes à estas três parcelas foram mantidos em todas as análises.

Causas de morte

Para verificar se os sintomas apresentados pelas plântulas que morreram diferiram entre as duas florestas estudadas usamos o Teste Exato de Fisher (Crawley 2007).

Crescimento x sobrevivência

Para verificar se há uma relação negativa entre a taxa de crescimento em alta luminosidade e a sobrevivência na condição mais sombreada (RA), ajustamos uma regressão linear entre a taxa de crescimento média de cada espécie (viveiro) e sua sobrevivência final na RA.

Todas as análises foram feitas com o ambiente R (R Development Core Team), sendo que para as análises de sobrevivência foi utilizado o pacote survival (Lumley 2010) e para as análises de crescimento foi utilizado o pacote nlme (Pinheiro 2010).

Resultados

Sobrevivência

Para três das seis espécies estudadas, mais da metade das plântulas transplantadas em campo sobreviveu até o final do experimento, nove meses após o plantio (Tabela 2). Apenas para *Clusia criuva* e para *Ocotea pulchella*, na RA, a sobrevivência final esteve abaixo de 40% (Tabela 2). Para quatro das seis espécies estudadas mais de um tipo de distribuição de probabilidade são igualmente plausíveis para testar a influência do tipo de ambiente no tempo de sobrevivência (Tabela 3). Para apenas duas das seis espécies estudadas (*Clusia criuva* e *Tapirira guianensis*) houve diferença significativa no tempo de sobrevivência entre as plântulas cultivadas nas duas florestas (Figura 1; Tabela 4). Para estas duas espécies, a proporção final de sobreviventes foi aproximadamente duas vezes maior na RB em relação à RA (Tabela 2). Além disso, para *Clusia criuva* as plântulas morreram mais rapidamente na RA, já que o tempo até que metade de suas plântulas morressem foi três vezes menor em relação à RB (Tabela 2).

Tabela 2: Proporção final de sobreviventes (em relação ao número inicial de plântulas) e mediana do tempo de sobrevivência (em dias), utilizando do método de Kaplan-Meier, para as seis espécies (CC: *Clusia criuva*, EA: *Erytroxylum amplifolium*, GO: *Guapira opposita*, OP: *Ocotea pulchella*, SG: *Siphoneugena guilfoyleiana*, TG: *Tapirira guianensis*) plantadas nos dois ambientes (RA: restinga alta; RB: restinga baixa). Em parênteses o limite de confiança de 95%.

		Espécie					
Ambiente		CC	EA	GO	OP	SG	TG
Proporção final de sobreviventes	RA	0.18	0.70	0.77	0.38	0.60	0.47
	RB	0.35	0.72	0.66	0.46	0.57	0.83
Mediana do tempo de sobrevivência (dias) ^a	RA	32 (24.5-48)	NA	NA	129 (74.5-195)	NA	201 (72-NA ^b)
	RB	110 (72-240)	NA	NA	99 (39.5-NA ^b)	NA	NA

^a A mediana do tempo de sobrevivência só é calculada para os grupos que atingiram sobrevivência ≤ 0.5 ; NA indica que a espécie não atingiu mortalidade maior ou igual a metade dos indivíduos no ambiente

^b O limite superior do intervalo de confiança é igual ao final do período do experimento

Tabela 3: Comparação entre diferentes distribuições de probabilidade testadas para descrever o tempo de vida das seis espécies cultivadas em duas florestas de restinga. * indica modelos selecionados ou igualmente plausíveis. Espécies: CC: *Clusia criuva*, EA: *Erytroxylum amplifolium*, GO: *Guapira opposita*, OP: *Ocotea pulchella*, SG: *Siphoneugena guilfoyleiana*, TG: *Tapirira guianensis*.

Espécie	Critério de Informação de Akaike (AIC)					
	CC	EA	GO	OP	SG	TG
Distribuição						
Exponencial	1478,9	794,6*	733,2*	1129,1	1161,9	812,7
Gaussiana	1869,4	929,8	881,5	1732	1399,8	1077,4
Logística	1872,8	939,8	889	1746,3	1417,1	1085,7
Loglogística	1431,7*	794,2*	734,4*	1015*	1073,4	808,7*
Lognormal	1431,6*	796,3	742,1	1026,4	1065,7*	808,7*
Weibull	1466,1	793,3*	734,9*	1062,5	1095,8	815,3

Tabela 4: Seleção de modelos para a sobrevivência das plântulas em dois ambientes (RA: floresta de restinga alta e RB: floresta de restinga baixa). Os modelos são AFT (“*accelerated failure time*”) e o tempo até a morte é a variável resposta. O ambiente em que as plântulas foram plantadas é a variável preditora fixa e as parcelas dentro de cada ambiente são a variável randomica. Modelos com Δ AIC menor que dois são igualmente plausíveis. AIC= Critério de Informação de Akaike. Δ AIC= diferença de AIC em relação ao melhor modelo. K= número de paraâmtros. Espécies: CC: *Clusia criuva*, EA: *Erytroxylum amplifolium*, GO: *Guapira opposita*, OP: *Ocotea pulchella*, SG: *Siphoneugena guilfoyleiana*, TG: *Tapirira guianensis*.

Espécie	Modelo	Termos incluídos ^a	K	AIC	Δ AIC
CC	1	ambiente	3	1431,6	0
	2	nulo	2	1433,7	2,01
EA	1	ambiente	2	794,5	0
	2	nulo	1	796,2	1,63
GO	1	ambiente	2	733,2	0
	2	nulo	1	734,8	1,59
OP	1	ambiente	3	1014,9	0
	2	nulo	2	1016,8	1,9
SG	1	ambiente	3	1065,6	0
	2	nulo	2	1066,8	1,22
TG	1	ambiente	3	808,6	0
	2	nulo	2	811,5	2,9

^a Quando mais de uma distribuição de probabilidade pôde ser utilizada (diferenças de AIC menores que 2, Tabela 2), os modelos foram ajustados com todas as distribuições plausíveis. Para nenhuma das espécies o modelo selecionado foi alterado quando se altera a distribuição utilizada. Assim, para cada espécie são apresentados modelos com apenas uma das distribuições de probabilidade possíveis: CC, SG e TG: Lognormal; EA: Exponencial; OP: Loglogística.

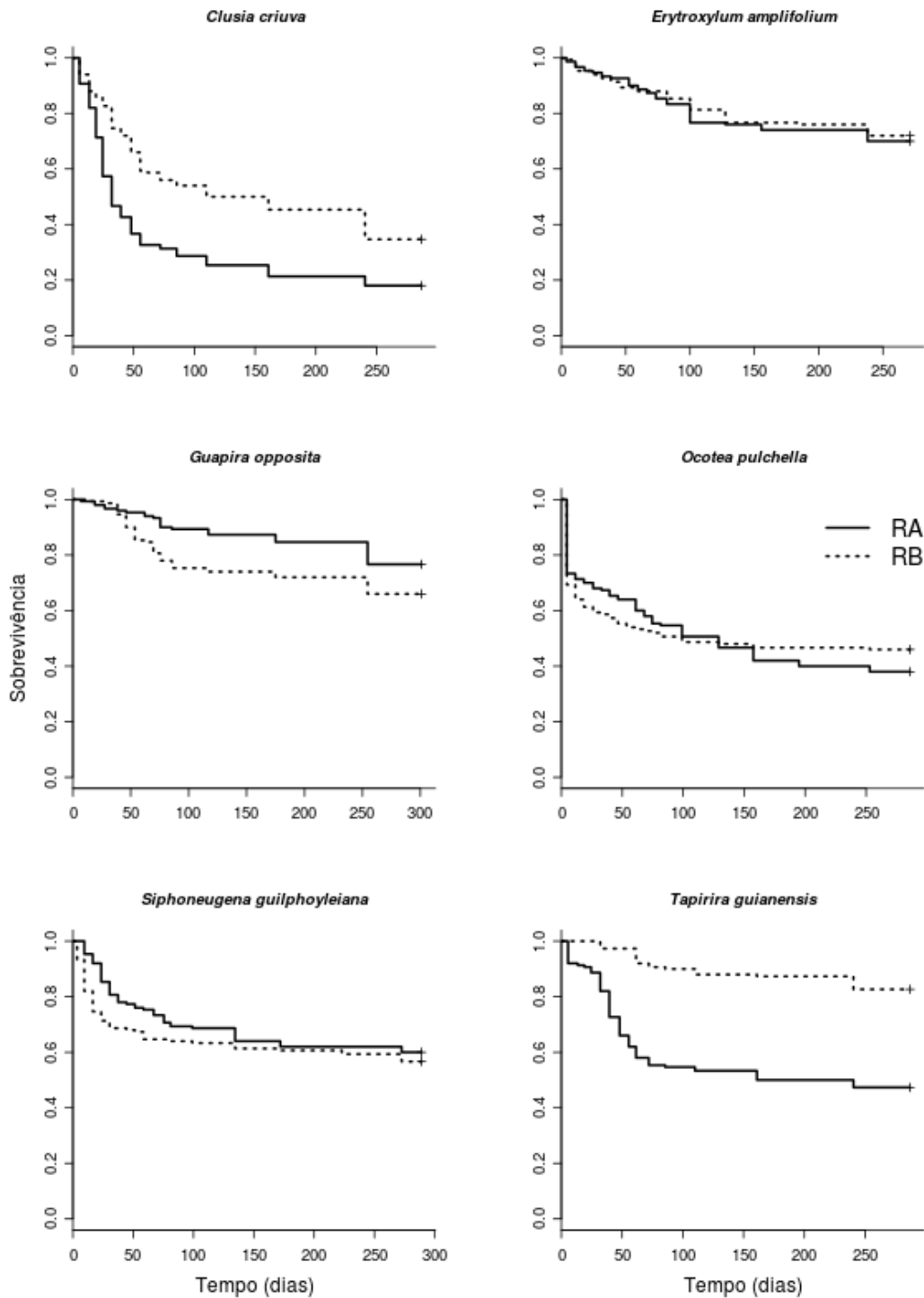


Figura 1: Curvas de sobrevivência para cada uma das seis espécies utilizadas no experimento, nas duas florestas (RA: restinga alta; RB: restinga baixa). Sobrevivência estimada pelo método de Kaplan-Meier.

Crescimento

Para cinco das seis espécies estudadas, o crescimento médio em número de folhas foi maior no viveiro (de três a 18 vezes maior) em relação às plântulas do experimento em campo (Tabela 5). Apenas *Tapirira guianensis* apresentou crescimento em número de folhas semelhante entre as plântulas cultivadas no viveiro e no campo (Tabela 5). Já para o crescimento em altura, todas as espécies apresentaram crescimento maior (de sete a 20 vezes maior) no viveiro em relação ao campo (Tabela 5). O acúmulo de biomassa também foi maior no viveiro do que na mata para todas as espécies, com destaque para *Clusia criuva* e *Siphoneugena guilfoyleiana*, que apresentaram biomassa 21 e 19 vezes maior no viveiro em relação ao campo, respectivamente (Tabela 5). Em geral, não houve diferença no crescimento em altura e número de folhas, nem na biomassa final das espécies entre as duas florestas estudadas, como ilustrado na Figura 2. Apenas para *Guapira opposita* os modelos que incluem o tipo de ambiente (RA e RB) foram selecionados em relação aos modelos sem nenhuma variável preditora (Tabelas 5, 6 e 7). Para esta espécie os crescimentos médios em número de folhas e altura foram aproximadamente duas vezes maiores na RA em relação à RB, e a biomassa final média foi 15% maior na RA em relação à RB (Tabela 5).

Tabela 5: Médias dos crescimentos em número de folhas (\pm desvio padrão) e altura (cm \pm desvio padrão) e da biomassa final (g \pm desvio padrão) das plântulas cultivadas em campo (RA: floresta de restinga alta e RB: floresta de restinga baixa) e no viveiro para cada uma das seis espécies estudadas: CC: *Clusia criuva*, EA: *Erytroxylum amplifolium*, GO: *Guapira opposita*, OP: *Ocotea pulchella*, SG: *Siphoneugena guilfoyleiana*, TG: *Tapirira guianensis*.

	Espécie	RA	RB	Viveiro
Crescimento em número de folhas	CC	1,89 \pm 1,03	1,20 \pm 1,14	4,93 \pm 2,5
	EA	1,19 \pm 1,52	0,56 \pm 1,8	18,29 \pm 11,31
	GO	1,50 \pm 1,35	0,68 \pm 1,24	8,81 \pm 4,59
	OP	-0,02 \pm 1,34	0,12 \pm 1,65	9,04 \pm 4,46
	SG	0,63 \pm 1,99	0,86 \pm 1,85	15,77 \pm 11,09
	TG	0,44 \pm 1,07	0,27 \pm 0,66	0,58 \pm 1,79
Crescimento em altura	CC	0,93 \pm 0,75	0,64 \pm 0,44	4,69 \pm 2,08
	EA	0,31 \pm 0,65	0,43 \pm 0,64	17,0 \pm 8,88
	GO	1,30 \pm 1,02	0,61 \pm 1,05	19,35 \pm 8,75
	OP	0,81 \pm 0,91	0,77 \pm 0,81	7,95 \pm 3,77
	SG	0,15 \pm 0,97	0,40 \pm 0,66	9,70 \pm 5,48
	TG	1,11 \pm 1,46	0,67 \pm 0,85	7,41 \pm 5,12
Biomassa final (g)	CC	0,03 \pm 0,01	0,03 \pm 0,01	0,63 \pm 0,57
	EA	0,5 \pm 0,03	0,5 \pm 0,02	2,03 \pm 1,3
	GO	0,12 \pm 0,06	0,08 \pm 0,05	3,5 \pm 1,63
	OP	0,08 \pm 0,04	0,1 \pm 0,05	7,53 \pm 62,98
	SG	0,04 \pm 0,02	0,05 \pm 0,02	0,79 \pm 0,47
	TG	0,31 \pm 0,16	0,37 \pm 0,15	2,68 \pm 2,34

Tabela 6: Seleção de modelos para o crescimento em número de folhas das plântulas do experimento em campo. Os modelos são lineares mistos, com erros normais e tem como variável resposta o crescimento em número de folhas (número de folhas final – inicial). O ambiente em que as plântulas foram cultivadas (RA: floresta de restinga alta e RB: floresta de restinga baixa) é a variável preditora fixa e a parcela dentro de cada ambiente é a variável ranômica. AIC= Critério de Informação de Akaike. Δ AIC= diferença de AIC em relação ao melhor modelo. Espécies: CC: *Clusia criuva*, EA: *Erytroxylum amplifolium*, GO: *Guapira opposita*, OP: *Ocotea pulchella*, SG: *Siphoneugena guilfoyleiana*, TG: *Tapirira guianensis*. O modelo nulo apresenta um parâmetro e o modelo que inclui o ambiente possui dois parâmetros.

Espécie	Modelo	Termos incluídos	AIC	Δ AIC
CC	1	ambiente	234,7	0
	2	nulo	235,4	0,7
EA	1	ambiente	804,4	0
	2	nulo	804,6	0,2
GO	1	ambiente	720,2	0
	2	nulo	726,4	6,2
OP	1	nulo	442,6	0
	2	ambiente	444,5	2
SG	1	nulo	746,8	0
	2	ambiente	748,4	1,6
TG	1	nulo	482,0	0
	2	ambiente	482,7	0,7

Tabela 7: Seleção de modelos para o crescimento em altura das plântulas do experimento em campo. Os modelos são lineares mistos, com erros normais e tem como variável resposta o crescimento em altura (altura final – inicial). O ambiente em que as plântulas foram cultivadas (RA: floresta de restinga alta e RB: floresta de restinga baixa) é a variável preditora fixa e parcela dentro de cada ambiente é a variável randômica. Modelos com Δ AIC menor que 2 são igualmente plausíveis. AIC= Critério de Informação de Akaike. Δ AIC= diferença de AIC em relação ao melhor modelo. Espécies: CC: *Clusia criuva*, EA: *Erytroxylum amplifolium*, GO: *Guapira opposita*, OP: *Ocotea pulchella*, SG: *Siphoneugena guilfoyleiana*, TG: *Tapirira guianensis*. O modelo nulo apresenta um parâmetro e o modelo que inclui o ambiente possui dois parâmetros.

Espécie	Modelo	Termos incluídos	AIC	Δ AIC
CC	1	nulo	135,8	0
	2	ambiente	136,8	1,0
EA	1	nulo	401,6	0
	2	ambiente	402,5	1,0
GO	1	ambiente	621,9	0
	2	nulo	629,2	7,3
OP	1	nulo	309,7	0
	2	ambiente	311,5	1,7
SG	1	nulo	448,2	0
	2	ambiente	448,3	0,1
TG	1	ambiente	592,8	0
	2	nulo	594,7	1,9

Tabela 8: Seleção de modelos para a biomassa final acumulada pelas plântulas do experimento em campo. Os modelos são lineares mistos, com erros normais e tem como variável resposta a biomassa final (g). O ambiente em que as plântulas foram cultivadas (RA: floresta de restinga alta e RB: floresta de restinga baixa) é a variável preditora fixa e parcela dentro de cada ambiente é a variável randômica. Modelos com Δ AIC menor que 2 são igualmente plausíveis. AIC= Critério de Informação de Akaike. Δ AIC= diferença de AIC em relação ao melhor modelo. Espécies: CC: *Clusia criuva*, EA: *Erytroxylum amplifolium*, GO: *Guapira oposita*, OP: *Ocotea pulchella*, SG: *Siphoneugena guilfoyleiana*, TG: *Tapirira guianensis*. O modelo nulo apresenta um parâmetro e o modelo que inclui o ambiente possui dois parâmetros.

Espécie	Modelo	Termos incluídos	AIC	Δ AIC
CC	1	nulo	-455,9	0
	2	ambiente	-454,2	1,7
EA	1	nulo	-910,0	0
	2	ambiente	-908,1	1,9
GO	1	ambiente	-659,8	0
	2	nulo	-655,7	4,0
OP	1	nulo	-441,0	0
	2	ambiente	-440,1	0,9
SG	1	ambiente	-804,8	0
	2	nulo	-804,6	0,2
TG	1	ambiente	-172,0	0
	2	nulo	-171,3	0,7

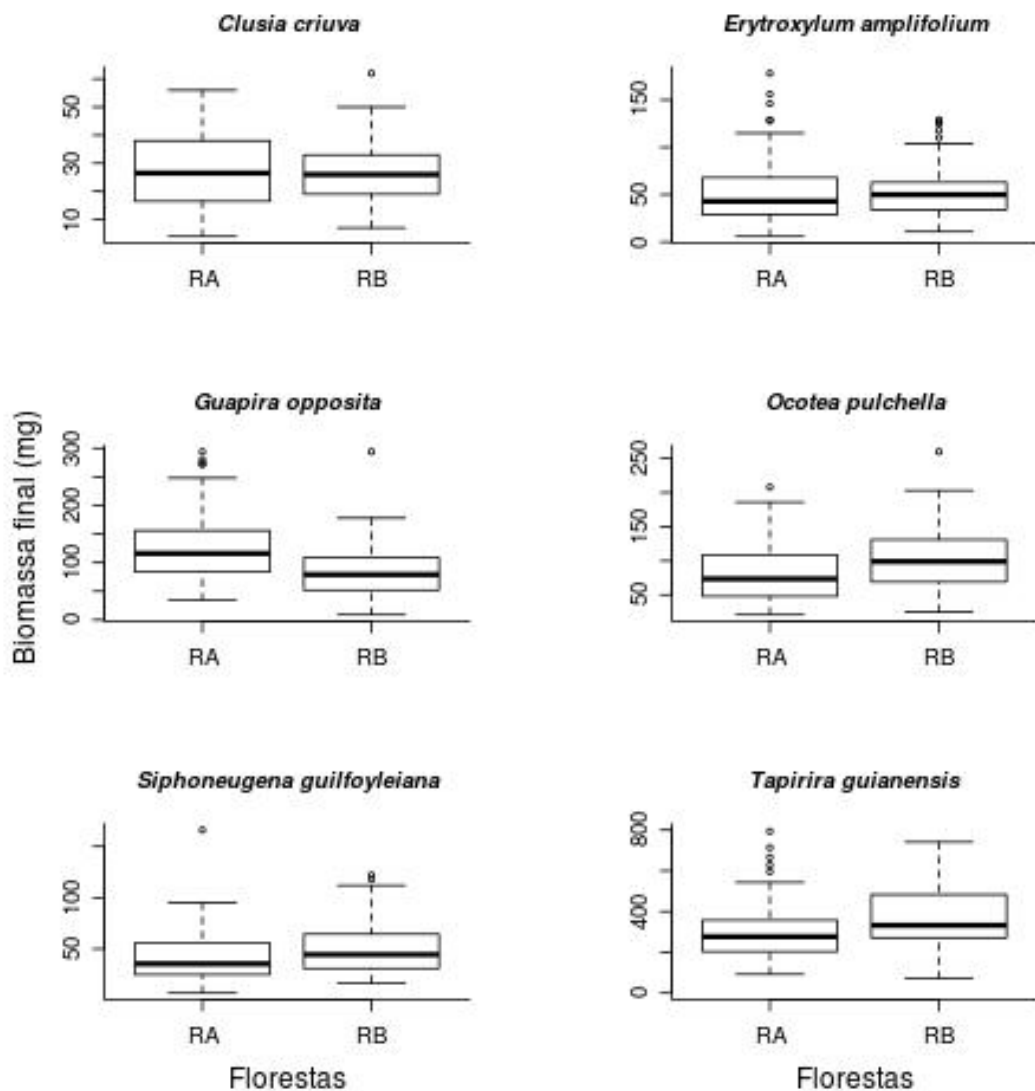


Figura 2: Biomassa final (mg) das plântulas transplantadas nas florestas de restinga alta (RA) e restinga baixa (RB), para cada uma das seis espécies estudadas. Caixas contêm os valores entre os quantis de 25 e 75%, as linhas centrais representam as medianas e as barras verticais estendendem-se até os valores máximos ou até 1,5 vezes o intervalo inter-quantil (o que for menor). Pontos maiores que 1,5 vezes os intervalos inter-quantis acima do terceiro quantil ou abaixo do primeiro quantil são considerados *outliers*.

Causa de Morte

Dividimos os sintomas observados nas plântulas do experimento em campo durante as primeiras 12 semanas após o plantio em não letais, ou seja, não acarretaram em morte necessariamente nas semanas seguintes (Figura 3) e letais, que foram necessariamente seguidos de morte nas semanas seguintes à sua observação (Figura 4). Praticamente todas as plântulas das espécies estudadas em campo apresentaram algum tipo de sintoma não letal,

principalmente herbivoria e manchas foliares (observação pessoal). A presença de dano foliar causado por insetos minadores ocorreu apenas em *Erytroxylum amplifolium*, e ainda que não cause morte da plântula, causa necessariamente a queda das folhas afetadas.

Em praticamente todas as espécies estudadas, a predação severa (quando todas as folhas e às vezes parte do caule são consumidas) foi o principal sintoma observado entre as plântulas que morreram nos três primeiros meses após o plantio em campo (Figura 4). O apodrecimento que ocorre das raízes em direção ao restante da planta, que é característico das doenças causadas por patógenos do solo (Augsburger 1984), foi observado apenas em duas espécies: *Clusia criuva* e *Guapira opposita* (Figura 5). Para quatro das seis espécies estudadas as proporções de plântulas mortas com cada um dos sintomas observados não diferiram entre RA e RB (Teste Exato de Fisher: *Clusia criuva* $p=0,08$; *Erytroxylum amplifolium* $p=0,33$; *Ocotea pulchella* $p=0,31$; *Tapirira guianensis* $p=0,08$). Já para duas espécies, as quantidades de mortes com cada sintoma diferiram entre RA e RB (Teste Exato de Fischer: *Siphoneugena guilfoyleiana* $p=0,01$; *Clusia criuva* $p<0,01$)

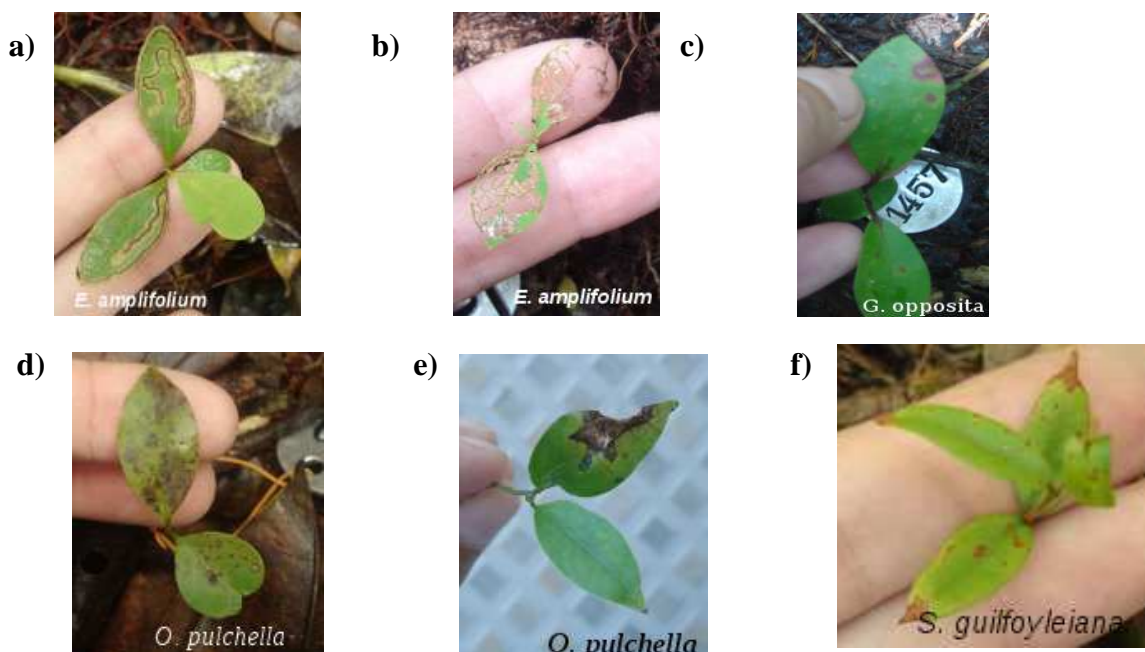


Figura 3: Exemplos de sintomas não letais observados nas plântulas do experimento em campo: a) folhas com dano causado por insetos minadores; b) folhas predadas; c), d), e) e f): folhas com manchas;

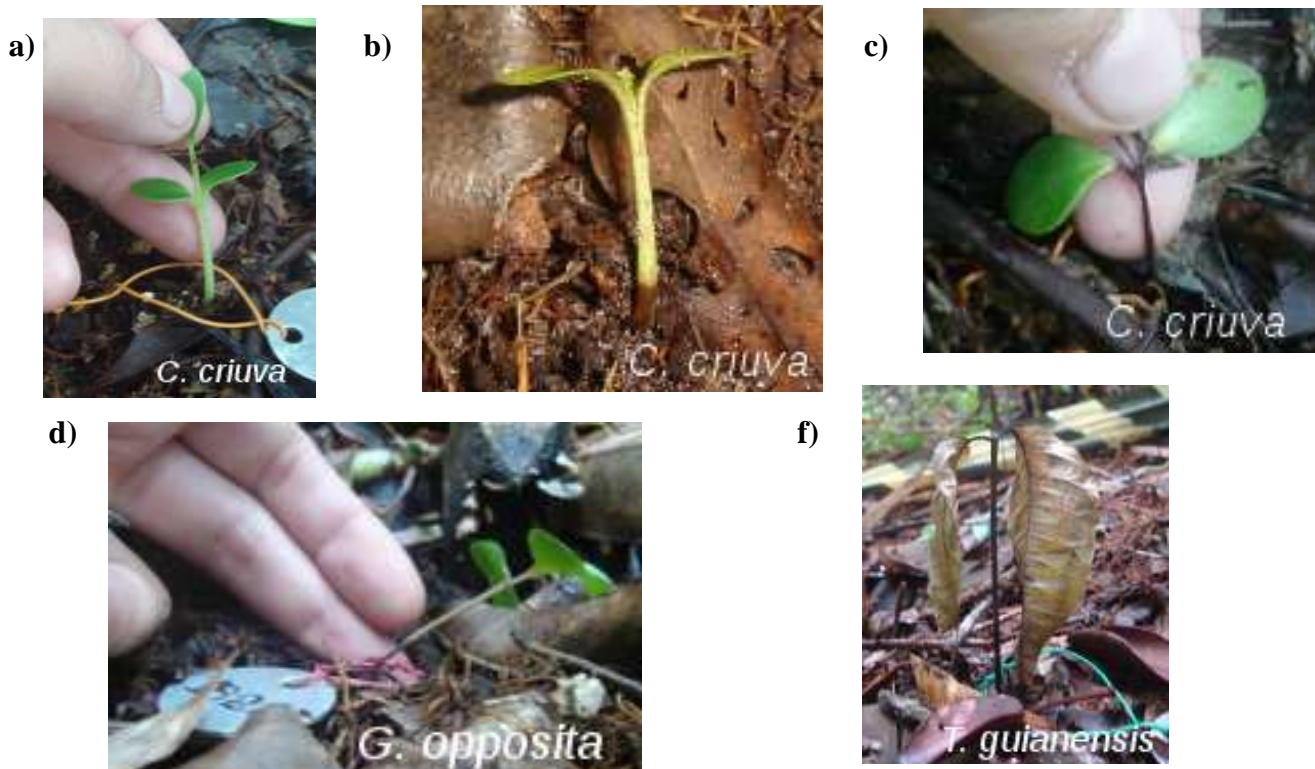


Figura 4: Alguns dos sintomas observados antes da morte, nas plântulas do experimento em campo a) plântula normal; b) plântula com base em estado inicial de apodrecimento; c) plântula com base em estado avançado de apodrecimento; d) plântula com base em estado inicial de apodrecimento já tombada; e) plântula murcha e seca.

Taxa de crescimento x sobrevivência

Os valores médios de taxa de crescimento em biomassa, obtidos para os indivíduos cultivados no viveiro, são muito semelhantes entre as seis espécies estudadas (Tabela 9). Não há relação linear entre os valores médios de taxa de crescimento no viveiro e a sobrevivência final na RA para as espécies estudadas (Figura 6).

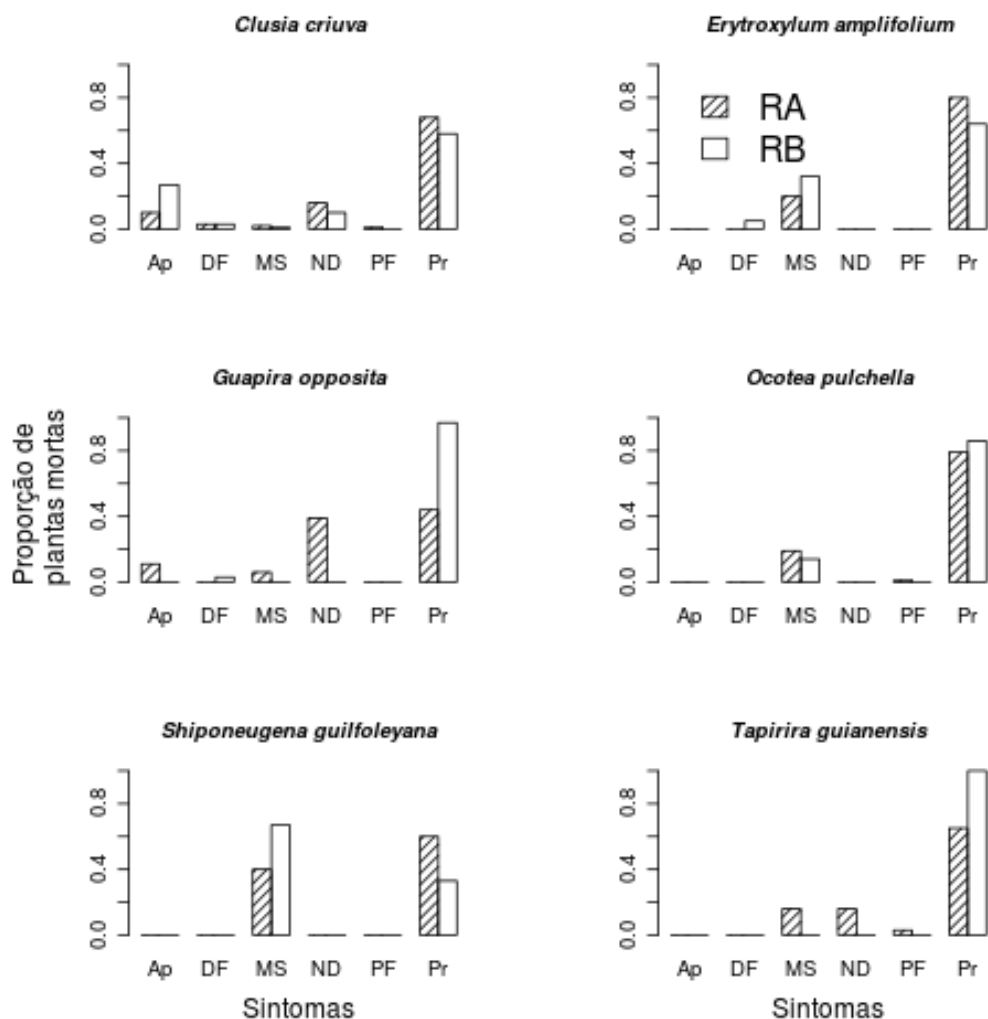


Figura 5: Proporção de plântulas mortas com cada um dos sintomas letais observados, para cada uma das seis espécies estudadas, nos dois ambientes (RA: floresta de restinga alta e RB: floresta de restinga baixa). Sintomas: Ap: apodrecimento a partir da base; DF: dano físico causado por queda de serrapilheira, galhos ou pisoteio animal; MS: murcha e seca; ND: não definida; PF: patógeno foliar, quando o apodrecimento da plântula da folha em direção ao restante da planta; Pr: predação severa, em que todas as folhas foram consumidas.

Tabela 9: Taxa de crescimento média em biomassa ($\text{g g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) dos indivíduos cultivados no viveiro, para cada uma das espécies estudadas: CC: *Clusia criuva*, EA: *Erytroxylum amplifolium*, GO: *Guapira opposita*, OP: *Ocotea pulchella*, SG: *Siphoneugena guilfoyleiana*, TG: *Tapirira guianensis*. Entre parênteses desvio padrão.

Espécie	CC	EA	GO	OP	SG	TG
Taxa crescimento	0.0090	0.0130	0.0090	0.010	0.0100	0.0060
$\text{g g}^{-1} \text{dia}^{-1}$	(± 0.004)	(± 0.004)	(± 0.002)	(± 0.005)	(± 0.003)	(± 0.004)

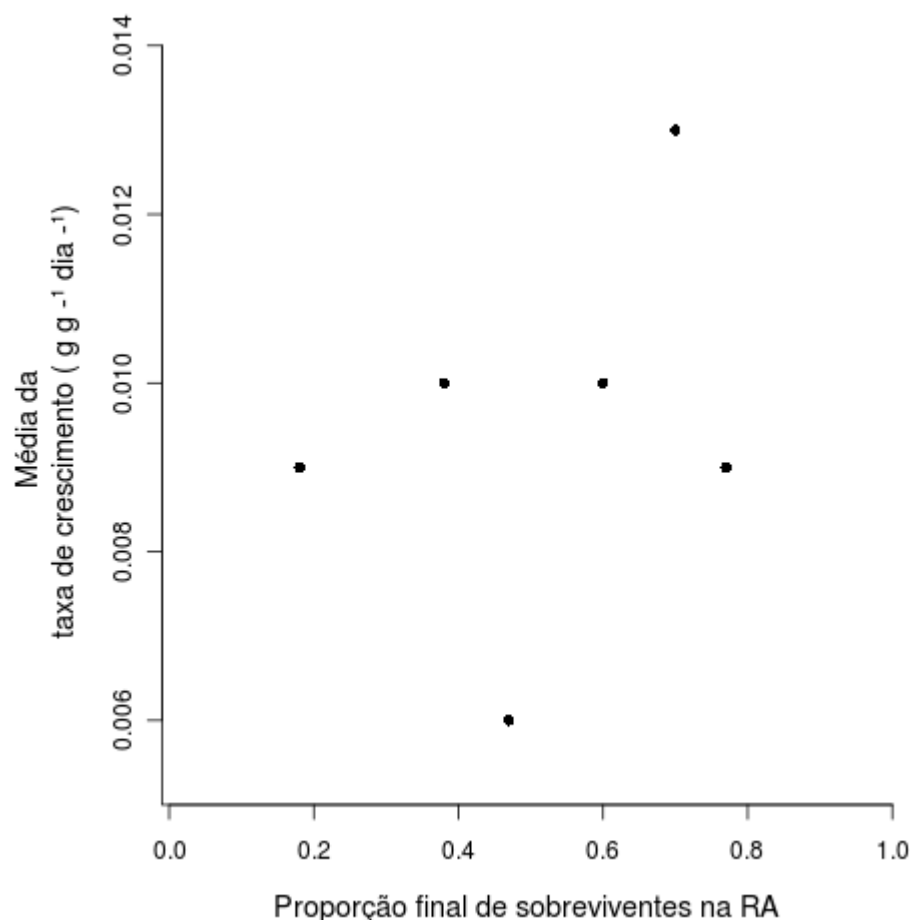


Figura 6: Relação entre a taxa de crescimento média (em biomassa) dos indivíduos cultivados no viveiro e a proporção final de sobreviventes dos indivíduos cultivados na RA (floresta de restinga alta). Cada ponto representa uma das seis espécies utilizadas: *Clusia criuva*, *Erytroxylum amplifolium*, *Guapira opositta*, *Ocotea pulchella*, *Siphoneugena guilfoyleiana*, *Tapirira guianensis*. Não há relação linear significativa entre as duas variáveis ($p=0.52$).

Caracterização das florestas

A porcentagem média de abertura de dossel foi maior na RA em relação à RB (RA= 11,13% ; RB= 16,04%; $p=0.036$). A porcentagem média de matéria orgânica no solo foi mais de duas vezes maior na RA em relação à RB (RA=14,69%; RB= 5,83; $p<0.01$).

Discussão

Ao contrário do esperado inicialmente, não houve desempenho diferenciado das plântulas transplantadas nas duas florestas estudadas, seja em relação à sobrevivência (4 espécies de 6), ou em relação ao crescimento (5 espécies de 6). Assim, nossos dados não permitem corroborar a hipótese inicial de que as inversões de abundância das espécies entre RA e RB sejam resultado do estabelecimento diferenciado destas espécies ainda na fase de plântula (exceto para *Clusia criuva*). No mesmo sentido, não houve relação entre as taxas de crescimento em alta disponibilidade de luz (viveiro) e a mortalidade das espécies na situação de campo de baixa intensidade luminosa (RA). Portanto, não há evidência de que as espécies estudadas apresentem diferentes estratégias de investimento de recursos, traduzidas em um conflito entre crescimento e sobrevivência, mediado pela intensidade de radiação fotossinteticamente ativa. Além disso, o ataque de patógenos do solo não foi a principal causa de mortalidade nos primeiros meses de vida das plântulas para nenhuma das espécies e não foi maior na floresta mais sombreada, como era previsto inicialmente. Por outro lado, a herbivoria severa foi a principal causa de morte, para praticamente todas as espécies estudadas, como observado em outros sistemas (revisão em Moles & Westoby 2004).

As taxas de sobrevivência finais foram relativamente altas, especialmente considerando-se que as plântulas foram levadas para campo ainda muito jovens, e que maior parte da mortalidade de plântulas ocorre, em geral, nas primeiras semanas de vida (Bagchi *et al.* 2010, Alvarez-Clare & Kitajima 2009, Fine & Mesones 2011). Isso indica que as espécies estudadas podem tolerar as condições adversas do sub-bosque das florestas, crescendo muito pouco, até que surja uma condição favorável (Connell & Green 2000). Inclusive, praticamente todas as espécies apresentaram crescimento muito maior quando cultivadas no viveiro, o que indica que possuem maior capacidade de crescimento quando as condições são favoráveis (mais recursos e ausência de inimigos naturais).

Para as quatro espécies que não apresentaram sobrevivência diferenciada entre RA e

RB, é possível que a abundância diferenciada dos indivíduos adultos entre as duas florestas ocorra devido à mortalidade diferenciada durante fases que não foram abordadas no presente estudo. A fase de semente é apontada como um importante gargalo na regeneração, já que grande número de estudos aponta para a vulnerabilidade deste estágio de vida (Crawley 2000, Fenner & Thompson 2005, Pringle *et al.* 2007). Ou ainda, a mortalidade diferenciada pode ocorrer posteriormente ao estágio de plântula, na transição para a fase adulta (juvenis) (Kobe *et al.* 1995, Kunstler *et al.* 2009). Por fim, é possível que as duas florestas de fato não diferiram quanto aos filtros ecológicos impostos a estas espécies em nenhum estágio de vida, e que as diferenças de abundância na fase adulta ocorreram principalmente devido à chegada diferenciada das sementes nas florestas. Todas estas quatro espécies possuem sementes relativamente pequenas (Tabela 1, Anexo 1) e a RB é mais recente (geologicamente) que a RA (Souza *et al.* 2004). Assim, é possível que as vantagens numéricas destas espécies na RB sejam resultado apenas ou principalmente da chegada e estabelecimento mais rápidos, devido às maiores capacidades de dispersão (ver Capítulo 2).

Em relação às duas espécies que apresentaram sobrevivência diferenciada entre as florestas, *Tapirira guianensis* apresentou um padrão oposto ao esperado inicialmente, ou seja, maior mortalidade na RA, ambiente no qual é mais abundante como adulto. Isso pode ocorrer devido à mortalidade dependente de densidade, importante mecanismo de coexistência entre espécies arbóreas tropicais (Web & Peart 1999, Harms *et al.* 2000, Wright 2002, Comita *et al.* 2010, Alvarez-Loaysa & Terborgh 2011). De fato, durante o período do experimento em campo foi observado grande número de plântulas recém-germinadas no solo da RA, especialmente sob indivíduos reprodutivos (observação pessoal), que podem ter atraído inimigos naturais que causaram a morte das plântulas do experimento. Porém, ainda que diversos estudos apontem para a atuação de patógenos do solo como causadores de mortalidade denso-dependente (Bell *et al.* 2006, Bagchi *et al.* 2010, Swamy & Terborgh 2010, mas veja: Paine & Beck 2007 e Norghauer *et al.* 2010), para esta espécie não observamos

nenhuma plântula com sintomas de morte por este tipo de agente. Como as demais espécies, *T. guianensis* apresentou a herbivoria severa como sua principal causa de mortalidade. Assim, é possível que esta espécie, mesmo enfrentando maior mortalidade na RA, tenha vantagem de estabelecimento neste ambiente, a longo prazo, já que, dentre as espécies estudadas apresentou os maiores tamanhos de semente (Tabela 1) e tamanho inicial das plântulas (figura 7). Tamanhos grandes de sementes são associados a maior tolerância ao dano por herbivoria (Armstrong & Westoby 1993, Harms & Dalling 1997, Mack 1998, Green & Juniper 2004) e maior tolerância ao sombreamento (Foster & Janson 1985, Leishman & Westoby 1994, Saverimuttu & Westoby 1996, Hewitt 1998, Bruun & Brink 2008). Além disso, espécies com maiores tamanhos iniciais de plântula tendem a ter melhor desempenho (Baraloto *et al.* 2005a), por exemplo, devido à tolerância ao dano físico causado por queda de serrapilheira ou pisoteio (Poorter & Rose 2005). Além disso, há indício de que esta espécie apresente uma estratégia de alocação de recursos um pouco mais conservativa que as demais, pois as diferenças de crescimento entre as plantas cultivadas no viveiro e nas florestas foram pequenas quando comparadas com as diferenças de crescimento observadas nas demais espécies estudadas, especialmente em relação ao número de folhas produzidas.

A outra espécie que apresentou sobrevivência diferenciada entre as florestas foi *Clusia criuva*. Esta foi a única espécie que apresentou mortalidade no sentido esperado inicialmente, ou seja, maior mortalidade na RA. Porém, o ataque por patógenos do solo não foi sua principal causa de morte, mas sim a herbivoria severa, como nas demais espécies. Além disso, diferente do esperado, a maior proporção de mortes com sintomas de apodrecimento por patógenos do solo nesta espécie ocorreu na RB, a floresta com maior abertura de dossel. Como esta espécie apresenta sementes pequenas e plântulas com tamanhos iniciais pequenos (figura 7), a herbivoria pode ter maior efeito negativo a longo prazo sobre esta espécie na RA, onde há menor disponibilidade de luz. Isso porque espécies de sementes e plântulas pequenas são mais suscetíveis ao ataque de herbívoros (Armstrong & Westoby 1993, Harms & Dalling

1997, Mack 1998, Green & Juniper 2004), e a herbivoria deve ser especialmente prejudicial em condições de baixa disponibilidade de luz (Salgado-Luarte & Gianoli 2011). Esta espécie apresenta ainda uma característica peculiar que a diferencia das outras, pois pode ocorrer como hemi-epífita facultativa, crescendo sobre outras árvores e posteriormente atingindo o solo (Coelho 2005). Este hábito de vida pode ter evoluído como uma saída para a grande vulnerabilidade desta espécie no solo da floresta, em especial nos locais mais sombreados. Uma possibilidade também, não excludente à anterior, é que esta espécie não seja completamente excluída das florestas mais sombreadas devido à grande chegada de sementes provenientes dos habitats mais favoráveis (Shmida & Wilson 1985, Zuidema *et al.* 2010).

A baixa ocorrência de mortalidade por patógenos do solo nas espécies estudadas difere do encontrado em diversos estudos em florestas tropicais (Augspurger & Kelly 1984, Bell *et al.* 2006, ver referências capítulo 3), e pode ter ocorrido por dois motivos. O primeiro é que as espécies estudadas sejam tolerantes à infecção por esse tipo do inimigo natural. Isso pode ocorrer se as espécies estudadas forem relativamente tolerantes ao sombreamento e, portanto, não forem representativas do extremo das estratégias de investimento de recursos que inclui as espécies de crescimento rápido (estratégia aquisitiva). A segunda possibilidade é que as florestas estudadas não sejam propícias para a propagação de patógenos do solo. Como alguns dos principais patógenos do solo causadores de doenças em plântulas (por exemplo: *Pythium* sp., *Phytophthora* sp. e *Fusarium* sp.) possuem zoósporos flagelados, são dependentes da água para dispersão e, portanto, são favorecidos em condições úmidas (Barnes 1968, Hendrix & Campbell 1973, Augspurger & Wilkinson 2007, Goulb 2004). Pode ser que mesmo na RA os níveis de abertura de dossel não sejam tão baixos a ponto de favorecer a propagação de patógenos do solo, uma vez que a luz solar (talvez seu componente ultravioleta) e as altas temperaturas são importantes fontes de mortalidade de fungos patogênicos (Dobson & Crawley 1994).

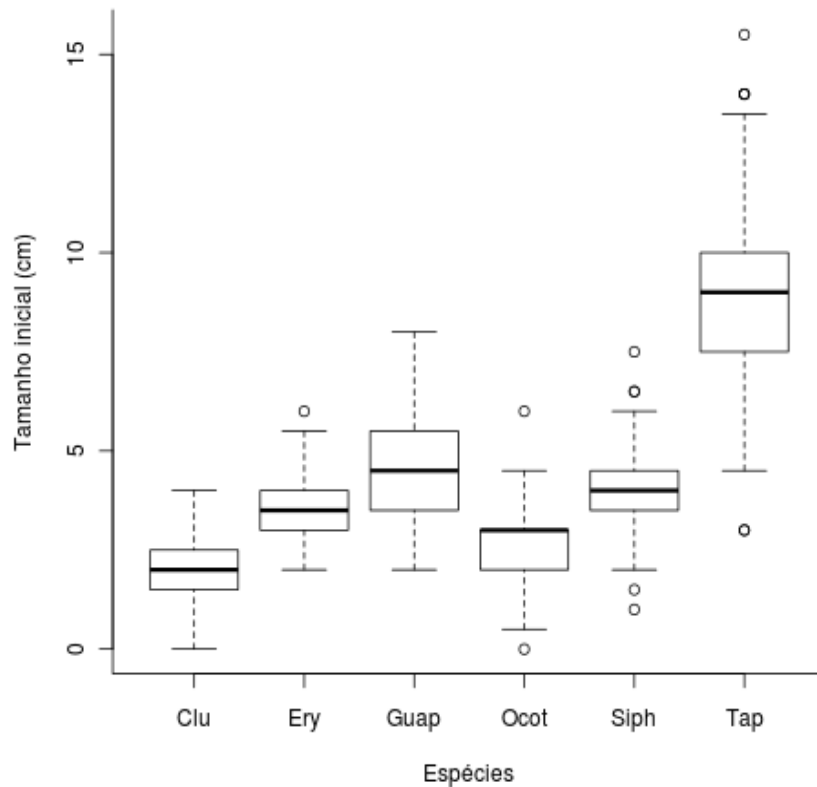


Figura 7: Box-plot dos tamanhos iniciais das plântulas (aproximadamente um mês após germinação) utilizadas no experimento em campo. Espécies: Clu (*Clusia criuva*), Ery (*Erytroxylum amplifolium*), Gua (*Guapira opposita*), Sip (*Siphoneugena guylfoyleiana*), Tap (*Tapirira guianensis*). Caixas contêm os valores entre os quantis de 25 e 75%, as linhas centrais representam as medianas e as barras verticais estendendem-se até os valores máximos ou até 1,5 vezes o intervalo inter-quantil (o que for menor). Pontos maiores que 1,5 vezes os intervalos inter-quantis acima do terceiro quantil ou abaixo do primeiro quantil são considerados outliers.

Nas duas florestas foi recorrente a presença de manchas foliares nas plântulas de todas as espécies estudadas, formando principalmente pequenas manchas escuras e, em menor proporção, manchas necróticas. Infecções foliares, causadas por fungos, são muito comuns em florestas tropicais e, em geral, o dano causado nas plantas adultas é baixo (García-Guzman & Dirzo 2001, García-Guzman & Morales 2007, García-Guzman & Espinosa-García 2011). Ainda que este tipo de sintoma não tenha acarretado em morte das plântulas rapidamente, pode reduzir o desempenho das plântulas a longo prazo por comprometer tecido fotossintético (Burdon 1993). A perda de área fotossintética deve ser especialmente prejudicial para plântulas jovens, que além de possuírem poucas folhas, dependem da energia obtida

imediatamente, já que possuem pouco tecido de reserva (Niinemets 2010). Apesar da onipresença de doenças foliares, há uma lacuna na literatura sobre seus efeitos sobre o desempenho das plantas (García-Guzman & Morales 2007) e estudos futuros são necessários para investigar se a ocorrência deste tipo de sintoma afeta o desempenho das plântulas em campo e se o efeito difere entre florestas com diferentes disponibilidades de luz.

Além disso, algumas espécies apresentaram murchamento e seca da parte aérea seguida de morte rápida, que pode ter sido ocasionada pelo ataque de larvas de inseto, como observado por Alvarez-Loaysa e Terborgh (2011) ou por problemas no enraizamento. Em apenas uma espécie (*E. amplifolium*) foi recorrente a observação de folhas com minadores, que ocorriam em geral nas folhas jovens e causavam sempre a abscisão das folhas afetadas, como citado para outras espécies infectadas por minadores foliares (Sinclair & Hughes 2010). Nenhum destes sintomas (manchas, murcha, minadores) foi observado nas plantas cultivadas no viveiro.

A maior parte da mortalidade ocorreu por herbivoria severa nas duas florestas, como também foi observado em outras florestas (Moles & Westoby 2004). Além disso, houve onipresença de herbivoria em intensidades moderadas (observação pessoal). Mesmo quando a herbivoria não é severa à ponto de remover todas as folhas, seu efeito sobre a sobrevivência da planta atingida pode ser significativo, pois as áreas ao redor da área herbivorada também têm sua capacidade fotossintética prejudicada (Zangerls *et al.* 2002), e o acúmulo de dano causado por herbivoria pode aumentar as chances de mortalidade futura das plântulas (Eichhorn *et al.* 2010). Além disso, a lesão causada por herbivoria propicia condições para infecção por outras doenças causadas por fungos (García-Guzman & Dirzo 2001). Desta forma, proponho que um dos principais agentes estruturadores nas duas florestas seja a pressão causada por herbívoros e que a sua interação com restrições abióticas possa causar partição de hábitat entre as espécies arbóreas (recursos do solo: Lau *et al.* 2008, Fine *et al.* 2004, 2006, recurso luz: Salgado-Luarte & Gianoli 2011) e não a disponibilidade de luz por si

só. Como as plântulas não possuem grandes quantidades de tecidos de reserva, ao contrário dos indivíduos adultos, a reconstrução dos tecidos perdidos por herbivoria pode ser muito difícil ou mesmo inviável (Boege & Marquis 2005, Niinemets 2010). Além disso, as respostas fisiológicas e morfológicas envolvidas na tolerância à herbivoria e ao sombreamento podem ter padrões opostos, fazendo com que a herbivoria seja especialmente prejudicial em baixa disponibilidade de luz (Norghauer *et al.* 2008, Salgado-Luarte & Gianoli 2010). Estudos futuros devem tentar separar o efeito da herbivoria e da disponibilidade de luz nas florestas de restinga, por exemplo, com experimentos em campo com exclusão de herbivoria, nas duas florestas estudadas.

Conclusões

A grande complexidade de fatores atuando simultaneamente sobre as plantas nas florestas (Niinemets 2010) faz com que poucos estudos investiguem as causas de mortalidade das plântulas em campo (exemplo: Alvarez-Loayza & Terborgh 2011), e o presente estudo é o primeiro a fazê-lo para espécies arbóreas de florestas de restinga. Nosso estudo não corroborou as hipóteses, levantadas por grande número de estudos, de que a partição de gradientes de luz ocorra devido a um conflito entre crescimento e sobrevivência, e devido à maior mortalidade por patógenos do solo nas condições sombreadas. Por outro lado, encontramos indícios de que a herbivoria possa ser um filtro ecológico importante, e levantamos a hipótese de que sua interação com a disponibilidade de recursos (Fine *et al.* 2004, 2006, Lau *et al.* 2008, Salgado-Luarte & Gianoli 2011) possa explicar as diferenças de abundâncias das espécies entre as florestas estudadas. Além disso, propomos que futuros estudos incluam características importantes da fase regenerativa, como o tamanho de sementes e o tamanho inicial das plântulas e sua interação com a herbivoria e a disponibilidade de luz nas florestas estudadas. Por fim, é necessário investigar como todos estes fatores locais relacionam-se com fatores que atuam em escala regional (Zobel 1997,

Chase 2003, Harrison & Cornell 2008), como a história de colonização das florestas, pois os padrões de estruturação das comunidades podem variar de acordo com as idades das florestas (Svenning *et al.* 2006, Costa *et al.* 2012).

Referências bibliográficas

- ALVAREZ-CLARE, S. & KITAJIMA, K. 2009. Susceptibility of tree seedlings to biotic and abiotic hazards in the understory of a moist tropical forest in Panama. *Biotropica* **41**(1):47–56.
- ALVAREZ-LOAYZA, P. & TERBORGH, J. 2011. Fates of seedling carpets in an Amazonian floodplain forest: intra-cohort competition or attack by enemies? *Journal of Ecology* **99**:1045–1054.
- ARMSTRONG D.P. & WESTOBY, M. 1993. Seedlings from large seeds tolerated defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* **74**(4):1092-1100.
- AUGSPURGER, C.K. & KELLY, C.K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* **61**:211–217.
- AUGSPURGER, C.K. & WILKINSON, H.T. 2007. Host specificity of pathogenic pythium species: implications for tree species diversity. *Biotropica*. **39**(6):702–708.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light -gaps, and pathogens. *Ecology*. **65**(6):1705-1712.
- BAGCHI, R., SWINFIELD, T., GALLERY, R.E., LEWIS, O.T., GRIPENBERG, S., NARAYAN, L. & FRECKLETON, R.P. 2010. Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters* **13**:1262–1269.
- BARALOTO, C., FORGET, P. & GOLDBERG, D.E. 2005a. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* **93**:1156–1166.
- BARALOTO, C., GOLDBERG, D.E. & BONAL D. 2005b. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* **86**(9):2461-2472.
- BARALOTO, C., HARDY, O.J., PAINE, C.E.T., DEXTER, K.G., CRUAUD, C., DUNNING, L.T.,

- GONZALEZ, M., MOLINO, J., SABATIER, D., SAVOLAINEN, V. & CHAVE J. 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology* **100**:690-701.
- BARNES, E.H. 1968. *Atlas and manual of plant pathology*. New York: Plenum.
- BELL, T., FRECKLETON, R.P. & LEWIS, O.T. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters* **9**:569–574.
- BOEGE, K. & MARQUIS, R.J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **20**(8):441-448.
- BRUUN, H.H. & BRINK, D.T. 2008. Recruitment advantage of large seeds is greater in shaded habitats. *Ecoscience* **15**(4):498-507.
- BURDON, J.J. 1993. The structure of pathogen populations in natural plant communities. *Annual Review of Phytopathology* **31**:305-323.
- BUTTERFIELD, B.J. & BRIGGS, J.M. 2011. Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia* **165**:477-487.
- CHASE, J.M. & LEIBOLD, M.A. 2003. *Ecological niches linking classical and contemporary approaches*. Chicago: University of Chicago Press.
- CAZETTA, E. 2008. *Variação morfológica e química dos frutos na escolha dos animais frugívoros da Mata Atlântica*. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, São Paulo.
- CHASE, J.M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* **136**:489–498.
- COELHO, L.F.M. 2005. *Ecologia de hemi-epífitas estranguladoras no Parque Estadual da Ilha do Cardoso*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campos de Rio Claro, SP.
- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305-335.
- COLEY, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* **53**(2):209-233.

- COMITA, L.S., MULLER-LANDAU, H.C., AGUILAR, S. & HUBBELL, S.P. 2010. Asymmetric Density Dependence Shapes Species Abundances in a Tropical Tree Community. *Science* **329**:330-332.
- CONNELL, J.H. & GREEN, P.T. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* **81**(2):568-584.
- COSTA, J.B.P., MELO, F.P.L., SANTOS, B.A. & TABARELLI, M. 2012. Reduced availability of large seeds constrains Atlantic forest regeneration. *Acta Oecologica* **39**:61-66.
- CRAWLEY, M.J. 2000. Seed predators and plant population dynamics. In: Fenner, M. (Ed.). *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. New York: CABI Publishing.
- CRAWLEY, M.J. 2007. *The R Book*. Hoboken: John Wiley & Sons.
- DÍAZ, S., CABIDO, M. & CASANOVES, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **3**:113-122.
- DOBSON, A. & CRAWLEY, M. 1994. Pathogens and the structure of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* **9**(10):393-398.
- EICHHORN, M.P., NILUS, R., COMPTON, S.G., HARTLEY, S.E. & BURSLEM D.F.R.P. 2010. Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality. *Ecology* **91**(4):1092-1101.
- FANG, W. TAUB, D.R., FOX, G.A., LANDIS, R.M., NATALI, S. & GUREVITCH, J. 2006. Sources of variation in growth, form, and survival in dwarf and normal-stature pitch pines (*Pinus rigida*, Pinaceae) in long-term transplant experiments. *American Journal of Botany* **93**(8):1125-1133.
- FARIA, M.B.B.C. 2008. *Diversidade e regeneração natural de árvores em Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- FENNER, M. & THOMPSON, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. New York: Cambridge University Press.

- FINE, P.V.A. & MESONES, I. 2011. The role of natural enemies in the germination and establishment of *Pachira* (Malvaceae) trees in the peruvian Amazon. *Biotropica* **43**(3):265–269.
- FINE, P.V.A., MESONES, I. & COLEY, P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* **305**:663-665.
- FINE, P.V.A., MILLER, Z.J., MESONES, I., IRAZUZTA, S., APPEL, H.M., STEVENS, M.H.H., SÄÄKSJÄRVI, I., SCHULTZ, J.C. & COLEY, P.D. 2006. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. 1999. Gap Light Analyser (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, user manual and program documentation. Copyright c 1999: Millbrook, New York: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and The Institute of Ecosystems Studies.
- FOSTER, S.A. & JANSON C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* **66**(3):773-780.
- GARCÍA-GUZMÁN G. & ESPINOSA-GARCIA F.J. 2011. Incidence of fungal necrotrophic and biotrophic pathogens in pioneer and shade-tolerant tropical rain forest trees. *Biotropica* **43**(5): 604–611
- GARCÍA-GUZMÁN G. & MORALES, E. 2007. Life-history strategies of plant pathogens: distribution patterns and phylogenetic analysis. *Ecology* **88**(3):589–596.
- GARCÍA-GUZMÁN, G. & DIRZO, R. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany* **88**(4): 634–645.
- GEORGE, L.O. & BAZZAZ, F.A. 1999. The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* **80**(3):846-856.
- GILBERT, B., WRIGHT, S.J., MULLER-LANDAU, H.C., KITAJIMA, K. & HERNANDÉZ, A. 2006. Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology* **87**(5):1281-1288.

- GOULB, A.B. 2004. Plant Pathogenic Fungi. *In*: TRIGIANO, R.N., WINDHAM, M.T. & WINDHAM A.S. (Eds.) *Plant Pathology: concepts e laboratory exercises*. New York: CRC Press.
- GREEN, P.T. & JUNIPER, P.A. 2004. Seed mass, seedling herbivory and the reserve effect in tropical rainforest seedlings. *Functional Ecology* **18**:539–547.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52**:107-145.
- HARMS, K.E. & DALLING, J.W. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* **13**(4):617-621.
- HARMS, K.E., WRIGHT, S.J., CALDERO, O. & HERRE, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**(30):493-495.
- HARRISON, S. & CORNELL, H. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters* **11**: 969–979.
- HENDRIX, F.F. & CAMPBELL, W.A. 1973. Pythiums as plant pathogens. *Annual Review Phytopathology*. **11**:77-98.
- HERMS, D.A. & MATTSON, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* **67**(3):283-335.
- HEWITT, N. 1998. Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia* **114**:432-440.
- HOBBS, N.T. & HILBORN, R. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self teaching. *Ecological Applications* **6**: 5-19.
- HOSMER, D.W. & LEMESHOW, S. 2008. *Applied survival analysis: regression modeling of time to event data*. New York: Wiley-Interscience Publication..
- KAY, R. & KINNERSLEY, N. 2002. On the use of accelerated failure time model as an alternative to the proportional hazards model in the treatment of time to event data: a case study in Influenza. *Drug Information Journal* **36**:571-579.

- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**:157-164.
- KITAJIMA, K. & FENNER, M. 2000. Ecology of seed regeneration. In: M. Fenner (Ed.). *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. New York: CABI Publishing.
- KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* **98**:419-428.
- KITAJIMA, K. 2007. Seed and seedling ecology. In: Pugnaire F. & Valladares F. (Eds.). *Functional Plant Ecology*. Boca Raton: CRC Press.
- KLOOSTER, S.H.J., THOMAS, E.J.P. & STERCK, F.J. 2007. Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests. *Journal of Ecology* **95**:1250–1260.
- KNEITEL, J.M. & CHASE, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* **7**:69-80.
- KOBE, R.K., PACALA, S., JR., J.A.S & CANHAM, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* **5**(2):517-532.
- KUNSTLER, G., COOMES, D.A. & CANHAM, C.D. 2009. Size-dependence of growth and mortality influence the shade tolerance of trees in a lowland temperate rain forest. *Journal of Ecology* **97**:685–695.
- LAU, J.A., MCCALL, A.C., DAVIES, K.F., MACKAY, J.K. & WRIGHT, J.W. 2008. Herbivores and edaphic factors constrain the realized niche of a native plant. *Ecology* **89**(3):754–762.
- LEISHMAN, M.R. & WESTOBY, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* **8**(2):205-214.
- LUMLEY, T. 2010. Survival: Survival analysis, including penalised likelihood. R package version 2.36-2. <http://CRAN.R-project.org/package=survival>
- MACK, A.L. 1998. An advantage of large seed size: tolerating rather than succumbing to seed predators. *Biotropica* **30**(4):604-608.

- MANLY, B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. New York: Chapman & Hall.
- MCCARTHY-NEUMANN, S. & KOBE, R.K. 2008. Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings. *Ecology*. **89**(7): 1883-1892.
- MEGURO, M. 2000. Métodos em ecologia vegetal. São Paulo: Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências.
- MOLES, A.T. & WESTOBY, M. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* **106**(1):193-199.
- MUENCHOW, G. 1986. Ecological Use of Failure Time Analysis. *Ecology* **67**(1):246-250.
- NIINEMETS, U. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* **260**:1623-1639.
- NORGHAUER, J.M., MALCOLM, J.R. & ZIMMERMAN, B.L. 2008. Canopy cover mediates interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of Ecology* **96**:103-113.
- NORGHAUER, J.M., NEWBERY, D.M., TEDERSOO, L. & CHUYONG, G.B. 2010. Do fungal pathogens drive density-dependent mortality in established seedlings of two dominant African rain-forest trees? *Journal of Tropical Ecology* **26**:293–301.
- PACKER, A. & CLAY, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in temperate tree. *Nature*. **404**: 278-281.
- PAINE, C.E.T. & BECK, H. 2007. Seed predation by Neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology* **88**(12):3076–3087.
- PEARSON, T.R.H, BURSLEM, D.F.R.P., GOERIZ, R.E. & DALLING, J.W. 2003. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* **137**:456-465.
- PINHEIRO, J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR D. & THE R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-97.

- PINHEIRO, J.C. & BATES, D.M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-plus*. New York: Springer.
- PIRES, L.A., CARDOSO, V.J.M., JOLY, C.A. & RODRIGUES, R.R. 2009. Germinação de *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (Pentaphylacaceae) de floresta de restinga. *Acta Botanica Brasilica* **23**(1): 57-66.
- POORTER, L. & ROSE, S.A. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* **142**:378–387.
- POORTER, L. 2011. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist* **169**(4):433-442.
- PRINGLE, E.G., ÁLVAREZ-LOAYZA, P. & TERBORGH, J. 2007. Seed characteristics and susceptibility to pathogen attack in tree seeds of the Peruvian Amazon. *Plant Ecology* **193**:211–222.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- SALGADO-LUARTE, C. & GIANOLI, E. 2011. Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology* **25**:492-499.
- SÁNCHEZ-GOMES, D., VALLADARES, F. & ZAVALA, M.A. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* **170**:795-806.
- SAVERIMUTTU, T. & WESTOBY, M. 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* **84**(5):681-689.
- SHMIDA, A., & WILSON, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* **12**(1):1-20.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* **19**(11):605-611.
- SINCLAIR, R.J. & HUGHES, L. 2010. Leaf miners: the hidden herbivores. *Austral Ecology* **35**:300-

- SOUZA, C.R.G. & LUNA, G.C. 2008. Unidades quaternárias e vegetação nativa de planície costeira e baixa encosta da Serra do Mar no litoral norte de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico* **29**(1/2):1-18.
- SUDING, K.N., GOLDBERG, D.E. & HARTMAN, K.H. 2003. Relationships among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology* **84**(1):1-16.
- SVENNING, J.C., ENGELBRECHT, B.M.J., KINNER, D.A., KURSAR, T.A., STALLARD, R.F. & WRIGHT, S.J. 2006. The relative roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology* **22**:575–586.
- SWAMY, V. & TERBORGH, J.W. 2010. Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* **98**:1096-1107.
- TILMAN, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* **58**(1):3-15.
- VALLADARES, F. & NIINEMETS, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **39**:237-257.
- WARREN, R.J. & BRADFORD, M.A. 2011. The shape of things to come: woodland herb niche contraction begins during recruitment in mesic forest microhabitat. *Proceedings of the Royal Society of London B* **278**:1390-1398.
- WEBB, C.O. & PEART, D.R. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of bornean rain forest trees. *Ecology* **80**(6):2006-2017.
- WEI, L.J. 1992. The accelerated failure time model: a useful alternative to the cox regression model in survival analysis. *Statistics in Medicine* **11**:1871-1879.
- WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**:1-14.

- WRIGHT, S.J., KITAJIMA, K., KRAFT, N.J.B., REICH, P.B., WRIGHT, I.J., BUNKER, D.E., CONDIT, R., DALLING, J.W., DAVIES, S.J., DÍAZ, S., ENGELBRECHT, B.M.J., HARMS, K.E., HUBBELL, S.P., MARKS, C.O., RUIZ-JAEN, M.C., SALVADOR, C.M. & ZANNE A.E. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* **91**(12):3664-3674.
- ZANGERL, A.R., HAMILTON, J.G., MILLER, T.J., CROFTS, A.R., OXBOROUGH, K., BERENBAUM, M.R. & LUCIA, E.H. 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* **99**(2):1088-1091.
- ZOBEL, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* **12**(7):266-269.
- ZUIDEMA, P.A., YAMADA, T., DURING, H.J., ITOH, A., YAMAKURA, T., OHKUBO, T., KANZAKI, M., TAN, S. & ASHTON, P.S. 2010. Recruitment subsidies support tree subpopulations in non-preferred tropical forest habitats. *Journal of Ecology* **98**: 636-644.
- ZUUR, A.F., IENO, E.N., WALKER, N.J., SAVELIEV, A.A. & SMITH, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer.

Capítulo 2

O tamanho de sementes na estruturação da comunidade arbórea adulta em florestas de restinga: atuação de filtro ambiental ou limitação de dispersão?

Capítulo 2

O tamanho de sementes na estruturação da comunidade arbórea adulta em florestas de restinga: atuação de filtro ambiental ou limitação de dispersão?

Daniela Zanelato, Adriana Maria Zanforlin Martini, Mariana Brando Balázs da Costa Faria e
Alexandre Adalardo de Oliveira

Resumo

O tamanho de sementes é compreendido como uma demanda conflitante entre a produção de muitas sementes pequenas ou poucas sementes grandes. Espécies de sementes maiores são mais tolerantes aos danos causados por herbivoria e ao sombreamento, enquanto espécies sementes menores atingem primeiramente locais vagos para regeneração, por serem melhor dispersas e produzidas em maiores quantidades. O presente estudo teve por objetivo investigar se as diferenças geradas pelo conflito entre tamanho e número de sementes durante a fase de regeneração mantêm-se até o estágio adulto e se estas diferenças ocorrem por meio da atuação do filtro ambiental luminosidade ou pela capacidade de dispersão diferenciada das espécies. Nosso modelo de estudo foram duas florestas de restinga que diferem quanto à abertura de dossel e quanto às idades de formação: a floresta de restinga alta (RA) é mais antiga e mais sombreada que a floresta de restinga baixa (RB). Através da chuva de sementes coletada ao longo de quatro anos, avaliamos as premissas, contidas em ambos os tipos modelos de que as espécies de sementes menores possuem maior capacidade de dispersão ativa e maior produção média de sementes. Comparamos o tamanho médio de sementes e as amplitudes de tamanho de semente dos indivíduos e das espécies presentes como indivíduos adultos nas duas florestas. Nossos resultados corroboraram a premissa de que há uma relação negativa entre a capacidade de dispersão das espécies e seus tamanhos de sementes. A relação entre produção média e tamanho de sementes apresentou um padrão triangular, ou seja, sementes pequenas podem ter valores de produções médias grandes ou pequenos, enquanto as de tamanho grandes apresentam apenas produções médias pequenas. Os tamanhos médios de sementes e as amplitudes de tamanhos de sementes das espécies presentes como indivíduos adultos foram maiores na RA, sugerindo que as diferenças ocorrem devido à capacidade de dispersão diferenciada das espécies, aliado às diferentes idades das florestas, e não devido à atuação do filtro ambiental de luminosidade. Além disso, a composição florística da RB está aninhada na da RA. Assim, propomos que a RB, sendo uma floresta mais recente, é composta principalmente por espécies de sementes pequenas, devido às suas maiores capacidade de dispersão e que a RA, sendo mais antiga, já foi colonizada por espécies de todos os tamanhos de sementes.

Abstract

The size of the seeds is considered a trade-off between large production of small seeds or the small production of big seeds. Species that produce bigger seeds are more resistant to the damages originated by herbivory and shading, while small-seeded species spread primarily over empty spaces of regeneration, since they are better dispersed and produced in greater quantities. The objective of this research was to investigate if the differences created by the conflict between the size and the number of seeds during the regeneration period keep on until the stage of adult plant and if those differences occur by the action of the environmental light filter or by the different dispersal capacity of the species. Our research models were two restinga's forests which differ on the canopy openness as well as on their ages: the tall restinga's forest (TRF) is the oldest and it is more shading than the short restinga's forest (SRF). Through the seed rain collected during four years, we evaluated the premise, contained in both model types, that the species of smaller seeds have greater capacity of active dispersal and higher average production. We compared the medium size of the seeds as well as the seed size range of individuals and of the species which were considered adult in both forests. Our results confirmed the premise that there is a negative relationship between the dispersal capacity of the species and the sizes of the seeds. The relationship between the average production and the size of the seeds presented a triangular pattern, or else, little seeds can have low or high production values, while those of big size provide only small average productions. The average size of seeds and the range of the sizes of seeds belonging to species present as adult plants were bigger in TRF, indicating that the differences occur due to the different dispersal capacity of the species along with the different ages of the forests, and not for the action of the environmental lighting filter. Besides this, the floristic composition of the SRF is nested in the TRF. Therefore, we assume that the SRF, which is a more recent forest, is composed mainly by species of small seeds, due to their bigger capacity of dispersal, and that the TRF, which is the oldest, was already colonized by species of all the sizes of seeds.

Introdução

A coexistência de diferentes espécies é uma das questões centrais dos estudos de ecologia (Wright 2002), sendo que os principais modelos utilizados para explicá-la baseiam-se no conceito de nicho ecológico (Silvertown 2004) e na atuação de filtros ecológicos (Keddy 1992, Díaz *et al.* 1998). A ideia de nicho ecológico supõe que as espécies diferem quanto às suas tolerâncias e necessidades (Silvertown 2004) e a de filtro ecológico supõe que tanto as condições ambientais quanto interações bióticas determinam (“filtram”) o estabelecimento dos organismos em diferentes situações (Keddy 1992, Díaz *et al.* 1998). Nestes modelos é importante a ideia de demandas conflitantes (*trade-offs*), que devem ocorrer quando características (genéticas, fisiológicas, morfológicas, comportamentais) que permitem a um organismo ser bem sucedido em uma determinada função ecológica, implicam que este mesmo organismo não possa ser bem sucedido no desempenho de outras funções (Chase & Leibold 2003, Kneitel & Chase 2004). Dito de outra forma, um organismo não pode ter ótimo desempenho em todas as situações ecológicas.

A coexistência das espécies em um determinado local pode ser influenciada não só pela atuação dos filtros ecológicos, mas também pela capacidade de dispersão das espécies (Levine & Murrell 2003, Myers & Harms 2009). Além das implicações relacionadas ao escape da mortalidade denso-dependente próximo à planta mãe (Howe & Miriti 2000), a capacidade de dispersão está inversamente relacionada à falha das espécies em atingir todos os locais propícios para regeneração (Nathan & Muller-Landau 2000, Münzbergová & Herben 2005). Assim, determinadas espécies podem não ocorrer em um habitat se os seus propágulos não puderem alcançá-lo, ainda que este habitat seja favorável para o estabelecimento das plântulas (Nathan & Muller-Landau 2000, Svenning & Wright 2005). A capacidade de dispersão das espécies pode ser influenciada por diversos fatores, como a produtividade dos indivíduos adultos, características dos frutos e sementes e, principalmente, a interação com os agentes dispersores (Nathan & Muller-Landau 2000, Terborgh *et al.* 2011)

O tamanho de sementes pode estar relacionado tanto com a atuação de filtros ecológicos quanto com as questões relacionadas à dispersão, pois tem sido associado, ao mesmo tempo, ao desempenho diferenciado das espécies durante a fase de regeneração e ao formato das curvas de dispersão das espécies (Leishman *et al.* 2000, Leishman 2001, Moles & Westoby 2004). O tamanho de sementes é compreendido como uma demanda conflitante entre a alocação de recursos na produção de muitas sementes pequenas ou poucas sementes grandes (Leishman 2001, Coomes & Grubb 2003). Espécies com sementes maiores apresentam vantagens durante a fase de estabelecimento, pois produzem plântulas maiores, que são mais competitivas em relação à vegetação já estabelecida (Reader 1993, Leishman 2001) e que atravessam com mais facilidade a serrapilheira (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Scarpa & Válio 2008, Kostel-Hughes *et al.* 2005). Além disso, são mais tolerantes ao sombreamento (Saverimuttu & Westoby 1996, Walters & Reich 2000, Poorter and Rose 2005, Khurana *et al.* 2006) e ao dano físico causado por herbivoria, devido à maior capacidade de rebrota (Armstrong & Westoby 1993, Harms & Dalling 1997, Mack 1998, Green & Juniper 2004). Por outro lado, sementes pequenas são produzidas em grandes quantidades e são mais facilmente transportadas, o que favorece o estabelecimento em locais vagos (Sorensen 1984, Venable & Brown 1988, Hegde *et al.* 1991, Greene & Johnson 1993, Bruun & Poschlod 2006, Soons *et al.* 2008, Obeso *et al.* 2011). Já a relação entre tamanho de sementes e outros fatores ambientais, como disponibilidade de água e nutrientes, é controversa e pouco consistente entre diferentes estudos (Leishman *et al.* 2000).

Estas observações levaram à elaboração da clássica demanda conflitante entre habilidade competitiva e de colonização (Tilman 1994, Rees 1995, Rees *et al.* 2001), na qual espécies de sementes grandes excluem as de sementes pequenas, e estas permanecem no sistema por alcançarem locais vagos de regeneração antes das de sementes grandes. Porém, a falta de evidências empíricas que demonstrassem que as espécies de sementes grandes são melhores competidoras (Coomes & Grubb 2003, Levine & Murrel 2003, Manning *et al.* 2009)

levou à elaboração de outro contexto teórico que busca explicar as consequências do investimento em tamanho ou número de sementes: a demanda conflitante entre tolerância e fecundidade (Muller-Landau 2010). Segundo esta demanda conflitante, os habitats de regeneração diferem quanto à intensidade de um tipo particular de estresse e as espécies diferem entre tolerar este estresse (pela produção de sementes grandes) ou serem muito fecundas (produzindo sementes pequenas). Assim, em ambientes de baixa intensidade de estresse, sementes de todos os tamanhos podem se estabelecer, enquanto em ambientes de alta intensidade de estresse, as espécies de sementes pequenas não são capazes de se estabelecer e as de tamanhos maiores dominam (Muller-Landau 2010). Nestes dois contextos teóricos (competição-colonização e tolerância-fecundidade) a importância da capacidade de dispersão diferenciada das espécies fica relegada a segundo plano, e a atuação dos filtros ecológicos tem destaque, pois a posição na hierarquia competitiva ou de tolerância é o principal determinante do estabelecimento. Por outro lado, se a principal consequência da demanda conflitante entre tamanho e número de sementes for a capacidade de dispersão diferenciada, as espécies de sementes pequenas devem se estabelecer primeiro, devido à maior capacidade de dispersão. Ao longo do tempo, as sementes de maiores tamanhos também atingem os locais de regeneração e se estabelecem com sucesso, sem excluir necessariamente as pequenas. Neste caso importa apenas o tempo que o local está disponível para colonização e a capacidade de dispersão das espécies (modelo dois de Connell & Slatyer 1977).

Se diferenças geradas pelo conflito entre tamanho e número de sementes durante a fase de estabelecimento são relevantes para a estruturação das comunidades adultas, é uma questão controversa (Moles & Westoby 2006). As pressões seletivas impostas pelos diversos fatores bióticos e abióticos que as plantas enfrentam ao longo do seu desenvolvimento ontogenético podem se sobrepor ao benefício que uma determinada característica traz durante a fase de estabelecimento (Comita *et al.* 2007), desacoplando a relação entre tamanho de sementes e os padrões da comunidade adulta. Porém, se as pressões seletivas durante a fase de

estabelecimento forem muito intensas, é possível que características dessa fase sejam determinantes para o entendimento dos padrões presentes nas comunidades adultas (Poorter 2007). Por exemplo, se o tamanho de semente estiver fortemente associado à tolerância à estresse e se essa associação se mantiver ao longo dos estádios ontogenéticos, comunidades sujeitas a maiores níveis de estresse tenderiam a possuir adultos com sementes maiores. Então, compreender quais fatores são responsáveis pela definição da amplitude de tamanho de sementes em uma comunidade pode ser importante para o entendimento da diversidade de espécies de plantas como um todo (Muller-Landau 2010).

No presente estudo, contrastamos duas fisionomias florestais que diferem quanto ao nível de estresse ambiental (disponibilidade de luz no estrato inferior) e quanto ao tempo de formação, para testar se as diferenças nas capacidades de dispersão e/ou a atuação de filtros ecológicos estão associadas à distribuição e frequência de tamanhos de sementes na comunidade. Inicialmente avaliamos a premissa, que é prevista por ambos os tipos de modelos, de que espécies que possuem sementes pequenas são melhor dispersas e produzidas em maiores quantidades devido a demanda conflitante entre tamanho e número de sementes. Mais especificamente pretendemos responder às seguintes questões em relação à chuva de sementes nesses ambientes: 1) O tamanho de semente está negativamente relacionado à capacidade de dispersão das espécies? Esperamos que as sementes pequenas sejam capazes de alcançar locais onde não há adultos co-específicos mais frequentemente que as espécies de sementes grandes. 2) A produção de sementes está relacionada ao tamanho de sementes? Esperamos que as sementes pequenas sejam produzidas em maiores quantidades.

Para investigar se a distribuição de tamanho de sementes na comunidade está relacionada a filtro ambiental ou a limitação na dispersão, levantamos a seguinte questão: 3) As duas florestas estudadas diferem quanto aos tamanhos de sementes das espécies presentes como indivíduos adultos? Esperamos que as florestas difiram quanto ao tamanho de sementes dos indivíduos adultos se, de fato, esta for uma característica importante para a estruturação

destas florestas. Se houver predomínio da atuação de filtros ecológicos, as espécies e os indivíduos de sementes grandes devem ser mais representados no ambiente mais estressante (mais sombreado) e a amplitude de tamanhos de sementes deve ser menor neste ambiente, uma vez que as espécies de sementes pequenas devem apresentar pior desempenho na sombra (Figura 1). Se a limitação na capacidade de dispersão for o processo predominante, esperamos que todos os tamanhos de sementes possam co-existir na floresta mais antiga, uma vez que dado tempo suficiente, tanto as sementes pequenas quanto as grandes teriam a oportunidade de chegar, e que na floresta mais recente predominem as sementes pequenas (melhores colonizadoras) (Figura 1).

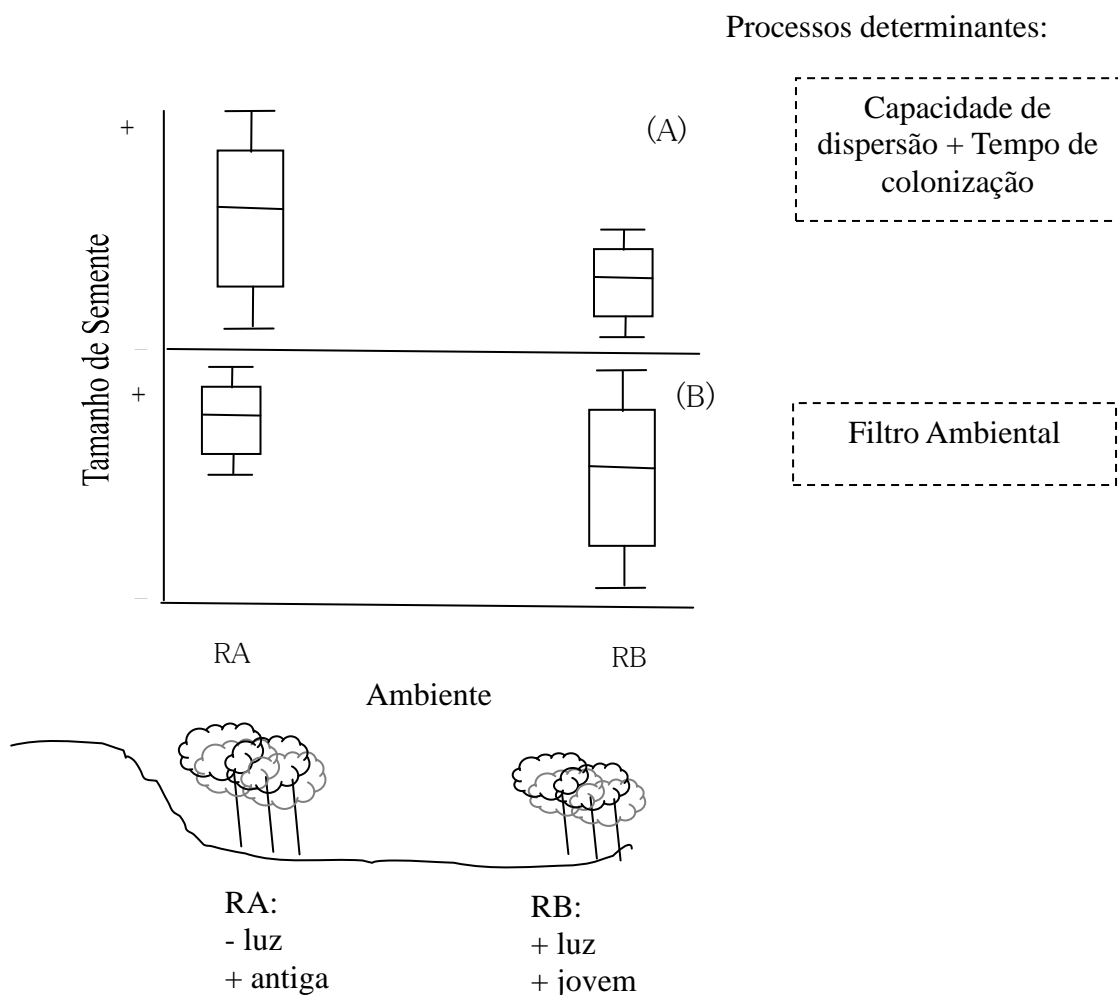


Figura 1: Modelo teórico das hipóteses testadas: (A) Se a capacidade de dispersão das espécies for o principal fator determinando o tamanho de sementes dos indivíduos adultos, esperamos que na floresta de restinga alta (RA), que é mais antiga, todos os tamanhos possam coexistir e que na floresta de

restinga baixa (RB), que é mais jovem, apenas as espécies de menores tamanhos de sementes já tenham se estabelecido; (B) Se o sombreamento for o principal filtro ambiental atuando sobre o estabelecimento das espécies, esperamos que na RA (floresta mais sombreada) predominem os indivíduos de maiores tamanhos de sementes, uma vez que os de menores tamanhos devem ser menos tolerantes ao sombreamento. Por outro lado, na RB (ambiente mais iluminado), todos os tamanhos de sementes podem coexistir.

Material e Métodos

Área de Estudo

Ver Área de Estudo da Introdução Geral, página 6.

Chuva de Sementes

Para avaliar se a capacidade de dispersão e a produção de sementes diferem entre espécies com diferentes tamanhos se sementes coletamos dados da chuva de sementes durante quatro anos (fevereiro de 2007 a março 2011) na floresta de restinga Alta (RA) e floresta de restinga baixa (RB) (ver *As Vegetações de Restinga*, na Introdução Geral). Para tanto, foram distribuídos 60 coletores entre as duas áreas de estudo (RA e RB), totalizando 30 coletores para cada tipo florestal de restinga. Os coletores são quadrados de 0,5 m² suspensos a 80 cm do solo, e foram construídos com estrutura em PVC e tela de nylon com malha de 1 mm. Em cada floresta os coletores foram instalados no centro de 30 parcelas de 20 x 20 m, sorteadas aleatoriamente.

A cada 30 dias, todo o material depositado nos coletores foi coletado e triado. Nos dois primeiros anos de coleta o material foi triado após ser seco (em estufa a uma temperatura de 60°C até peso constante), e os dois anos seguintes o material foi triado ainda fresco, logo após a coleta. Todos os frutos/sementes de espécies arbóreas com tamanho superior a 1 mm (tamanho da malha de nylon do coletor) encontrados nos coletores foram separados em morfoespécies, para posterior identificação, e para cada coletor foram anotados o número total de sementes para cada espécie coletada. Foram desconsiderados da amostra todos os

frutos/sementes predados e os frutos/sementes imaturos. Quando eram coletados frutos maduros inteiros, estes eram abertos e as sementes presentes em cada fruto eram somadas à contagem de sementes que caíram sem a presença de fruto.

Comunidade arbórea adulta

A caracterização da comunidade arbórea adulta da RA foi feita a partir dos dados previamente coletados na parcela permanente do PEIC, do Projeto Parcelas Permanentes de São Paulo (BIOTA – FAPESP) na qual essa floresta está localizada. Para a RB foram utilizados os dados de M.B.B.C. Faria et al. (dados não publicados). Nas três florestas foram identificados todos os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 5$ cm, nas mesmas parcelas de 20 x 20 m em que os coletores de chuva de sementes foram instalados.

Tamanho de Sementes

Utilizamos como medida de tamanho de semente o comprimento do maior eixo, medido em milímetros. As medidas foram obtidas e apenas para as espécies zoocóricas arbóreas presentes nos levantamentos da RA e RB (Anexo 1). Esta medida apresenta alta correlação com a massa das sementes zoocóricas ($r_{\text{Pearson}} = 0.75$, $p > 0.01$ Galleti *et al.* 2011).

Todas as análises foram realizadas apenas com as espécies arbóreas e zoocóricas presentes na chuva de sementes e na comunidade arbórea adulta, uma vez que as relações alométricas entre medidas de tamanho de sementes podem ser diferentes para espécies com outros tipos de dispersão (como anemocórica e autocóricas). Do total de 109 espécies observadas nas três florestas, apenas 18 não são zoocóricas (11 anemocóricas e sete autocóricas). Não foi possível encontrar o comprimento de sementes na literatura de apenas duas das espécies zoocóricas presentes na comunidade arbórea adulta (*Chionanthus filiformis* e *Styrax glaber*) e, portanto, estas espécies foram excluídas das análises que utilizam este dado. Estas duas espécies são bastante raras no presente estudo (até três indivíduos).

Análises Estatísticas

Sementes menores são melhor dispersas?

Para verificar se as sementes menores são melhor dispersas, fizemos uma regressão entre a proporção de sucessos de dispersão ativa e o tamanho de sementes, utilizando um modelo linear generalizado (GLM) com distribuição de erros binomial (Crawley 2007). Consideramos como dispersão ativa, o número de vezes que, ao final dos quatro anos de coleta, cada espécie chegou a uma determinada parcela em que adulto co-específico não ocorria, independentemente do número de sementes coletadas. O modelo GLM com distribuição binomial é apropriado para esta situação pois relaciona a proporção de sucessos com a variável preditora tamanho de sementes, balanceando pelo número total de casos (sucessos + falhas) (Crawley 2007). A significância da inclusão da variável preditora tamanho de sementes foi testada através do teste de razão de verossimilhança (*deviance test*), que compara as *residual deviance* dos modelos com e sem a variável preditora, utilizando distribuição Chi-quadrado (Crawley 2007). O valor de *deviance* mede a diferença de ajuste do modelo mais simples em relação ao modelo mais complexo (em termos de número de parâmetros), sendo equivalente ao teste de resíduos de variância da ANOVA para modelos generalizados. Quando a *residual deviance* é maior que o número de graus de liberdade é necessário ajustar os modelos com distribuição de erros quasi-binomial (Crawley 2007).

Caso seja observada uma relação negativa significativa entre a capacidade de dispersão ativa e o tamanho de sementes, a hipótese de tempo de colonização não pode ser descartada e então vamos verificar posteriormente se as espécies com maiores capacidades de dispersão ativa (acima 50%) são também as mais frequentes como adultos nas florestas estudadas, e principalmente, na floresta mais recente (RB).

Sementes menores são produzidas em maior quantidade?

Para testar se a produção de sementes é maior nas espécies com os menores tamanhos de sementes, fizemos uma regressão linear entre a produção média de sementes de cada

espécie e o tamanho de sementes. Consideramos como produção média de sementes a média do número médio de sementes produzidas por indivíduo por parcela. Além disso, testamos se a relação entre as variáveis apresenta um padrão triangular, conforme o teste apresentado em Guo (2000).

Realizamos estes testes considerando dois conjuntos de dados: o primeiro contém, para cada espécie, todas as parcelas em que havia pelo menos um indivíduo adulto, independentemente da quantidade de sementes capturadas. Já o segundo conjunto de dados, inclui apenas as espécies que, ao mesmo tempo, ocorreram como adultos e estiveram presentes na chuva de sementes em, no mínimo, quatro parcelas. O critério de seleção deste segundo conjunto de dados visa excluir as espécies que não frutificaram no período ou ocorreram muito raramente na chuva de sementes e, portanto, é uma estimativa mais conservadora da produção de sementes no período estudado.

Adultos diferem quanto ao tamanho de sementes?

Para testar se as florestas de RA e RB diferem quanto ao tamanho de sementes dos indivíduos adultos, comparamos a média do comprimento de sementes das duas florestas, tanto por número de indivíduos quanto por número de espécies. Realizamos testes de permutação (Manly 1997) para verificar se as médias dos comprimentos de sementes diferem entre as duas florestas. Utilizamos como estatística de interesse a diferença entre as médias observadas na RA e na RB. Os dados de tamanho de sementes foram então aleatorizados 10 mil vezes sem reposição entre as duas florestas, mantendo-se a estrutura dentro das parcelas e a estatística de interesse foi recalculada a cada aleatorização. O nível de significância do teste foi obtido dividindo-se o número de vezes em que o pseudo-valor foi maior ou igual ao valor da estatística de interesse observada, dividido pelo número de aleatorizações.

Utilizamos a diferença entre os quantis de 5% e 95% como medida de amplitude do tamanho de sementes dentro de cada floresta. Para testar se as amplitudes de tamanhos diferem entre RA e RB, realizamos testes de permutação (Manly 1997), sendo que a diferença

entre as amplitudes das duas florestas foi utilizada como estatística de interesse. Os dados de tamanho de sementes foram então aleatorizados 10 mil vezes sem reposição entre as duas florestas, mantendo-se a estrutura das parcelas e a estatística de interesse foi recalculada a cada aleatorização. O nível de significância do teste foi obtido dividindo-se o número de vezes em que o pseudo-valor foi maior ou igual ao valor da estatística de interesse observada, dividido pelo número de aleatorizações. Todas as análises citadas foram realizadas utilizando-se a linguagem R (R Development Core Team 2007).

Resultados

Sementes menores são melhor dispersas?

A relação entre proporção de eventos de dispersão ativa e o tamanho de sementes é significativamente negativa, tanto quando se considera o modelo GLM com distribuição binomial (inclinação= -0,13, $p < 0,01$) quanto quasi-binomial (inclinação= -0,13, $p = 0,04$) (Figura 2). Em ambos, o efeito da variável comprimento de semente é significativo (Tabela 1). Dentre as espécies com maior capacidade de dispersão ativa (acima de 50%), quatro delas são as mais frequentes (frequências acima de 80%) na comunidade adulta da RB e possuem sementes abaixo de 10 mm (Figura 3).

Tabela 1: Teste de razão de verossimilhança (*analysis of deviance*) para a relação entre proporção de eventos de dispersão ativa e o tamanho de sementes.

Distribuição de erros	Variáveis	DF	Deviance Residual	Deviance	p
Binomial	Modelo nulo			853,35	
	Comprimento sementes	1	90,35	763,01	<0,01
Quasi-binomial	Modelo nulo			853,35	
	Comprimento sementes	1	90,35	763,01	0.012

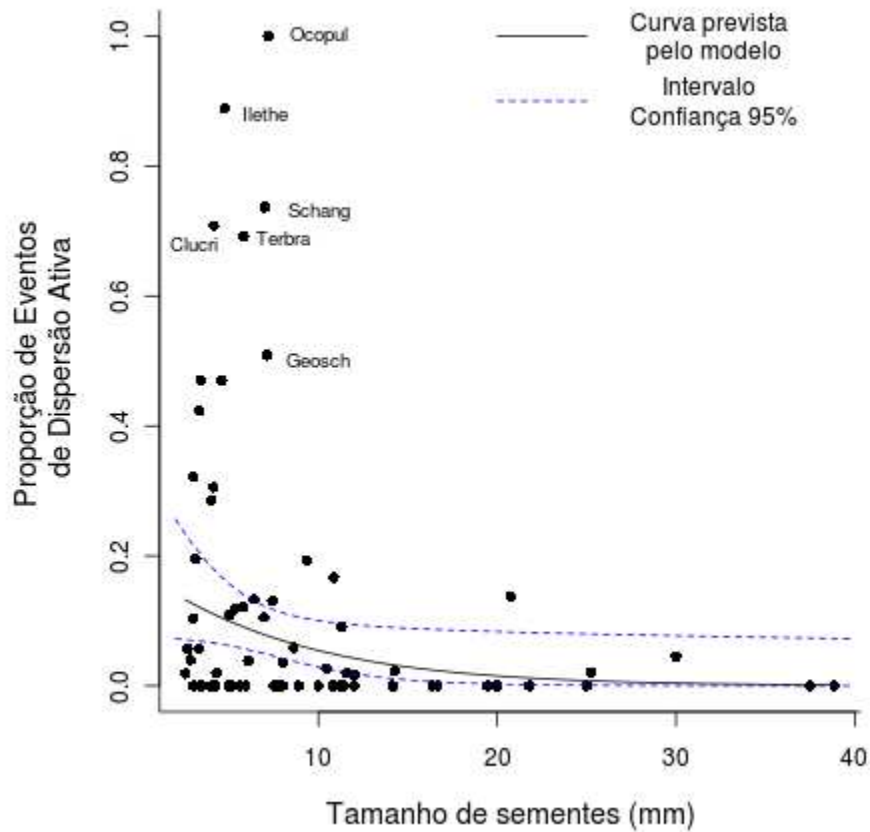


Figura 2: Relação entre a proporção de eventos de dispersão ativa e o tamanho de sementes. Cada ponto representa uma espécie. A proporção de eventos de dispersão ativa é o número de parcelas nas quais cada espécie ocorreu como sementes, mas não como adultos, dividido pelo número total de parcelas em que a espécie não ocorreu como indivíduo adulto. A linha contínua representa o modelo com distribuição de erros binomial (equação: $\ln(p/1-p) = -1,54 - 0,13 x$, onde $\ln(p/1-p)$ é o logit de p e p é a proporção de eventos de dispersão ativa) e as linhas tracejadas representam o intervalo de confiança dos valores previstos por este modelo. As seis espécies com maiores proporções de eventos de dispersão estão representadas pelos códigos: Ilethe (*Ilex theezans*), Schang (*Schefflera angustissima*), Clucri (*Clusia criuva*), Terbra (*Ternstroemia brasiliensis*) e Geosch (*Geonoma schottiana*).

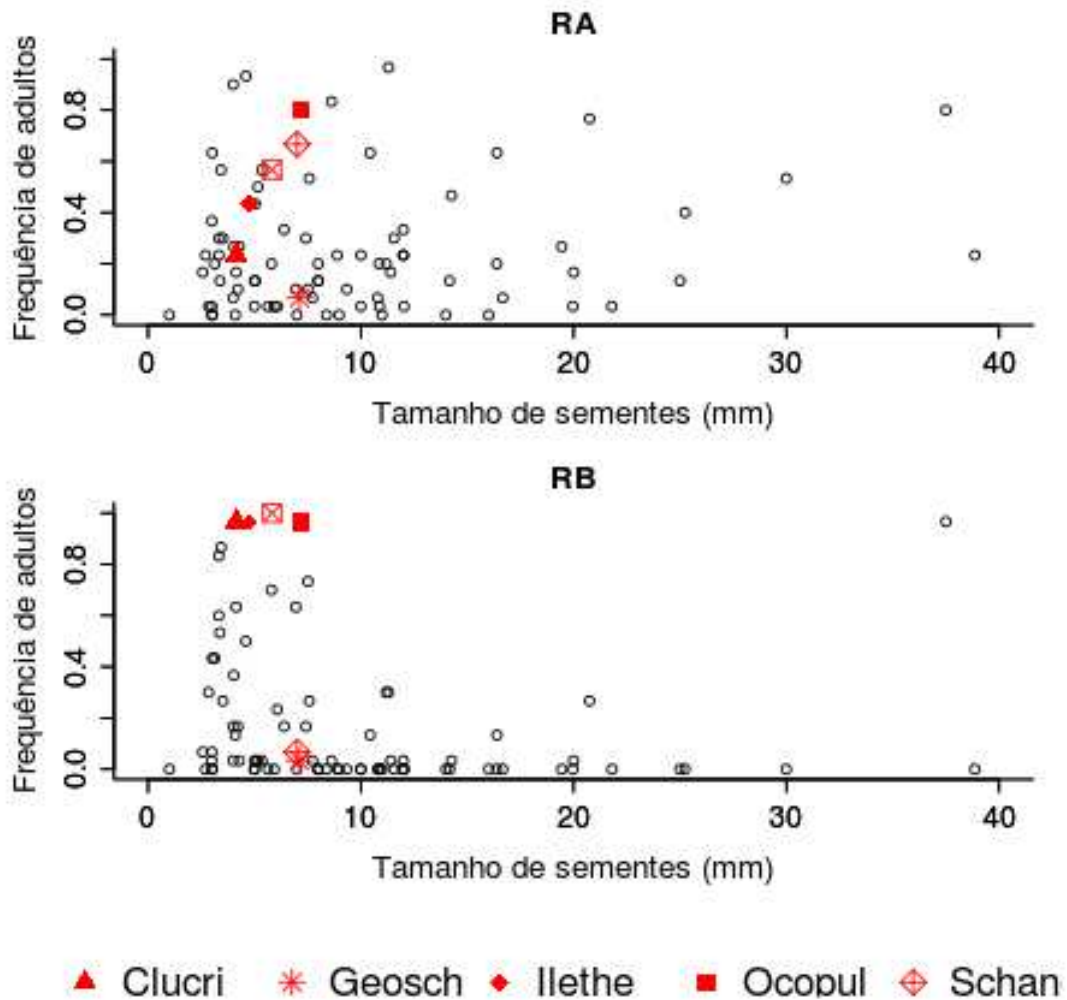


Figura 3: Relação entre frequência de parcelas ocupadas por indivíduos adultos de cada espécie e seu tamanho de sementes, nas duas florestas estudadas (RA: floresta de restinga alta; RB: floresta de restinga baixa). As espécies destacadas são as que apresentaram proporção de dispersão ativa maior que 0,5: Ilethe (*Ilex theezans*), Schang (*Schefflera angustissima*), Clucri (*Clusia criuva*), Terbra (*Ternstroemia brasiliensis*) e Geosch (*Geonoma schottiana*).

Sementes menores são produzidas em maior quantidade?

A produção média de sementes por indivíduo adulto não é linearmente relacionada com o tamanho de sementes, tanto quando se considera todas as espécies que ocorrem como adultos, quanto quando considera-se apenas as espécies que ocorreram como adultos e sementes em pelo menos 4 parcelas (Figura 4). Porém, nos dois casos a relação entre as duas variáveis também apresentou padrão consistentemente triangular (Figura 4). Desta forma, as espécies de sementes pequenas podem apresentar grande amplitude de valores de produções médias de sementes, enquanto as de sementes grandes sempre apresentam valores de produções médias baixos. Comparando-se as figuras 4A e 4B é possível notar que muitas

espécies acima de 10 mm não foram coletadas na chuva de sementes ou foram coletadas muito raramente, pois apenas cinco espécies com sementes acima de 10 mm permanecem na análise quando se aplica o critério de aparecem como adulto e semente ao mesmo tempo em no mínimo 4 parcelas.

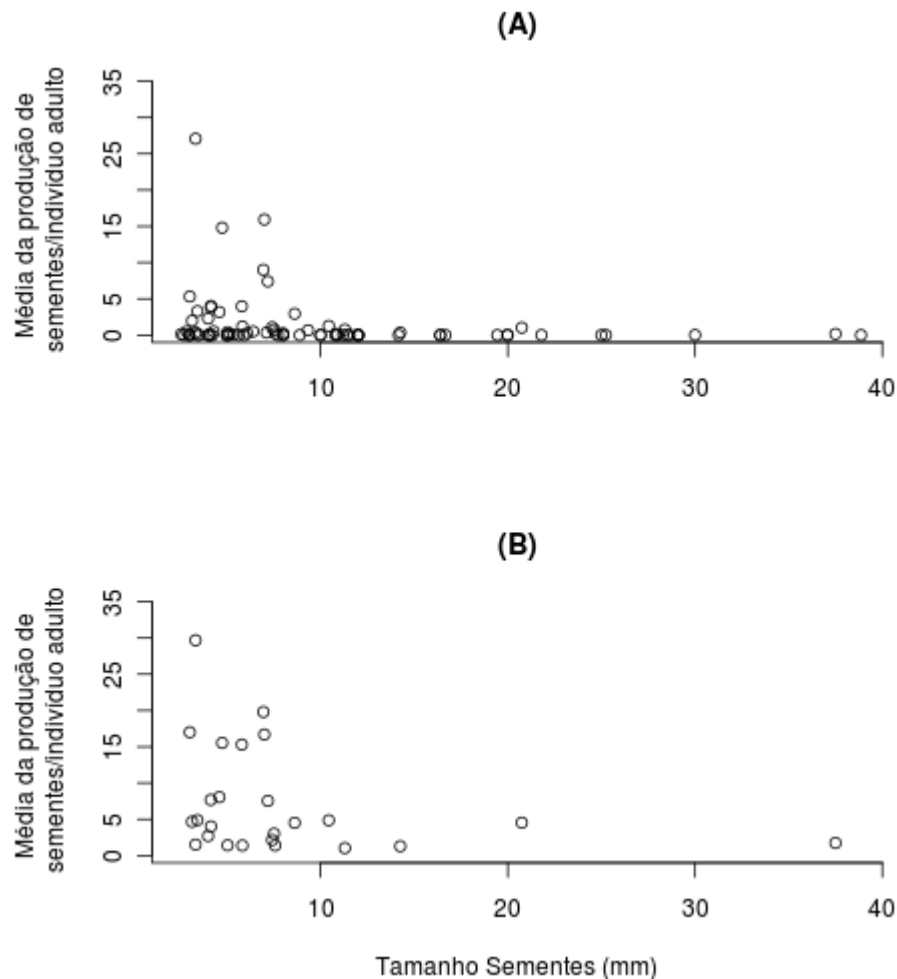


Figura 4: Relação entre a produção média de sementes de cada espécie e o tamanho de sementes para: (A) todas as espécies com pelo menos um indivíduo adulto, independentemente do número de sementes; (B) apenas as espécies que ocorreram ao mesmo tempo como indivíduos adultos e como sementes na chuva de sementes em pelo menos quatro parcelas. Em ambas as situações as relações não são lineares (A: $p=0,07$; B: $p=0,17$), mas são consistentemente triangulares (A: $p=0,052$; B: $p=0,048$).

Adultos diferem quanto ao tamanho de sementes?

Os tamanhos médios de sementes dos indivíduos adultos presentes na comunidade

arbórea da RA são significativamente maiores que os da RB ($p < 0,01$). O mesmo padrão foi observado quando considerado o tamanho médio das sementes em função do número de espécies ($p < 0,01$) (Figura 5). A amplitude de tamanhos de sementes não difere entre RA e RB quando se considera o número de indivíduos (Ampl. RA= 26,67; Ampl. RB= 17,42; dif=9,25, $p=0.065$), mas difere significativamente quando considera-se o número de espécies (Ampl. RA=22,06 ; Ampl. RB= 15,64 ; dif.= 6,32; $p < 0,01$). Em relação à composição florística, as espécies da RB ocorrem como um subconjunto das presentes na RA, pois praticamente todas as espécies (exceto duas) da RB ocorrem também na RA (Figura 6).

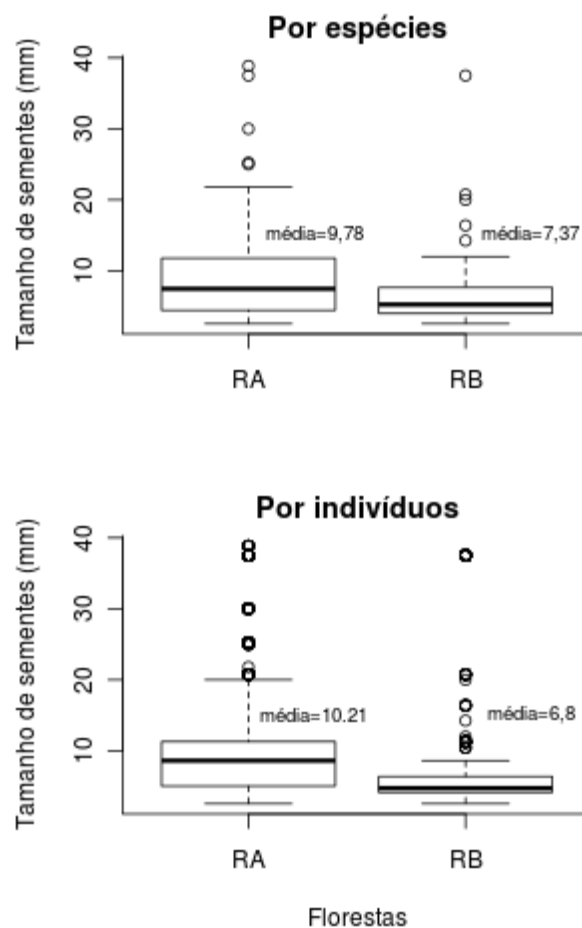


Figura 5: Box-plot dos tamanhos de sementes da comunidade arbórea adulta, por número de indivíduos e por número de espécies, para as duas florestas estudadas (RA: floresta de restinga alta e RB: floresta de restinga baixa). Caixas contêm os valores entre os quantis de 25 e 75%, as linhas centrais representam as medianas e as barras verticais estendendem-se até os valores máximos ou até 1,5 vezes o intervalo inter-quantil (o que for menor). Pontos maiores que 1,5 vezes os intervalos inter-quantis acima do terceiro quantil ou abaixo do primeiro quantil são considerados outliers.

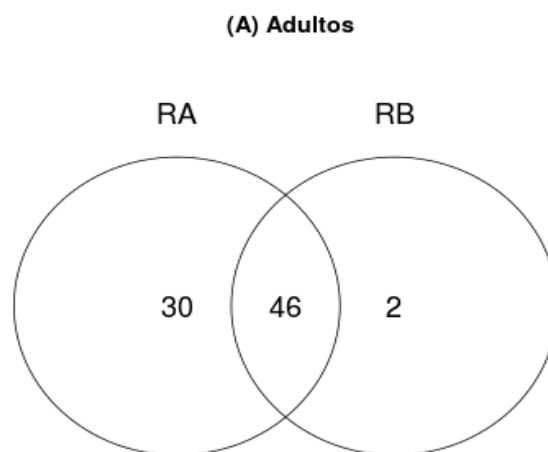


Figura 6: Diagrama de Venn da composição florística das espécies presentes nas RA (floresta de restinga alta) e RB (floresta de restinga baixa) como indivíduos adultos (total = 78 espécies).

Discussão

Nossos dados corroboram a previsão levantada a partir da demanda conflitante entre tamanho e número de sementes de que a capacidade de dispersão das espécies diminui com o tamanho de sementes. Nossa estimativa da capacidade dispersão das espécies é conservadora, pois parcelas em que há adultos de uma dada espécie podem atrair animais que trazem sementes desta mesma espécie, porém provenientes de outros indivíduos distantes (Takahashi & Kamitani 2004). Este fato apenas reforça os resultados obtidos, pois mesmo excluindo a possibilidade de chegada de sementes de indivíduos distante em parcelas nas quais há adultos de cada espécie já estabelecidos, foi possível observar relação negativa entre capacidade de dispersão e tamanho de sementes. Ainda que a relação entre produção média de sementes e o tamanho de sementes das espécies não tenha sido linear, apresentou um padrão triangular, de modo que as espécies com os maiores tamanhos de sementes apresentam sempre menores produções médias. Além disso, as comunidades adultas das duas florestas estudadas diferiram em relação aos seus tamanhos de sementes e a diferença ocorreu em uma direção que sugere que a chegada diferencial de sementes é mantida ao longo da ontogenia. Assim, a capacidade de dispersão diferenciada das espécies, aliada às idades diferentes das florestas, e não o filtro ambiental de luminosidade, deve ser o principal fator determinando a diversidade de

tamanhos de sementes dos indivíduos adultos nas florestas estudadas.

Apesar da relação negativa encontrada entre a capacidade de dispersão ativa e o tamanho das sementes, muitas espécies apresentaram valores de capacidade de dispersão muito diferentes (maiores ou menores) em relação aos valores previstos pelo modelo utilizado, especialmente nas menores classes de tamanho. Isso indica que o tamanho de sementes pode não ser o único fator afetando a capacidade de dispersão das espécies, e que outros fatores não incluídos no presente estudo devem ser relevantes. Por exemplo, a capacidade de dispersão das espécies zoocóricas deve ser influenciada pela atividade e pelas preferências dos animais dispersores (Clark *et al.* 2001, Levey & Benkman 1999, Fuentes 2000, Galetti *et al.* 2011), que por sua vez podem ser determinadas pelas características dos frutos, como tamanho (Martínez *et al.* 2007, Flörchinger *et al.* 2010), composição nutricional e de compostos de defesa (Schaefer *et al.* 2003, Cazetta *et al.* 2008) e coloração (Cazetta *et al.* 2009, 2012). Além disso, a densidade de adultos frutificando em uma determinada área pode influenciar os padrões de preferência dos frugívoros (Morales *et al.* 2012).

Pode ocorrer ainda interação entre o tamanho das sementes ingeridas e os padrões espaciais de locomoção dos dispersores, pois sementes menores tendem a permanecer por mais tempo no trato digestivo dos animais e assim podem ser dispersas longe da planta-mãe, nas áreas de descanso dos dispersores (Clark *et al.* 2004, Obeso *et al.* 2011). Já as sementes de tamanho médio são mais provavelmente regurgitadas (Sorensen 1984) e dessa forma dispersas mais próximas à planta-mãe, o que diminui as chances de alcançar um local favorável ao estabelecimento (Satterthwaite 2007). Por fim, a capacidade de dispersão pode estar mais correlacionada com outros componentes da história de vida do que com o tamanho de sementes, por exemplo, com a altura das plantas (Thomson *et al.* 2011). Isso pode ocorrer porque árvores maiores tendem a terem copas maiores e, portanto, maiores produções anuais de frutos, além de apresentarem maiores períodos de vida reprodutiva (Moles *et al.* 2004, Moles & Westoby 2004). Dessa forma, uma espécie com sementes maiores, mas cuja copa

dos indivíduos adultos é grande, poderia apresentar uma capacidade de dispersão mais alta que o esperado para aquele tamanho de semente.

Em ambas as florestas estudadas houve predomínio na comunidade arbórea adulta de espécies pertencentes às menores classes de tamanho de semente. Este parece ser um padrão recorrente na floresta Atlântica brasileira, da qual as florestas de RA e RB estudadas também fazem parte. Tabarelli e Peres (2002), em um estudo que incluiu seis cronossequências (conjunto de locais cujo solo é formado pelo mesmo tipo de material, mas diferem quanto ao tempo de formação e seguem uma mesma trajetória sucessional (Walker *et al.* 2010)) na floresta Atlântica, verificaram que entre as espécies zoocóricas houve predomínio de adultos com sementes de até 16 mm em todas as florestas estudadas, independentemente da idade. Além disso, sementes pequenas podem ser ingeridas e defecadas por uma grande variedade de dispersores, enquanto as sementes grandes dependem de dispersores com maiores tamanhos corporais, em geral menos abundantes e mais ameaçados por pressões antrópicas (Silva & Tabarelli 2000, Holbrook & Loiselle 2009). Soma-se ainda o fato das sementes grandes representarem maiores fontes de alimentos, e por isso serem preferencialmente predadas (Celiz-Diez *et al.* 2004). Desta forma, possuir sementes relativamente pequenas deve ser uma característica vantajosa evolutivamente, o que pode explicar a abundância de espécies com esta característica em diferentes florestas. Por outro lado, o maior número de espécies com sementes pequenas pode refletir apenas a história evolutiva das espécies, uma vez que alguns estudos indicam que tamanho de sementes é uma característica bem conservada filogeneticamente (Moles *et al.* 2005, Norden *et al.* 2007).

Por fim, propomos que uma explicação plausível para a maior concentração de espécies com sementes de menores tamanhos na RB em relação à RA é que estas florestas formam um tipo de cronossequência natural, e o principal fator determinando a distribuição de tamanhos de sementes das plantas estabelecidas é a capacidade de dispersão diferenciada das espécies. Desta forma, a RB, sendo uma vegetação mais recente (i.e. estabelecida sobre

um substrato geologicamente mais recente) que a RA (Souza & Luna 2008), as espécies de sementes pequenas devem dominar neste ambiente por serem mais hábeis na colonização. Por outro lado, as espécies de sementes grandes ainda não devem ter chegado em quantidade suficiente para se estabelecer na RB. Estudos de sucessão ecológica em vegetações com diferentes idades após distúrbio, apesar de não cobrirem períodos de tempo tão amplos quanto os exigidos no processo de sucessão das restingas, dão um indicativo adicional a essa hipótese, pois a proporção de indivíduos com maiores tamanhos de sementes aumenta com a idade das florestas (Tabarelli & Peres 2002, Douma *et al.* 2012).

Se a nossa explicação de cronossequência estiver correta, esperaríamos que a floresta de encosta, por estar localizada nas áreas geologicamente mais antigas, possa ser considerada a fonte de espécies para colonização de ambas florestas de restinga (Lima *et al.* 2011, Marques *et al.* 2011) e assim atuar como um pool regional de espécies. Então, devemos esperar que a floresta de encosta possua maior concentração de espécies com tamanhos de sementes grandes em relação à floresta de restinga alta, bem como maior amplitude de tamanho de sementes. Para verificar se esta suposição é coerente, fizemos uma inspeção visual da distribuição de tamanhos de sementes das espécies zoocóricas identificadas na floresta de encosta (Melo 2000) localizada a cerca de 3 km de distância da RA e RB do presente estudo, na mesma ilha (Figura 7). Como ainda faltam dados de tamanho de sementes de 18 espécies da encosta (n=97), que não foram encontrados na literatura, e como nossos métodos de amostragem são diferentes, não é possível afirmar que estas diferenças são significativas. Porém é possível notar que os dados são coerentes com nossa hipótese da capacidade de dispersão diferenciada. Além disso, um outro fato que reforça nossa hipótese de dispersão limitada é que, ao analisar a composição das espécies presentes nas RA e RB, das 48 espécies presentes na RB, 46 estão também presentes na RA, ou seja, a composição da RB está aninhada com a RA (Figura 6).

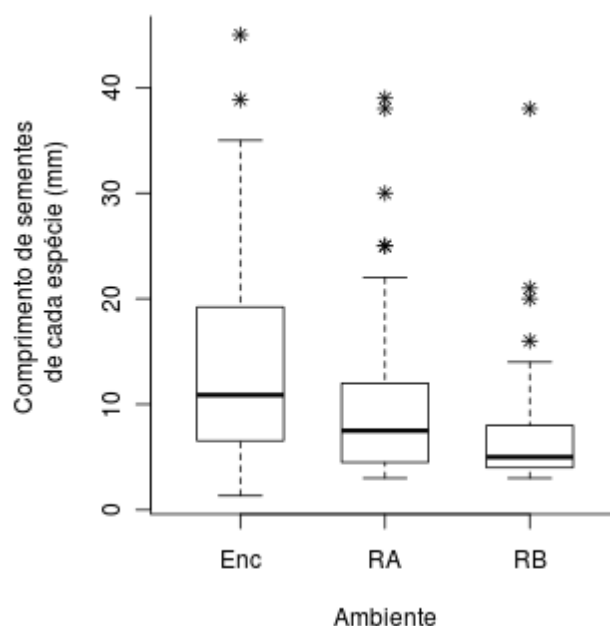


Figura 7: Box-plot do comprimento de semente (mm) das espécies presentes como indivíduos adultos na floresta de encosta (Enc, n= 97), na restinga alta (RA, n= 76) e na restinga baixa (RB, n=48). Dados de composição de espécies da floresta de encosta obtidos de Melo (2000). Caixas contêm os valores entre os quantis de 25 e 75%, as linhas centrais representam as medianas e as barras verticais estendem-se até os valores máximos ou até 1,5 vezes o intervalo inter-quantil (o que for menor). Pontos maiores que 1,5 vezes os intervalos inter-quantis acima do terceiro quantil ou abaixo do primeiro quantil são considerados *outliers*.

Sementes grandes na RB

Na RB, apesar da concentração das espécies nas classes de menores tamanhos de sementes, há algumas poucas espécies com sementes relativamente grandes (acima de 20 mm) já estabelecidas como indivíduos adultos. Nossa hipótese de capacidade de dispersão diferenciada baseia-se na ideia de que as sementes de tamanhos menores são mais hábeis na colonização de áreas distantes, por serem melhor dispersas (Bruun & Poschlod 2006, Soons *et al.* 2008). Entretanto, as duas espécies com sementes acima de 20 mm que aparecem como adultos na RB, *Andira anthelmia* (sexta espécie mais abundante na RB) e *Callophylum brasiliensis* (poucos indivíduos estabelecidos), podem já ter se estabelecido nesta floresta por produzirem grandes quantidades de sementes em eventos reprodutivos irregulares (Fischer & Santos 2001, Armelin 2005). Além disso, as sementes destas duas espécies são dispersas por

morcegos (Lorenzi 2002, Marques & Fischer 2009). Este tipo de dispersor é reconhecido por aumentar a taxa de germinação das sementes devido à remoção da polpa dos frutos (Marques & Fischer 2009), e também por espalhar as sementes ao defecar durante o vôo ou ao derrubar frutos acidentalmente durante o transporte para seus poleiros (Fleming & Heithaus 1981). Assim, estas duas características (reprodução irregular abundante e dispersão por morcegos) pode ter favorecido a ocupação da RB por estas duas espécies de sementes grandes.

Estudos futuros

Se nossa hipótese de que a diversidade de tamanhos de sementes é mantida pela capacidade de dispersão diferenciada das espécies, aliada às idades das florestas, estiver correta, esperamos que na floresta mais jovem (RB) a comunidade de plântulas/juvenis arbóreas já estabelecidos seja formada predominantemente por espécies de sementes pequenas, e que na floresta mais antiga (RA) coexistam plântulas de todos os tamanhos de sementes. Se o filtro ambiental da luminosidade for mais importante, esperaríamos o padrão oposto: plântulas de todos os tamanhos na RB e plântulas de sementes pequenas encontradas em menor proporção na RA (em função do sombreamento implicando em pior desempenho das espécies de sementes pequenas).

Além disso, experimentos em campo que acompanhem a sobrevivência das sementes e o desempenho das plântulas nos primeiros meses de vida podem ajudar a diferenciar entre as duas hipóteses. Um dos principais mecanismos pelo qual o filtro ambiental luminosidade deve desfavorecer o estabelecimento das sementes pequenas na sombra é pela atuação de patógenos provenientes do solo (ver Capítulo 3). Assim, se a hipótese de filtro ambiental for correta, esperamos que nos primeiros meses de vida as plântulas de espécies sementes pequenas apresentem pior desempenho na RA. Por outro lado, se a luminosidade não for um fator importante, esperamos que não ocorra desempenho diferenciado das espécies de sementes pequenas entre RA e RB e que a mortalidade por patógenos do solo não seja a

principal causa de mortalidade das plântulas (ver Capítulo 1).

Por fim, existe a possibilidade de que as espécies de sementes grandes não sejam abundantes na RB por terem pior desempenho nesta floresta, o que não está previsto em nenhuma das hipóteses levantadas inicialmente. Para excluir esta possibilidade, experimentos em campo podem comparar o desempenho das plântulas de sementes grandes na RA e na RB. Se a nossa hipótese de cronossequência estiver correta, plântulas de sementes grandes devem ter bom desempenho na RB, pois só não ocorreriam nesta floresta porque ainda não houve tempo suficiente para alcançarem e se estabelecerem nesta floresta. Dessa forma, conforme sugerido por Münzbergová & Herben (2005) experimentos de adição seriam os mais adequados para avaliar se está ocorrendo limitação de dispersão ou dificuldade de estabelecimento.

Conclusões

Os padrões apresentados no presente estudo sugerem que o tamanho de sementes das espécies presentes nestas florestas de restinga seja determinado principalmente pelas diferenças quanto à habilidade de dispersão das sementes de diferentes tamanhos associado às diferenças de idade das florestas. Esta idéia é semelhante ao segundo modelo proposto por Connell & Slatyer (1977), no qual as espécies colonizadoras não afetam o recrutamento nem o desempenho dos colonizadores mais tardias. Neste modelo, as espécies tardias só ocorrem depois das iniciais porque se dispersam e crescem mais lentamente. Porém, é provável que este modelo de sucessão se aplique, no caso das florestas de restinga, apenas aos estágios mais tardios de sucessão. Durante a sucessão primária das áreas de restinga, quando as condições ambientais nas dunas são extremas (alta salinidade, alta insolação, baixo teor de matéria orgânica), é provável que se aplique melhor o primeiro modelo proposto por Connell & Slatyer (1977), que chamam de facilitação. Neste caso, as espécies colonizadoras modificam as condições ambientais, de modo que criam condições para o estabelecimento das espécies tardias. Portanto, para compreender como se dá a sucessão ecológica das formações de

restinga é necessário incluir também as formações não florestais, pois os processos que atuam durante estas fases podem ser diferentes dos que atuam nas áreas que já apresentam formações florestais. Compreender como ocorre a sucessão ecológica deve ser importante para orientar projetos de restauração (Prach & Walker 2011), através das escolha das espécies utilizadas e das técnicas de intervenção aplicadas, especialmente para as formações de restinga para as quais estudos de restauração são raros (Zamith & Scarano 2006).

Referências Bibliográficas

- ARMELIN, R.S. 2005. *Demography, phenology and sex of Calophyllum brasiliense (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest*. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- ARMSTRONG, D.P. & WESTOBY, M. 1993. Seedlings from large seeds tolerated defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology* **74**(4):1092-1100.
- BRUUN, H.H. & POSCHLOD, P. 2006. Why are small seeds dispersed through animal guts: large numbers or seed size per se? *Oikos* **113**: 402-411.
- CAZETTA, E., GALETTI, M., REZENDE, E.L. & SCHAEFER, H.M. 2012. On the reliability of visual communication in vertebrate-dispersed fruits. *Journal of Ecology* **100**:277-286.
- CAZETTA, E., SCHAEFER, H.M. & GALETTI, M. 2008. Does attraction to frugivores or defense against pathogens shape fruit pulp composition? *Oecologia* **155**:277-286.
- CAZETTA, E., SCHAEFER, H.M. & GALETTI, M. 2009. Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. *Evolutionary Ecology* **23**:233-244.
- CELIS-DIEZ, J.L., BUSTAMANTE, R.O. & VÁSQUEZ, R.A. 2004. Assessing frequency-dependent seed size selection: a field experiment. *Biological Journal of Linnean Society* **81**:307-312.
- CHASE, J.M. & LEIBOLD, M.A. 2003. *Ecological niches linking classical and contemporary approaches*. Chicago: University of Chicago Press.
- CLARK, C.J., POULSEN, J.R. & PARKER, V.T. 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* **33**(4):606-620.

- CLARK, C.J., POULSEN, J.R., CONNOR, E.F. & PARKER, V.T. 2004. Fruiting trees as dispersal foci in a semi-deciduous tropical forest. *Oecologia* **139**:66–75.
- CLARK, C.J., POULSEN, J.R., LEVEY, D.J. & OSENBURG, C.W. 2007. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *The American Naturalist* **170**(1):128-142.
- COMITA, L.S., CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* **95**:482–492.
- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* **111**(982):1119-1144.
- COOMES, D.A. & GRUBB, P.J. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* **18**(6):283-291.
- CRAWLEY, M.J. 2007. *The R book*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
- DÍAZ, S., CABIDO, M. & CASANOVES, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**:113-122.
- DOUMA, J.C., HAAN, M.W.A., AERTS, R., WITTE, J.M., BODEGOM, P.M. 2012. Succession-induced trait shifts across a wide range of NW European ecosystems are driven by light and modulated by initial abiotic conditions. *Journal of Ecology* **100**:366–380.
- FARIA, M.B.B.C. 2008. *Diversidade e regeneração natural de árvores em Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- FISCHER, E. & SANTOS, F.A.M. 2001. Demography, phenology and sex of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae) trees in the Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* **17**:903-909.
- FLEMING, T.H. & HEITHAUS, E.R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* **13**(2):45-53.
- FLÖRCHINGER, M., BRAUN, J., BÖHNING-GAESE, K. & SCHAEFER, H.M. 2010. Fruit size,

- crop mass and plant height explain differential fruit choice of primates and birds. *Oecologia* **164**:151-161.
- FUENTES, M. 2000. Frugivory, seed dispersal and plant community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **15**(12):487-488.
- GALLETI, M., PIZO, M.A. & MORELLATO, L.P.C. 2011. Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. *Biota Neotropica* **11**(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1/en/abstract?article+bn02811012011>.
- GREEN, P.T. & JUNIPER, P.A. 2004. Seed mass, seedling herbivory and the reserve effect in tropical rainforest seedlings. *Functional Ecology* **18**:539-547.
- GREENE, D.F. & JOHNSON, E.A. 1993. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos* **67**(1):69-74.
- GUO, Q., BROWN, J.H., VALONE, T.J. & KACHMAN, S.D. 2000. Constraints of Seed Size on Plant Distribution and Abundance. *Ecology* **81**(8):2149–2155.
- HARMS, K.E. & DALLING, J.W. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* **13**(4):617-621.
- HEGDE, S.G., SHAANKER, R.U. & GANESHAIAH, K.N. 1991. Evolution of seed size in the bird-dispersed tree *Santalum album* L. A trade off between seedling establishment and dispersal efficiency. *Evolutionary Trends in Plants* **5**(2):131-135.
- HOLBROOK, K.M. & LOISELLE, B.A. 2009. Dispersal in a neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology* **90**(6):1449–1455.
- HOWE, H.F. & MIRITI, M.N. 2000. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution* **15**(11):434-436.
- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**:157-164.

- KHURANA, E., SAGAR, R. & SINGH, J. 2006. Seed size: a key trait determining species distribution and diversity of dry tropical forest in northern India. *Acta Oecologica* **29**:196-204.
- KNEITEL, J.M. & CHASE, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* **7**:69-80.
- KOSTEL-HUGHES, F., YOUNG, T.P. & WEHR, J.D. 2005. Effects of leaf litter depth on the emergence and seedling growth of deciduous forest tree species in relation to seed size. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **132**(1):50-61.
- LEISHMAN, M.R. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* **93**: 294-302.
- LEISHMAN, M.R., WRUGHT, I.J., MOLES, A.T. & WESTOBY, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M. (Ed.). *The ecology of regeneration in plant communities*. New York: CABI Publishing.
- LEVEY, D.J. & BENKMAN, C.W. 1999. Fruit–seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. *Trends in Ecology and Evolution* **98**:41-43.
- LEVINE, J.M. & MURRELL, D.J. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **34**:549-574.
- LIMA, R.A.F., OLIVEIRA, A.A., MARTINI, A.M.Z., SAMPAIO, D., SOUZA, V.C. & RODRIGUES, R.R. 2011. Structure, diversity, and spatial patterns in a permanent plot of a high *Restinga* forest in southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasílica* **25**(3): 633-645.
- LORENZI, H. 2002. *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Volume 1. São Paulo: Instituto Plantarum.
- MACK, A.L. 1998. An advantage of large seed size: tolerating rather than succumbing to seed predators. *Biotropica* **30**(4):604-608.
- MANLY, B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. New York: Chapman & Hall.
- MANNING, P., HOUSTON, K. & EVANS, T. 2009. Shifts in seed size across experimental nitrogen

- enrichment and plant density gradients. *Basic and Applied Ecology* **10**:300-308.
- MARQUES, M.C.M. & FISCHER, E. 2009. Effect of bats on seed distribution and germination of *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae). *Ecotropica* **15**(1-2):1-6.
- MARQUES, M.C.M., SWAINE, M.D. & LIEBSCH, D. 2011. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* **20**:153–168.
- MARTÍNEZ, I., GARCÍA, D. & OBESO, J.R. 2007. Allometric allocation in fruit and seed packaging conditions the conflict among selective pressures on seed size. *Evolutionary Ecology* **21**:517–533.
- MELO, M.M.R.F. 2000. *Demografia de árvores em floresta pluvial tropical atlântica, Ilha do Cardoso, SP, Brasil*. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- MOLES, A.T. & WESTOBY, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* **92**:372-383.
- MOLES, A.T. & WESTOBY, M. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* **113**:91:105
- MOLES, A.T., ACKERLY, D.D., WEBB, C.O., TWEDDLE, J.C., DICKIE, J.B., PITMAN, A.J. & WESTOBY, M. 2005. Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* **102**(30):10540-10544.
- MOLES, A.T., FALSTER, D.S., LEISHMAN, M.R. & WESTOBY, M. 2004. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology* **92**:384- 396.
- MORALES, J.M., RIVAROLA, M.D., AMICO, G. & CARLO, T.A. 2012. Neighborhood effects on seed dispersal by frugivores: testing theory with a mistletoe–marsupial system in Patagonia. *Ecology* **93**(4):741-748.
- MULLER-LANDAU, H.C. 2010. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* **107**(9):4242-4247.
- MÜNZBERGOVÁ, Z. & HERBEN, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia* **145**:1-8.

- MYERS, J.A. & HARMS, K.E. 2009. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters* **12**:1250-1260.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **15**(7):278-285.
- NORDEN, N., CHAVE, J., CAUBÈRE, A., CHÂTELET, P., FERRONI, N., FORGET, P. & THÉBAUD, C. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival ? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology* **95**:507-516.
- OBESO, J.R., MARTÍNEZ, I. & GARCÍA, D. 2011. Seed size is heterogeneously distributed among destination habitats in animal dispersed plants. *Basic and Applied Ecology* **12**:134-140.
- PRACH, K. & WALKER, L.R. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution* **26**(3):119-123.
- POORTER, L. & ROSE, S.A. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* **142**:378-387.
- POORTER, L. 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist* **169**(4):433-442.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- READER, R.J. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* **81**(1):169-175.
- REES, M. 1995. Community structure in sand dune annuals: is seed weight a key quantity? *Journal of Ecology* **83**:857-863.
- REES, M., CONDIT, R., CRAWLEY, M., PACALA, S. & TILMAN, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* **293**:650-655.
- SATTHELTHWAITE, W.H. 2007. The importance of dispersal in determining seed versus safe site

- limitation of plant populations. *Plant Ecology* **193**:113-130.
- SAVERIMUTTU, T. & WESTOBY, M. 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* **84**(5):681-689.
- SCARPA, F.M. & VÁLIO, I.F.M. 2008. Relationship between seed size and litter effects on early seedling establishment of 15 tropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* **24**:569-573.
- SCHAEFER, H.M., SCHMIDT, V. & WINKLER, H. 2003. Testing the defence trade-off hypothesis: how contents of nutrients and secondary compounds affect fruit removal. *Oikos* **102**:318-328.
- SILVA, J.M.C. & TABARELLI, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* **404**(2):72-74.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* **19**(11):605-611.
- SOONS, M.B., VAN DER VLUGT, C., VAN LITH, B., HEIL, G.W. & KLAASSEN, M. 2008. Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology* **96**:619-627.
- SORENSEN, A.E. 1984. Nutrition, energy and passage time: experiments with fruit preference in european blackbirds (*Turdus merula*). *Journal of Animal Ecology* **53**(2):545-557.
- SOUZA, C.R.G. & LUNA, G.C. 2008. Unidades quaternárias e vegetação nativa de planície costeira e baixa encosta da Serra do Mar no litoral norte de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico* **29** (1/2):1-18.
- SVENNING, J.C. & WRIGHT, S.J. 2005. Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* **93**: 853-862.
- TABARELLI, M. & PERES, C.A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* **106**:165-176.
- TAKAHASHI, K. & KAMITANI, T. 2004. Factors affecting seed rain beneath fleshy-fruited plants. *Plant Ecology* **174**: 247-256.

- TERBORGH, J., ALVAREZ-LOAYZA, P., DEXTER, K., CORNEJO, F. & CARRASCO, C. 2011. Decomposing dispersal limitation: limits on fecundity or seed distribution? *Journal of Ecology* **99**:935-944.
- THOMSON, F.J., MOLES, A.T., AULD, T.D. & KINGSFORD, R.T. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* **99**(6):1299-1307.
- TILMAN, D. 1994. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* **75**(1):2-16.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:69-87.
- VENABLE, D.L. & BROWN, J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* **131**(3):360-384.
- WALKER, L.R., WARDLE, D.A., BARDGETT, R.D. & CLARKSON B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* **98**:725-736.
- WALTERS, M.B. & REICH, P.B. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* **81**(7):1887-1901.
- WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**:1-4.
- ZAMITH, L.R. & SCARANO, F.R. 2006. Restoration of a restinga sandy coastal plain in Brazil: survival and growth of planted woody species. *Restoration Ecology* **14**(1):87-94.

Capítulo 3

Microbiota do solo em florestas tropicais: interações com o nicho de regeneração das árvores

Capítulo 3

Microbiota do solo em florestas tropicais: interações com o nicho de regeneração das árvores

Daniela Zanelato e Alexandre Adalardo de Oliveira

Resumo

Os microorganismos do solo são reconhecidos por seu papel fundamental no funcionamento dos ecossistemas, em especial na ciclagem de nutrientes, porém, as interações das plantas com a micro-biota do solo têm recebido pouca atenção de modo geral em ecologia. As interações com a microbiota do solo distribuem-se ao longo de um continuum que vai de interações parasitárias a mutualísticas, sendo o saldo final dependente do balanço entre os custos e os benefícios gerados pela interação para as plantas. Os efeitos negativos diretos mais importantes da micro-biota sobre as plantas durante as fases de plântula e semente são as doenças chamadas genericamente de tombamento (*damping-off*). Estas doenças devem ser especialmente prejudiciais sob condições sombreadas e úmidas e nas altas densidades de plântulas ou sementes sob a planta-mãe. Já os efeitos positivos diretos da micro-biota nas comunidades vegetais estão associados principalmente à captura de nutrientes limitantes, como fósforo e nitrogênio, por meio da associação das raízes das plantas com fungos micorrízicos. A interação entre plantas e fungos micorrízicos só é benéfica para a planta hospedeira quando os custos de manutenção do fungo são menores que os benefícios gerados pela associação. O principal objetivo da presente revisão é investigar qual o atual estado do conhecimento a cerca do papel dos microorganismos do solo na fase de regeneração das espécies arbóreas neotropicais e quais fatores são importantes para o saldo final destas interações. Todos os cinco estudos focados no estágio de semente abordam o efeito dos patógenos do solo. Dos estudos 46 focados no estágio de plântula, 14 investigaram interações negativas com a micro-biota do solo e 32 investigaram interações positivas. Todos estes estudos abordam apenas o papel dos fungos (patogênicos ou micorrízicos), e nenhum aborda o efeito de vírus ou bactérias. A presente revisão destaca que, de fato, as interações com a microbiota do solo são relevantes para a estruturação das comunidades arbóreas tropicais por afetarem as fases iniciais do ciclo de vida das espécies arbóreas e que o resultado final das interações pode depender de fatores ambientais e de características intrínsecas das plantas.

Abstract

The soil microorganisms are recognized by their fundamental role in ecosystems, especially in nutrient cycles, despite the fact that the interactions of plants with microbiota have received little attention in ecology generally speaking. The interactions with soil microbiota are distributed along a continuum that ranges from parasitic to mutualistic interactions, as the final result depends on the balance between the costs and the benefits generated by the interaction to plants. The most important direct negative effects of the microbiota over the plants during the seedling and seed phases are the diseases commonly called damping-off. These diseases must be especially harmful under the shaded and wet conditions as well as in the high densities of plants and seeds under the mother plant. On the other hand, the direct positive effects of the microbiota in the vegetal communities are mainly associated to the capture of limiting nutrients, like phosphorus and nitrogen, by the association of the plant roots with the mycorrhizal fungi. The interaction between plants and mycorrhizal fungi is beneficial only for the host plant when the fungi maintenance costs are lower than the benefits generated by that association. The main objective of this research is to investigate which is the current level of knowledge about the function of the soil microorganisms in the regeneration stage of the tropical tree species and what factors are important for the final result of these interactions. All the five researches that focused on the stage of seed consider the effect of the soil pathogens. From the 46 researches that focused in the stage of seedling, 14 were focused in the negative interactions with the soil microbiota and 32 investigated positive interactions. All of these researches take into account only the function of the fungi (pathogens and mycorrhizal), and none of them focus on the effect of viruses and bacteria. This research highlights that the interactions with the soil microbiota are actually relevant for the structure of the tropical tree communities as they affect the initial stages of the lifecycle of the tree species and that the final result of the interactions can depend on the environment elements as well as on the intrinsic characteristic of the plants.

Introdução

Apenas um grama de solo pode conter mais de um bilhão de microorganismos (Colwell 2004) e a imensa maioria deles nem sequer está descrita (Torsvik & Øvreås 2002). Apesar disso, os microorganismos do solo são reconhecidos por seu papel fundamental no funcionamento dos ecossistemas, em especial na ciclagem de nutrientes, e por influenciarem, direta ou indiretamente, a produtividade e a diversidade de comunidades vegetais (Van der Heijden *et al.* 2008). Porém, a importância das interações das plantas com a micro-biota do solo tem recebido pouca atenção de modo geral em ecologia (Thompson *et al.* 2001, Torsvik & Øvreås 2002, Reynolds *et al.* 2003). Estas interações não são necessariamente negativas, mas se distribuem ao longo de um continuum que vai de interações parasitárias a mutualísticas (Johnson *et al.* 1997, Karst *et al.* 2008, Van der Heijden *et al.* 2008). O saldo final das interações entre plantas e microorganismos não é pré-estabelecido (Johnson *et al.* 1997, Saikkonen *et al.* 1998, Van der Heijden *et al.* 2008) e pode variar de acordo com as condições bióticas e abióticas em que as plantas e os micro-organismos com os quais interagem ocorrem (Reynolds *et al.* 2003, Karst *et al.* 2008). Além disso, o saldo final pode depender do estágio sucessional das comunidades e do grupo ecológico das plantas em questão (Kardol *et al.* 2006).

Entre as fases que definem o nicho de regeneração das espécies vegetais (Grubb 1977), as fases de plântula e semente são as mais suscetíveis ao ataque de predadores (Fenner & Thompson 2005), herbívoros (Coley & Barone 1996) e microorganismos patogênicos provenientes do solo (Dobson & Crawley 1994). Durante estas fases, os efeitos negativos diretos mais importantes da micro-biota do solo sobre as plantas são as doenças chamadas genericamente de tombamento (*damping-off*) (Jarosz & Davelos 1995, Gilbert 2005), que levam as plântulas infectadas à morte em poucas semanas (Augspurger 1984). Em especial, condições sombreadas e úmidas são propícias para a atividade de microorganismos patogênicos (Augspurger 1984, Augspurger & Kelly 1984). A maior mortalidade das plântulas

causada por patógenos do solo sob condições sombreadas pode ocorrer porque os patógenos devem sobreviver menos nas áreas bem iluminadas, devido às altas temperaturas e ação do componente ultravioleta da radiação luminosa (Dobson & Crawley 1994). Além disso, a mortalidade por patógenos do solo deve ser maior em condições de altas densidades de plântulas ou sementes sob a planta-mãe do que distante dela, devido ao acúmulo de patógenos hospedeiro-específicos (Janzen 1970, Connell 1971, Bagchi *et al.* 2010).

Já os efeitos positivos diretos da micro-biota nas comunidades vegetais estão associados principalmente à captura de nutrientes limitantes, como fósforo e nitrogênio, por meio da associação das raízes das plantas com fungos micorrízicos (Van der Heijden & Sanders 2002) e bactérias fixadoras de nitrogênio (Vitousek *et al.* 2002). Enquanto a associação com bactérias fixadoras de nitrogênio está restrita a alguns grupos de plantas, em especial às leguminosas (Soltis *et al.* 2005), a associação com fungos micorrízicos ocorre com a grande maioria das espécies vegetais (Van der Heijden & Sanders 2002). Nesta associação, os fungos micorrízicos aumentam a captura de nutrientes do solo para a planta hospedeira, especialmente fósforo, enquanto a planta fornece carbono para o fungo micorrízico (van der Heijden & Sanders 2002). Assim, a interação entre plantas e fungos micorrízicos só é benéfica para a planta hospedeira quando os custos de manutenção do fungo são menores que os benefícios gerados pela associação (Johnson *et al.* 1997, Tuomi *et al.* 2001). Se os custos forem maiores que os benefícios gerados para a planta hospedeira, a interação torna-se prejudicial para a planta (Johnson *et al.* 1997, Saikkonen *et al.* 1998, Van der Heijden *et al.* 2008). Por fim, recentemente está sendo destacada a interligação de diferentes plantas por meio do compartilhamento de uma rede micorrízica subterrânea (Read 1997, Van der Heijden & Horton 2009), podendo ocorrer inclusive fluxo de nutrientes entre diferentes plantas interligadas através de redes micorrízicas (Simard *et al.* 1997, Simard & Durall 2004).

Retroalimentação (*feed-back*) é um dos conceitos mais importantes que fazem parte do arcabouço teórico dos estudos de interações das plantas com a micro-biota do solo (Bever *et*

al. 1997). A idéia é que a presença de uma planta altera a composição da comunidade do solo ao seu redor, o que por sua vez influencia a taxa de crescimento desta espécie vegetal (Bever *et al.* 1997, Bever 2003). Ocorre retroalimentação positiva quando há aumento do crescimento populacional de uma espécie de planta em associação com sua própria microbiota, e retroalimentação negativa quando há redução do crescimento populacional em associação com sua própria microbiota (Bever *et al.* 1997). A retroalimentação negativa é considerada um mecanismo importante para a manutenção da diversidade de espécies vegetais por explicar o acúmulo de inimigos naturais hospedeiro-específicos sob os indivíduos adultos de uma determinada espécie, como é esperado pela hipótese de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971). Porém, recentemente está sendo demonstrado que, ao contrário do que se imaginava, a retroalimentação negativa pode ocorrer também por meio de interações mutualísticas (Bever 2002a,b), o que traz ainda mais complexidade para o entendimento das interações entre plantas e microorganismos. Este tipo de retroalimentação negativa ocorre quando a espécie de fungo micorrízico que melhor se desenvolve em uma espécie de planta traz mais benefícios para uma outra espécie de planta do que para sua hospedeira inicial.

Sabendo da susceptibilidade das fases iniciais do ciclo de vida das plantas e da onipresença de uma gigantesca diversidade de microorganismos do solo, entender as relações entre estes dois componentes é fundamental para os avanços em teoria ecológica. Apesar dos avanços teóricos alcançados no entendimento da estruturação das comunidades vegetais em áreas temperadas, promovidos recentemente pela inclusão das interações das plantas com a micro-biota do solo (Van der Putten *et al.* 1993, Bever 1994, 2003, Van der Putten & Peters 1997, Mills & Bever 1998, Van der Putten 2000; Packer & Clay 2000, 2004, Klironomos 2002, Kardol *et al.* 2006), a interação entre plantas e a micro-biota do solo tem sido apenas superficialmente abordado em relação às florestas tropicais (Janos 1980a, Givnish 1999, Freckleton & Lewis 2006). Assim, o principal objetivo desta revisão é investigar qual o atual estado do conhecimento acerca do papel dos microorganismos do solo no nicho de

regeneração das espécies arbóreas neotropicais e quais fatores são importantes para o saldo final das interações das plantas com sua micro-biota.

Desta forma, foram revisados os principais estudos que abordam de maneira experimental os efeitos dos microorganismos, patogênicos ou simbiontes, na fase inicial de estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas neotropicais. Foram sintetizados os principais resultados e avanços destes estudos para o entendimento da estruturação das comunidades arbóreas tropicais. Em especial, destaco a necessidade de uma abordagem que investigue conjuntamente as interações negativas e positivas das plantas com a microbiota do solo e quais fatores afetam o balanço entre estes dois tipos de interações.

Material e Métodos

Foi realizada uma revisão sistemática por meio de buscas no ISI Web of Science, em outubro de 2010 e janeiro de 2011, utilizando combinações de palavras chaves como pathog*, mycor*, virus, bacter*, fung*, seedling, seed, microbial, tropical. Dos artigos resultantes foram selecionados apenas aqueles que utilizavam sementes ou plântulas com até um ano no início do estudo, espécies arbóreas e abordagem experimental. Posteriormente os estudos foram divididos quanto ao estágio estudado (pré ou pós-germinativo), tipo de interações (positiva ou negativa) e agrupados de acordo com os principais objetivos de modo a melhor sintetizar os resultados.

Resultados

No total, foram encontrados 51 estudos que atenderam aos critérios pré-estabelecidos, sendo cinco deles focados no estágio pré-germinativo/germinativo das plantas e 46 focados no estágio pós-germinativo. Destes 46 estudos, 14 investigaram interações negativas com a micro-biota do solo e 32 investigaram interações positivas.

Pré-germinação

Todos os cinco estudos que abordam as interações das plantas com a micro-biota do solo durante a fase pré-germinativa (semente) relatam efeitos negativos (Tabela 1). Os efeitos negativos devem-se, em geral, à atuação de fungos patogênicos, pois houve redução da mortalidade das sementes com a aplicação de fungicida (Dalling *et al.* 1998, Pringle *et al.* 2007). Cinco desses estudos (Dalling *et al.* 1998, Pringle *et al.* 2007, Gallery *et al.* 2007, Kluger *et al.* 2008, Gallery *et al.* 2010) investigaram aspectos relacionados à especificidade de hospedeiro, um dos pontos centrais da hipótese de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971). Os resultados indicam que, em geral, as espécies, inclusive de um mesmo gênero (Gallery *et al.* 2010) ou de mesmo grupo ecológico (Kluger *et al.* 2008), diferem quanto à susceptibilidade à infecção quando expostas a uma mesma fonte de infecção (solo natural da floresta).

Tabela 1: Estudos que abordam a efeitos de micro-organismos do solo na fase pré-germinativa de espécies arbóreas neotropicais. N: número de espécies de plantas estudadas. Incubação: período em que as sementes ficaram expostas ao solo natural das florestas. Variáveis: variáveis manipuladas experimentalmente.

Referência	N	Local	Incubação	Variáveis
Pringle <i>et al.</i> , 2007	16	Peru	2 semanas	Luz Presença fungos
Kluger <i>et al.</i> , 2008	4	Panamá	3 meses	Espécies de Plantas
Gallery <i>et al.</i> , 2007	4	Panamá	5 meses	Sementes frescas x incubadas
Dalling <i>et al.</i> , 1998	2	Panamá	6 meses	Presença fungos Distância co-específico
Gallery <i>et al.</i> , 2010	10	Panamá	4 meses	Presença fungos Fase pré x pós-germinação

Gallery *et al.* (2007) contrastaram a diversidade de fungos cultiváveis presentes em sementes frescas não expostas e expostas ao solo natural. Ao contrário daquelas incubadas em solo natural, nas quais foram encontrados mais de 70 fungos filamentosos, nenhum fungo cultivável foi obtido das sementes não expostas ao solo. Este estudo evidencia a importância

do contato com o solo para o contágio por fungos, pois técnicas moleculares revelaram apenas a presença de fungos endofíticos (não causam doenças) nas sementes frescas. É possível que a infecção por endofíticos ocorra por transmissão vertical (i.e. da planta-mãe para sua prole via sementes), o que implica em uma associação íntima entre os endofíticos e as plantas hospedeiras (Saikkonen *et al.* 2004).

Gallery *et al.* (2010) avaliaram o efeito da aplicação de fungicida antes e durante a germinação das sementes. Quando a aplicação de fungicida era feita antes da germinação das sementes, a emergência das plântulas dobrava em comparação com o grupo controle sem fungicida. Já quando a aplicação era feita durante a fase de germinação, não havia diferença de emergência das plântulas entre os tratamentos. Além disso, a susceptibilidade aos patógenos do solo não esteve relacionada a características das sementes, como o tempo de germinação, a concentração de taninos, a massa ou a espessura da testa das sementes.

Pringle *et al.* (2007) utilizaram espécies de plantas com diferentes tolerâncias ao sombreamento e verificaram que as espécies mais tolerantes ao sombreamento e as de sementes maiores foram mais suscetíveis ao ataque de micro-organismos patogênicos do solo. Além disso, a susceptibilidade das espécies com germinação hipógea (semente retém os cotilédones sob o solo como reserva de energia) foi menor do que daquelas com germinação epígea (semente germinada é elevada sobre o solo e expõe cotilédones fotossintetizantes). Como as espécies com germinação hipógea possuem mais reservas energéticas para recuperação frente a algum dano (Kitajima & Fenner 2000), é possível que sejam também intrinsecamente mais resistentes ao ataque por patógenos (Pringle *et al.* 2007).

Pós-germinação: interações negativas

Dos 14 estudos com foco no desempenho de plântulas de espécies arbóreas e as interações negativas com a micro-biota do solo, três têm enfoque nos efeitos da densidade de plântulas sobre a mortalidade por patógenos. Oito tiveram como foco nos efeitos da

heterogeneidade da distribuição dos microorganismos no solo e na susceptibilidade diferenciada das espécies vegetais. Outros três investigaram o efeito que as variáveis influenciadas pela dispersão das sementes (distância planta-mãe, densidade) têm sobre a mortalidade das plântulas (Tabela 2). Em geral, os estudos não discriminam quais são as espécies de micro-organismos de solo presentes nas plântulas mortas (exceto Augspurger & Wilkinson 2007, McCarthy-Neumann & Kobe 2010) e o diagnóstico é feito por meio de sintomas. Apenas Mangan *et al.* (2010), Swamy & Terborgh (2010) e McCarthy-Neuman & Kobe (2010) trazem explicitamente o uso do conceito de retro-alimentação negativa em plântulas de espécies arbóreas neotropicais em seu arcabouço teórico, ainda que estudos antigos trouxessem, implicitamente, um embrião do conceito (Augspurger 1983).

Tabela 2: Estudos que abordam a efeitos de micro-organismos patogênicos em plântulas de espécies arbóreas neotropicais. N: número de espécies de plantas estudadas; Variáveis: variáveis manipuladas experimentalmente; Estudo: local utilizado para os experimentos (campo: ambiente natural; controlado: casa de vegetação ou laboratório). Os estudos foram classificados em três tipos: Dependência-densidade: efeitos da densidade das plântulas e a presença de micro-biota; Origem inóculo: interesse nos efeitos da heterogeneidade da distribuição dos micro-organismos no solo; Dispersão sementes: interesse nas variáveis influenciadas pela dispersão das sementes, como distância dos adultos co-específicos, condições ambientais do local alcançado pelas sementes e densidade de plântulas.

Enfoque	Referência	N	Local	Estudo	Variáveis
Dependência da densidade	Bell <i>et al.</i> , 2006	1	Belize	campo	- Densidade plântulas - Presença de micro-biota (fungicida)
	Norghauer <i>et al.</i> , 2010	2	Camarões	campo	- Densidade plântulas - Presença de microbiota (fungicida)
	Bagchi <i>et al.</i> , 2010	1	Belize	campo e controlado	-Presença de microbiota (fungicida) - Densidade plântulas
Origem inóculo	Mangan <i>et al.</i> , 2010b	6	Panamá	campo e controlado	- Solo coespecífico x hetero-específico - Presença de microbiota - Adulto sob o qual as plântulas são cultivadas
	Hood <i>et al.</i> , 2004	1	Gana	controlado	- Luminosidade - Origem do solo (árvore macho, fêmea e distante) - Presença micro-biota (fungicida)

* Continuação Tabela 2					
Enfoque	Referência	N	Local	Estudo	Variáveis
Origem Inóculo	McCarthy-Neumann & Kobe, 2008	21	Costa Rica	controlado	Solo coespecífico x esterilizado
	McCarthy-Neumann & Kobe, 2010	6	Costa Rica	controlado	- Luminosidade - Solo coespecífico x hetero-específico
	Augspurger & Wilkinson, 2007	8	Panamá	controlado	- Diferentes isolados de fungos - Origem (temperada x tropical) dos isolados
	Swamy & Terborgh, 2010	11	Peru	campo	- Distância de adulto coespecífico - Exclusão herbívoros (> 2mm)
	Ruibo <i>et al.</i> , 2009	1	China	controlado	- Solo perto x distante de co-específico - Densidade de plântulas - Origem solo (duas florestas diferentes)
Brenes-Arguedas <i>et al.</i> , 2009	24	Panamá	controlado	- disponibilidade água - acesso herbívoros	
Dispersão de sementes	Augspurger, 1984	9	Panamá	campo	- Clareira x dossel - Distância adulto parental
	Augspurger & Kelly, 1984	18	Panamá	campo	- Distância adulto parental - Densidade de plântulas - Luminosidade
	Augspurger, 1983	1	Panamá	campo	-Distância adulto parental -Densidade das plântulas - Clareiras x dossel

Os estudos com foco na dependência da densidade chegaram a conclusões conflitantes, ainda que tenham realizado experimentos com adição de fungicida em campo. Bell *et al.* (2006) e Bagchi *et al.* (2010) estudaram a mesma espécie e encontraram forte evidência de mortalidade por fungos, especialmente em altas densidades de plântulas. Já Norghauer *et al.* (2010) não encontraram evidências de mortalidade denso-dependente causada por micro-organismos do solo. Uma das possíveis fontes das diferenças encontradas nestes estudos é a quantidade de plântulas nos tratamentos de alta densidade, que variou de 23 plântulas/m² (Norghauer *et al.* 2010) a 4272 plântulas/m² (Bagchi *et al.* 2010). Segundo Bagchi *et al.* (2010) é comum que a espécie estudada forme carpetes de plântulas, com densidades superiores a 1650 plântulas/m². Já Norghauer *et al.* (2010) não diz qual é a

densidade natural da espécie estudada, menciona apenas que as plântulas são abundantes durante eventos reprodutivos. Dessa forma, o papel da densidade de plântulas na disseminação das doenças em espécies vegetais neotropicais permanece uma questão não resolvida, pois aparentemente só acontece em altas densidades, que não ocorrem com todas as espécies necessariamente.

Já os estudos com foco na origem do solo mostram que ocorre pior desempenho das plântulas em solos coletados sob indivíduo adulto co-específico em relação ao coletado sob adulto hetero-específico (Ruibo *et al.* 2009, Mangan *et al.* 2010A, McCarthy-Neumann & Kobe 2010, Swamy & Terborgh 2010), co-específico distante da árvore-mãe (Hood *et al.* 2004) e solo co-específico esterilizado (McCarthy-Neumann & Kobe 2008). As causas deste pior desempenho não são consenso entre os pesquisadores, ainda que a maior parte deles o relacione diretamente à micro-biota do solo (Hood *et al.* 2004, Ruibo *et al.* 2009, Mangan *et al.* 2010a, Swamy & Terborgh 2010). Apenas um desses estudos, apesar de encontrar maior mortalidade sob adulto co-específico do que hetero-específico, não encontra evidência de atuação de micro-organismos do solo e hipotetiza que a maior mortalidade ocorra devido a compostos químicos presentes no solo, como substâncias alelopáticas (McCarthy-Neumann & Kobe 2010).

Augspurger & Wilkinson (2007) foram os únicos autores que inocularam as plântulas com microorganismos isolados a partir do solo da floresta e não com extratos microbianos. Todos os isolados pertenciam ao gênero *Phytium*. A maioria dos isolados não foi considerada patogênica e dos três isolados patogênicos nenhum foi estritamente hospedeiro-específico nem generalista, havendo um grau intermediário de especificidade, acima do nível de espécie.

Por fim, Brenes-Arguedas *et al.* (2009) foi o único estudo que comparou a mortalidade de patógenos de solo ao longo de um gradiente de umidade. Verificaram que há maior pressão de patógenos na floresta úmida em relação à seca, porém não encontraram evidências de que esta seja a principal causa de especialização de hábitat das espécies

arbóreas ao longo do gradiente de umidade presente na sua área de estudo.

Os estudos com enfoque na dispersão de sementes são os clássicos de Augspurger (1983, 1984) e Augspurger & Kelly (1984), os primeiros a abordarem o papel dos microorganismos na mortalidade de plântulas de espécies arbóreas tropicais. Esses estudos mostram que a maior mortalidade por organismos causadores de tombamento ocorre bem cedo, entre os dois e três primeiros meses após a germinação. Conjuntamente, indicam que a mortalidade por fungos patogênicos é maior nas áreas sob dossel do que nas áreas de clareira, e nas proximidades da planta-mãe e em altas densidades de plântulas. Os dados provêm ainda os primeiros indícios de que características intrínsecas das espécies podem determinar a susceptibilidade a organismos patogênicos, pois a densidade da madeira (medida indireta da taxa de crescimento) esteve inversamente relacionada com a vulnerabilidade das espécies ao ataque por patógenos (Augspurger & Kelly 1984). Características como tecidos mais rígidos, taxas de crescimento mais lentas e a presença de metabólitos secundários são apontadas como responsáveis por permitirem que algumas espécies sejam menos vulneráveis à atividade dos patógenos em áreas sombreadas e sobrevivam melhor nestes ambientes (Kitajima 1994).

Pós-germinação: interações positivas

Todos os 32 estudos que relatam interações positivas das plantas com a micro-biota do solo na fase pós-germinativa focam no papel dos fungos micorrízicos (Tabela 3). Reconhecemos seis enfoques diferentes nesses estudos: (1) agrônômico: estudos que utilizam espécies arbóreas neotropicais de interesse econômico e são desprovidos de teoria ecológica (cinco estudos); (2) tradicional: estudos que avaliam o desempenho das plântulas na presença ou ausência de inoculação e variam a disponibilidade de recursos (13 estudos); (3) sucessional: estudos que investigam efeitos da associação com micorrizas em plântulas de diferentes grupos sucessionais (sete estudos); (4) redes micorrízicas: estudos que inferem efeitos do contato das plântulas com as raízes dos indivíduos adultos (três estudos); (5)

competitivo: estudos que investigam efeitos das micorrizas em situações de competição inter-específica (dois estudos); (6) origem do inóculo: estudos que investigam a susceptibilidade diferenciada das espécies expostas ao solo cultivado por outras espécies vegetais ou expostas a diferentes espécies de fungos micorrízicos (dois estudos).

Tabela 3: Estudos que abordam a efeitos da associação com fungos micorrízicos em espécies arbóreas de áreas tropicais e subtropicais. N: número de espécies de plantas estudadas. Variáveis: variáveis manipuladas experimentalmente (M: tratamento de inoculação micorrízica. P: fosfato). Os estudos foram classificados em seis tipos: Agrônômico: usa espécies de interesse econômico e são desprovidos de teoria ecológica; Sucessional: diferenciam efeitos das micorrizas em espécies de diferentes grupos sucessionais; Tradicional: efeitos das micorrizas através de plantas individuais em vasos, variando geralmente P e luminosidade; Teias micorrízicas: inferem efeitos do contato com raízes dos indivíduos adultos, em campo; Competição: efeitos das micorrizas em situações de competição entre plantas; Origem inóculo: interesse nos efeitos da heterogeneidade da distribuição dos fungos micorrízicos no solo.

Enfoque	Referência	N	Local	Variáveis
Tradicional	Béreau <i>et al.</i> , 2000	1	Guiana Francesa	Luz, M
	Béreau <i>et al.</i> , 2005	1	Guiana Francesa	Água, M
	Brearley <i>et al.</i> , 2007	2	Bornéu (Ásia)	P, luz
	Cáceres & Cuenca, 2006	2	Venezuela	P, M e Ph do solo
	Gamage <i>et al.</i> , 2004	4	Sri Lanka (Ásia)	Luz, P
	Gehring, 2003	4	Austrália	Luz, M
	Grandcourt <i>et al.</i> , 2004	2	Guiana Francesa	P, M
	Guadarrama <i>et al.</i> , 2004a	1	México	P, M
	Janos, 1980b	28	Costa Rica	M
	Moyersoen <i>et al.</i> , 1998	2	Camarões	P
	Ramos-Zapata <i>et al.</i> , 2009	1	México	P, M
	Siqueira & Saggin-Júnior, 2001	29	Brasil	P, M
	Zandavali <i>et al.</i> , 2004	1	Brasil	M
Agrônômico	Ikram <i>et al.</i> , 1992	1	Malásia	P, tipo solo
	Turner <i>et al.</i> , 1993	1	Malásia	P
	Turjaman <i>et al.</i> , 2006	2	Kalimantan e Java	M
	Michelsen, 1993	2	Etiópia	M
	Muthukumar <i>et al.</i> , 2001	1	Índia	M, P
Sucessional	Kiers <i>et al.</i> , 2000	6	Panamá	M, origem inóculo (co ou hetero-específico)
	Pasqualini <i>et al.</i> , 2007	8	Brasil	P, M
	Siqueira <i>et al.</i> , 1998	28	Brasil	P, M, grupo sucessional da planta
	Zangaro <i>et al.</i> , 2000	43	Brasil	M, grupo sucessional da planta
	Zangaro <i>et al.</i> , 2003	80	Brasil	M, grupo sucessional da planta
	Zangaro <i>et al.</i> , 2005	78	Brasil	M, grupo sucessional da planta
	Zangaro <i>et al.</i> , 2007	12	Brasil	M, fertilidade solo
Teias micorrízicas	Alexander <i>et al.</i> , 1992	2	Malásia	Isolamento das raízes adulto
	Onguene & Kuyper, 2002	1	Camarões	Adulto sob qual plantar, distância do adulto, isolamento das raízes adulto
	Newbery <i>et al.</i> , 2000	3	Camarões	Abundância adultos coespecíficos

* Continuação Tabela 3				
Enfoque	Referência	N	Local	Variáveis
Competição	Guadarrama <i>et al.</i> , 2004b	2	México	M, tipo de competição (intra ou inter-específica)
	Daniele-Silva <i>et al.</i> , 2010	2	Brasil	M, densidade das plantas
Origem Inóculo	Mangan <i>et al.</i> , 2010a	4	Panamá	Inóculo, nível luz
	Diédhiou <i>et al.</i> , 2005	6	Senegal	Inóculo

Os estudos de enfoque agrônômico (Ikram *et al.* 1992, Turner *et al.* 1993, Michelsen 1993, Muthukumar *et al.* 2001, Turjaman *et al.* 2006) investigaram apenas os efeitos da fertilidade do solo e relataram melhor desempenho das plântulas expostas à inoculação micorrízica em relação às não expostas, especialmente quando não há fertilização com fosfato (Turner *et al.* 1993). Os 13 estudos com enfoque tradicional (Janos 1980b, Moyersoen *et al.* 1998, Béreau *et al.* 2000, Siqueira & Saggin-Júnior 2001, Gehring 2003, Gamage *et al.* 2004, Grandcourt *et al.* 2004, Guadarrama *et al.* 2004a, Zandavali *et al.* 2004, Béreau *et al.* 2005, Cáceres & Cuenca 2006, Brearley *et al.* 2007, Ramos-Zapata *et al.* 2009) também verificaram que, para a maior parte das espécies, ocorre melhor desempenho das plântulas na presença de inóculo micorrízico do que na sua ausência, principalmente em baixa disponibilidade de fosfato e nas maiores disponibilidades de luz. Em Grandcourt *et al.* (2004), por exemplo, as duas espécies estudadas foram incapazes de absorver fosfato na ausência de inoculação micorrízica.

Em apenas um dos estudos com enfoque tradicional (Béreau *et al.* 2005), os autores variaram a disponibilidade de água e, sob estresse hídrico, houve menor redução da área foliar e da massa total nas plântulas inoculadas em relação às não inoculadas. Além disso, sob estresse hídrico, as não micorrizadas investiram duas vezes mais biomassa para raízes em relação às micorrizadas. Porém, em condições de alto estresse hídrico, a presença de micorrizas prejudica o desempenho dos hospedeiros, provavelmente devido ao alto custo para a planta em manter a associação em uma condição estressante.

Os sete estudos de enfoque sucessional (Siqueira *et al.* 1998, Kiers *et al.* 2000, Zangaro *et al.* 2000, 2003, 2005, 2007, Pasqualini *et al.* 2007) contrariaram a tendência

apontada por Janos (1980b) de que as espécies arbóreas de sucessão tardia sejam mais dependentes da colonização micorrízica que as iniciais. Nesses estudos, as espécies de início de sucessão (pioneiras e secundárias iniciais) foram mais dependentes da inoculação micorrízica do que as tardias (secundárias tardias e clímax). Em geral, a dependência da colonização micorrízica esteve inversamente relacionada à massa das sementes nestes estudos. Além disso, características das raízes também podem estar relacionadas à capacidade das plantas de formar associações com fungos micorrízicos, como a presença de raízes mais finas nas espécies de início de sucessão (Zangaro *et al.* 2005, 2007). Porém, Siqueira & Saggin-Júnior (2001) não encontraram relação entre características morfológicas das raízes e a dependência de colonização micorrízica.

Dos três estudos com enfoque em redes micorrízicas, Alexander *et al.* (1992) verificaram que as plântulas cultivadas em contato com as raízes vivas de indivíduos adultos já apresentavam colonização micorrízica apenas 20 dias após a germinação, antes de terem folhas verdadeiras. Com sete meses, as plântulas já eram infectadas por 11 tipos diferentes de micorrizas. Metade das plântulas isoladas do contato com as raízes de adultos por meio de tubos de PVC permaneceu sem infecção micorrízica após seis meses. Em Onguene & Kuyper (2002), oito meses após o plantio, a sobrevivência, a biomassa e a colonização micorrízica foram maiores nas plântulas cultivadas em contato com as raízes de adultos do que nas isoladas. Esses dois estudos inferem indiretamente os benefícios gerados para as plântulas pelo contato com as redes micorrízicas dos indivíduos adultos, mas não provam inequivocamente que este contato existe. Já Newbery *et al.* (2000) cultivaram plântulas de três espécies em dois locais, um com alta densidade de co-específicos e outro com baixa densidade, mas não houve isolamento das plântulas do contato com raízes de adultos. Após 16 meses, não houve efeito do local na sobrevivência nem no crescimento das plântulas e ocorreu colonização micorrízica em ambos os locais. Porém, nesse estudo há um problema metodológico: mesmo no local com baixa densidade de coespecíficos havia outras espécies

que faziam associação com micorrizas, que poderiam ter colonizado as plântulas do experimento.

Em relação aos estudos com enfoque competitivo, Daniele-Silva *et al.* (2010) não encontraram efeito da colonização micorrízica sobre a competição interespecífica de plântulas de duas espécies que diferem quanto à dependência de colonização micorrízica. Em Guadarrama *et al.* (2004b), a espécie pioneira tardia teve vantagem em relação à espécie pioneira inicial na competição interespecífica, quando inoculada, contraponto em relação aos estudos de sucessão que mostram que espécies mais iniciais apresentam maior intensidade de interação micorrízica.

Dos estudos que tiveram como foco a origem do inóculo, em Diédhiou *et al.* (2005) inoculou seis espécies de plantas com quatro espécies de fungos micorrízicos. O crescimento e o acúmulo de nutrientes nas folhas de plântulas de diferentes espécies dependeu da identidade da espécie de fungo micorrízico inoculado. Mangan *et al.* (2010b) foi o único estudo sobre a relação entre plântulas de espécies arbóreas tropicais e micorrizas que utilizou o conceito de retro-alimentação em seu arcabouço teórico. Quando plântulas de quatro espécies arbóreas eram expostas a um mesmo inóculo (solo natural) a composição da comunidade micorrízica formada variava dependendo da identidade da espécie de planta cultivada. Além disso, para uma das espécies estudadas, encontrou-se indício de retro-alimentação positiva, ou seja, melhor desempenho das plântulas cultivadas em solo previamente cultivado por coespecíficos em relação a hetero-específicos. Esses dois estudos diferem dos demais por levantarem indícios de algum grau de especificidade nas associações das plantas com fungos micorrízicos.

Discussão

Um padrão que emerge da presente revisão é o fato dos estudos abordarem as interações entre plantas e microorganismos do solo exclusivamente como interações negativas

ou positivas. Estudos sobre microorganismos do solo patogênicos ignoram ou excluem intencionalmente as interações com fungos micorrízicos e vice-versa. Porém, quando considerados em conjunto, os estudos nos dão uma idéia de quais fatores ambientais podem ser importantes para a determinação do resultado final das interações.

O papel do adensamento das plântulas na mortalidade por patógenos de solo foi citado em vários estudos (exemplo: Bell *et al.* 2006, Bagchi *et al.* 2010) e é considerado um importante mecanismo de manutenção de diversidade de plantas (Harms *et al.* 2000, Metz *et al.* 2010). Porém, o efeito da mortalidade denso-dependente causada por patógenos do solo, em campo, parece ser importante apenas para as espécies que formam adensamentos muito intensos de plântulas (por exemplo: Alvarez-Loaysa & Terborgh 2011). A mortalidade por patógenos do solo deve ser importante também sob as plantas-mãe, pois a germinação das sementes não dispersas forma grandes adensados de plântulas, o que deve criar condições para o desenvolvimento de patógenos hospedeiro específicos no solo destas áreas. Porém, nem todas as espécies são igualmente afetadas pela mortalidade dependente da distância da planta-mãe. Por exemplo, Comita *et al.* (2010) demonstraram que as espécies menos abundantes sofrem mais devido à presença de adulto co-específico que as espécies abundantes (mas veja McCarthy-Neumann & Kobe, 2008).

Apesar dos estudos clássicos sobre a interação entre plântulas e patógenos do solo indicarem que as interações patogênicas são mais importantes em áreas sombreadas e úmidas (Augspurger 1984, Augspurger & Kelly 1984), poucos estudos recentes demonstram que a mortalidade por patógenos do solo é maior em áreas de menor irradiância (Hood *et al.* 2004). Espera-se que ocorra maior sobrevivência dos patógenos nas áreas sombreadas (Dobson & Crawley 1994), já que a dispersão de oomycetos ocorre por meio de zoósporos flagelados, que se dispersam nadando e, portanto, são favorecidos em condições de alta umidade (Barnes 1968). Porém, apenas um estudo (Brenes-Arguedas *et al.* 2009) verificou maior mortalidade por patógenos de solo em uma floresta mais úmida, em relação a mais seca. Porém, este

estudo não encontra evidências de que a mortalidade por patógenos diferenciada ao longo do gradiente de umidade seja importante para a partição de hábitat das plantas nos habitats estudados. Assim, o efeito da disponibilidade de luz e água sobre a mortalidade por patógenos foi pouco testado para as espécies tropicais, o que dificulta a formulação de generalizações a respeito.

Os estudos clássicos também citam a relação entre características intrínsecas das espécies a susceptibilidade aos patógenos do solo (Augspurger 1984, Augspurger & Kelly 1984), porém nenhum estudo atual testou, por exemplo, a relação entre densidade da madeira e a mortalidade por patógenos. Além disso, alguns estudos ou não encontraram relação entre características das sementes e susceptibilidade aos patógenos do solo (Gallery *et al.* 2010), ou encontram padrões inesperados, como maior susceptibilidade das espécies mais tolerantes ao sombreamento (Pringle *et al.* 2007). Como as espécies mais tolerantes ao sombreamento devem ter características que permitam melhor desempenho na sombra (p.e. menores taxas de crescimento, presença de metabólitos secundários), é difícil compreender como espécies mais tolerantes ao sombreamento podem ter sido mais suscetíveis ao ataque de patógenos do solo apresentado por Pringle *et al.* (2007).

Em relação às interações positivas entre as plântulas e a micro-biota do solo, os estudos encontrados na presente revisão apontam para o fato de que a associação das plantas com fungos micorrízicos é especialmente importante em ambientes pobres em nutrientes e água e com grande disponibilidade de luz. Provavelmente, nessas condições os benefícios gerados para a planta hospedeira superam os custos da manutenção do fungo micorrízico, gerando um saldo final positivo para as plantas (Johnson *et al.* 1997). A importância da associação com fungos micorrízicos deve ocorrer desde as primeiras semanas após a germinação, pois a presença de fungos micorrízicos foi detectada em plântulas com menos de um mês após a germinação (Alexander *et al.* 2010).

A grande maioria dos estudos sobre o papel dos fungos micorrízicos no desempenho

das plântulas foi realizada em condições artificiais e simplificadas (casa de vegetação e com plantas cultivadas em embalagens isoladas). Assim, o efeito da associação com fungos micorrízicos para as plantas em campo ainda não está claro. Os estudos realizados em campo sugerem, mas não demonstram inequivocamente que há interligação das plântulas com indivíduos adultos, como tem sido demonstrado por alguns estudos (Booth & Hoeksema 2010). A ligação das plântulas com a rede micorrízica dos indivíduos adultos pode ter efeito importante para a estruturação das comunidades, pois o fluxo de nutrientes dos adultos para as plântulas pode superar os efeitos negativos causados pelo sombreamento dos adultos (Booth & Hoeksema 2010). Uma predição, nesse caso, é que as espécies mais dependentes da relação micorrízicas teriam um padrão de distribuição agregado em escala fina e que em ambientes mais estressantes esse adensamento seria maior.

Foi possível notar na presente revisão que há uma lacuna de conhecimento em relação às interações de espécies arbóreas neotropicais com vírus e bactérias provenientes do solo durante a fase de plântulas e sementes, uma vez que os estudos, em geral, abordam apenas o papel de fungos (patogênicos ou micorrízicos). Se esta lacuna ocorre porque, de fato, as interações com vírus e bactérias não são relevantes nas fases iniciais de estabelecimento das plantas ou se é apenas um artefato gerado pelas dificuldades metodológicas, ainda é uma questão em aberto. Por fim, fica evidente a necessidade de estudos que investiguem conjuntamente a importância de interações negativas e positivas na estruturação das comunidades de plântulas tropicais (Mangan *et al.* 2010b) e quais fatores atuam na determinação do saldo final de todas as interações.

Conclusões

A inclusão da microbiota do solo no entendimento da estruturação das comunidades vegetais é um fenômeno recente (Alexander 2010), cujo potencial já indica uma perspectiva microbiológica para a ecologia vegetal em um futuro próximo (Reynolds *et al.* 2003). Porém,

o arcabouço teórico associando essas interações e a estruturação da comunidade arbórea e a diversidade de espécies arbóreas nas florestas tropicais, ainda está em construção. Diversos estudos independentes começam a apontar para a importância das interações das plantas com a microbiota, seja como causadores de doenças ou como parceiros em interações mutualísticas, sem que ainda estejam reunidos sob um único corpo teórico. Além disso, o monopólio das interações negativas com a microbiota começa a ser quebrado, abrindo espaço para a consolidação da importância das relações positivas. A presente revisão destaca que, de fato, as interações com a microbiota do solo são relevantes para a estruturação das comunidades arbóreas tropicais por afetarem as fases iniciais do ciclo de vida das espécies arbóreas e que o resultado final das interações pode depender de fatores ambientais e de características intrínsecas das plantas. Com o avanço das técnicas moleculares e de DNA barcoding prevemos um avanço no conhecimento da estruturação das comunidades arbóreas tropicais com uma vertente fortemente molecular e microbiológica descortinando novos horizontes no balanço de interações bióticas como importantes estruturadores desses sistemas.

Referências bibliográficas

- ALEXANDER, H.M. 2010. Disease in natural plant populations, communities, and ecosystems: insights into ecological and evolutionary processes. *Plant Disease* **94**(5):492-503.
- ALEXANDER, I., AHMAD, N. & SEE, L.S. 1992. The role of mycorrhizas in the regeneration of some Malaysian forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **335**: 379-388.
- ALVAREZ-LOAYZA, P. & TERBORGH, J. 2011. Fates of seedling carpets in an Amazonian floodplain forest: intra-cohort competition or attack by enemies? *Journal of Ecology* **99**:1045–1054.
- AUGSPURGER, C.K. & KELLY, C.K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* **61**:211-217.

- AUGSPURGER, C.K. & WILKINSON, H.T. 2007. Host specificity of pathogenic *Pythium* species: implications for tree species diversity. *Biotropica* **39**(6):702-708.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* **71**(3): 759-771.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* **65**(6):1705-1712 .
- BAGCHI, R., SWINFIELD, T., GALLERY, R.E., LEWIS, O.T., GRIPENBERG, S., NARAYAN, L. & FRECKLETON, R.P. 2010. Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters* **13**:1262-1269.
- BARNES, E.H. 1968. *Atlas and manual of plant pathology*. New York: Plenum.
- BELL, T., FRECKLETON, R.P. & LEWIS, O.T. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters* **9**:569-574.
- BÉREAU, M., BARIGAH, T.S., LOUISANNA, E. & GARBAYE, J. 2000. Effects of endomycorrhizal development and light regimes on the growth of *Dicorynia guianensis* Amshoff seedlings. *Annals of Forest Science* **57**:725-733.
- BÉREAU, M., BONAL, D., LOUISANNA, E. & GARBAYE, J. 2005. Do mycorrhizas improve tropical tree seedling performance under water stress and low light conditions? A case study with *Dicorynia guianensis* (Caesalpinaceae). *Journal of Tropical Ecology* **21**:375-381.
- BEVER, J.D. 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology* **75**(7):1965-1977.
- BEVER, J.D. 2002a. Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant and Soil* **244**:281-290.
- BEVER, J.D. 2002b Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **269**:2595-2601.
- BEVER, J.D. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist* **157**:465-473.
- BEVER, J.D., WESTOVER, K.M. & ANTONOVICS, J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* **85**(5):

561-573.

- BOOTH, M.G. & HOEKSEMA, J.D. 2010. Mycorrhizal networks counteract competitive effects of canopy trees on seedling survival. *Ecology* **91**(8):2294-2302.
- BREARLEY, F.Q., SCHOLLES, J.D., PRESS, M.C. & PALFNER, G. 2007. How does light and phosphorus fertilization affect the growth and ectomycorrhizal community of two contrasting dipterocarp species? *Plant Ecology* **192**:237-249.
- BRENES-ARGUEDAS, T., COLEY, P.D. & KURSAR, T.A. 2009. Pests vs. drought as determinants of plant distribution along a tropical rainfall gradient. *Ecology* **90**(7):1751-1761.
- CÁCERES, A. & CUENCA, G. 2006. Contrasting response of seedlings of two tropical species *Clusia minor* and *Clusia multiflora* to mycorrhizal inoculation in two soils with different pH. *Trees* **20**:593-600.
- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Reviews of Ecology Systematics* **27**:305-335.
- COLWEL, R.R. 2004. A tangled bank: reflections on the tree of life and human health. In: CRACRAFT, J., DONOGHUE, M.J. (Eds.). *Assembling The Tree of Life*. Oxford: Oxford University Press.
- COMITA, L.S., MULLER-LANDAU, H.C., AGUILAR, S. & HUBBELL, S.P. 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* **329**:330-332.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: BOER, P.J. & GRADWELL, G.R. (Eds.). *Dynamics of numbers in populations*. Wageningen: Center for Agricultural Publishing and Documentation.
- DALLING, J.W., SWAINE, M.D. & GARWOOD, N.C. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* **79**(2):564-578.
- DANIELI-SILVA, A., UHLMANN, A., VICENTE-SILVA, J. & STÜRMER, S.L. 2010. How mycorrhizal associations and plant density influence intra- and inter-specific competition in two tropical tree species: *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. and *Lafoensia pacari* A.St.-Hil. *Plant and Soil* **330**: 185-193.

- DIÉDHIYOU, A.G., GUÈYE, O., DIABATÉ, M., PRIN, Y., DUPONNOIS, R., DREYFUS, B. & BÂ, A.M. 2005. Contrasting responses to ectomycorrhizal inoculation in seedlings of six tropical African tree species. *Mycorrhiza* **16**:11-17.
- DOBSON, A. & CRAWLEY, M. 1994. Pathogens and the structure of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* **9**(10): 393-398.
- FENNER, M. & THOMPSON, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge: Cambridge University Press.
- FRECKLETON, R.P. & LEWIS, O.T. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society of London B* **273**: 2909-2916.
- GALLERY, R.E., DALLING, J.W. & ARNOLD, A.E. 2007. Diversity, host affinity, and distribution of seed-infecting fungi: a case study with *Cecropia*. *Ecology* **88**(3):582-588.
- GALLERY, R.E., MOORE, D.J.P. & DALLING, J.W. 2010. Interspecific variation in susceptibility to fungal pathogens in seeds of 10 tree species in the neotropical genus *Cecropia*. *Journal of Ecology* **98**:147-155.
- GAMAGE, H.K., SINGHAKUMARA, B.M.P. & ASHTON, M.S. 2004. Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology* **20**:525-534.
- GEHRING, C.A. 2003. Growth responses to arbuscular mycorrhizae by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species. *Plant Ecology* **167**:127-139.
- GILBERT, G.S. 2005. Dimensions of plant disease in tropical forests. In: BURSLEM, D.F.R.P., PINARD, M.A. & HARTLEY, S.E. (Eds.). *Biotic Interactions in the tropics - their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- GIVNISH, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* **87**:193-210.
- GRANDCOURT, A., EPRON, D., MONTPIED, P., LOUISANNA, E., BÉREAU, M., GARBAYE, J. & GUEHL, J. 2004. Contrasting responses to mycorrhizal inoculation and phosphorus availability in seedlings of two tropical rainforest tree species. *New Phytologist* **161**:865-875.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the

- regeneration niche. *Biological Reviews* **52**:107-145.
- GUADARRAMA, P., ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. & BRIONES, O. 2004b. Seedling growth of two pioneer tropical tree species in competition: the role of arbuscular mycorrhizae. *Euphytica* **138**:113-121.
- GUADARRAMA, P., ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. & ESTRADA-TORRES, A. 2004a. Phosphorus dependence in seedlings of a tropical pioneer tree: the role of arbuscular mycorrhizae. *Journal of Plant Nutrition* **27**(12): 2159-2174.
- HARMS, K.E., WRIGHT, S.J., CALDERÓN, O., HERNÁNDEZ, A. & HERRE, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**(30):493-495.
- HOOD, L.A., SWAINE, M.D. & MASON, P.A. 2004. The influence of spatial patterns of damping-off disease and arbuscular mycorrhizal colonization on tree seedling establishment in Ghanaian tropical forest soil. *Journal of Ecology* **92**:816-823.
- IKRAM, A., MAHMUD, A.W., GHANI, M.N., IBRAHIM, M.T. & ZAINAL, A.B. 1992. Field nursery inoculation of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. seedling rootstock with vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi. *Plant and Soil* **145**:231-236.
- JANOS, D.P. 1980a. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* **12**(2):56-64.
- JANOS, D.P. 1980b Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* **61**(1):151-162.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* **104**(940): 501-528.
- JAROSZ, A.M. & DAVELOS, A.L. 1995. Effects of disease in wild plant populations and the evolution of pathogen aggressiveness. *New Phytologist* **129**(3): 371-387.
- JOHNSON, N.C., GRAHAM, J.H. & SMITH, F.A. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* **135**(4):575-586.
- KARDOL, P., BEZEMER, T.M. & VAN DER PUTTEN, W.H. 2006. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* **9**:1080-1088.
- KARST, J., MARCZAK, L., JONES, M.D., TURKINGTON, R. 2008. The mutualism-parasitism continuum in ectomycorrhizas: a quantitative assessment using meta-analysis. *Ecology*

89(4):1032-1042.

- KIERS, E.T., LOVELOCK, C.E., KRUEGER, E.L. & HERRE, E.A. 2000. Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *EcologyLetters* **3**:106-113.
- KLIRONOMOS, J.N. 2002 Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* **417**(2):67-70.
- KLUGER, C.G., DALLING, J.W., GALLERY, R.E., SANCHEZ, E., WEEKS-GALINDO, C. & ARNOLD, A.E. 2008. Host generalists dominate fungal communities associated with seeds of four neotropical pioneer species. *Journal of Tropical Ecology* **24**:351-354.
- MANGAN, S.A., HERRE, E.A. & BEVER, J.D. 2010a. Specificity between Neotropical tree seedlings and their fungal mutualists leads to plant-soil feedback. *Ecology* **91**(9):2594-2603.
- MANGAN, S.A., SCHNITZER, S.A., HERRE, H.A., MACK, K.M.L., VALENCIA, M.C., SANCHEZ, E.I., BEVER, J.D. 2010b. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* **466**(5):752-755.
- MCCARTHY-NEUMANN, S. & KOBE, R.K. 2010. Conspecific plant-soil feedbacks reduce survivorship and growth of tropical tree seedlings. *Journal of Ecology* **98**:396-407.
- MCCARTHY-NEUMANN, S., KOBE, R.K. 2008. Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings. *Ecology* **89**(7):1883-1892.
- METZ, M.R., SOUSA, W.P. & VALENCIA, R. 2010. Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology* **91**(12):3675-3685.
- MICHELSEN, A. 1993. Growth improvement of Ethiopian acacias by addition of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi or roots of native plants to non-sterile nursery soil. *Forest Ecology and Management* **59**:193-206.
- MILLS, K.E. & BEVER, J.D. 1998. Maintenance of diversity within plant communities: soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology* **79**(5):1595-1601.
- MOYERSOEN, B., ALEXANDER, I.J. & FITTER, A.H. 1998. Phosphorus nutrition of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tree seedlings from a lowland tropical rain forest in Korup National Park, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* **14**:47-61.

- MUTHUKUMAR, T., UDAIYAN, K. & RAJESHKANNAN, V. 2001. Response of neem (*Azadirachta indica* A . Juss) to indigenous arbuscular mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing and asymbiotic nitrogen-fixing bacteria under tropical nursery conditions. *Biological Fertility Soils* **34**:417-426.
- NEWBERY, D.M., ALEXANDER, I.J. & ROTHER, J.A. 2000. Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal trees in rain forest? *New Phytologist* **147**:401-409.
- NORGHAUER, J.M., NEWBERY, D.M., TEDERSOO, L., CHUYONG, G.B. 2010. Do fungal pathogens drive density-dependent mortality in established seedlings of two dominant African rain-forest trees? *Journal of Tropical Ecology* **26**:293-301.
- ONGUENE, N.A. & KUYPER, T.W. 2002. Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza* **12**:13-17.
- PACKER, A. & CLAY, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* **404**(16):278-281.
- PACKER, A. & CLAY, K. 2004. Development of negative feedback during successive growth cycles of black cherry. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271**: 317-324.
- PASQUALINI, D., UHLMANN, A. & STÜRMER, S.L. 2007. Arbuscular mycorrhizal fungal communities influence growth and phosphorus concentration of woody plants species from the Atlantic rain forest in South Brazil. *Forest Ecology and Management* **245**:148-155.
- PRINGLE, E.G., ÁLVAREZ-LOAYZA, P. & TERBORGH, J. 2007. Seed characteristics and susceptibility to pathogen attack in tree seeds of the Peruvian Amazon. *Plant Ecology* **193**:211-222.
- RAMOS-ZAPATA, J., ORELLANA, R., GUADARRAMA, P. & MEDINA-PERALTA, S. 2009. Contribution of mycorrhizae to early growth and phosphorus uptake by a neotropical palm. *Journal of Plant Nutrition* **32**:855-866.
- READ, D. 1997 Mycorrhizal fungi: the ties that bind. *Nature* **388**(7):517-518.
- REYNOLDS, H.L., PACKER, A., BEVER, J.D. & CLAY, K. 2003. Grassroots ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology*

84(9):2281-2291.

- RUIBO, L., SHIXIAO, Y., YONGFAN, W., CHRISTIAN, S. & RUNGUO, Z. 2009. Distance-dependent effects of soil-derived biota on seedling survival of the tropical tree legume *Ormosia semicastrata*. *Journal of Vegetation Science* **20**:527-534.
- SAIKKONEN, K., FAETH, S.H., HELANDER, M. & SULLIVAN, T.J. 1998. Fungal endophytes: a continuum of interactions with host plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**:319-343.
- SIMARD, S.W. & DURALL, D.M. 2004. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany* **82**:1140-1165.
- SIMARD, S.W., PERRY, D.A., JONES, M.D., MYROLD, D.D., DURALL, D.M. & MOLINAK, R. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* **388**(7):579-582.
- SIQUEIRA, J.O. & SAGGIN-JÚNIOR, O.J. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* **11**:245-255.
- SIQUEIRA, J.O., CARNEIRO, M.A.C., CURI, N., ROSADO, S.C.S.R. & DAVIDE, A.C. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* **107**:241-252.
- SOLTIS, P.S., SOLTIS, D.E., CHASE, M.W., ENDRESS, P.K. & CRANE, P.R. 2005. The diversification of flowering plants. In: CRACRAFT, J. & DONOGHUE, M.J. (Eds.). *Assembling The Tree of Life*. Oxford: Oxford University Press.
- SWAMY, V. & TERBORGH, J.W. 2010. Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* **98**:1096-1107.
- THOMPSON, J.N., REICHMAN, O.J., MORIN, P.J., POLIS, G.A., POWER, M.E., STERNER, R.W., COUCH, C.A., GOUGH, L., HOLT, R., HOOPER, D.U., KEESING, F., LOVELL, C.R., MILNE, B.T., MOLLES, M.C., ROBERTS, D.W. & STRAUSS, S.Y. 2001. Frontiers of Ecology. *BioScience* **51**(1):15-24.
- TORSVIK, V. & ØVREÅS, L. 2002. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology* **5**:240-245.

- TUOMI, J., KYTOVIITA, M., HARDLING, R. 2001. Cost efficiency of nutrient acquisition and the advantage of mycorrhizal symbiosis for the host plant. *Oikos* **92**: 62–70.
- TURJAMAN, M., TAMAI, Y., SANTOSO, E., OSAKI, M. & TAWARAYA, K. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi increased early growth of two nontimber forest product species *Dyera polyphylla* and *Aquilaria filaria* under greenhouse conditions. *Mycorrhiza* **16**:459-464.
- TURNER, I.M., BROWN, N.D. & NEWTON, A.C. 1993. The effect of fertilizer application on dipterocarp seedling growth and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management* **57**:329-337.
- VAN DER HEIJDEN, M.G.A. & HORTON, T.R. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* **97**:1139-1150.
- VAN DER HEIJDEN, M.G.A. & SANDERS, I.R. 2002. *Mycorrhizal Ecology*. New York: Springer.
- VAN DER HEIJDEN, M.G.A., BARDGETT, R.D. & VAN STRAALLEN, N.M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **11**:296-310.
- VAN DER PUTTEN, W.H. & PETERS, B.A.M. 1997 How soil-borne pathogens may affect plant competition. *Ecology* **78**(6):1785-1795.
- VAN DER PUTTEN, W.H. 2000. Pathogen-driven forest diversity. *Nature* **404**(16):232-233.
- VAN DER PUTTEN, W.H., VAN DIJK, C. & PETERS, B.A.M. 1993 Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* **362**(4):53-56.
- VITOUSEK, P.M., CASSMAN, K., CLEVELAND, C., CREWS, T., FIELD, C.B., GRIMM, N.B., HOWARTH, R.W., MARINO, R., MARTINELLI, L., BASTETTER, E.B. & PRENT, J.I. 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* **57/58**:1-45.
- ZANDEVALLI, R.B., DILLENBURG, L.R. & SOUZA P.V.D. 2004. Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with the mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. *Applied Soil Ecology* **25**:245-255.
- ZANGARO, W., BONONI, V.L.R. & TRUFEN, S.B. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in south Brazil. *Journal of Tropical*

Ecology **16**:603-621.

ZANGARO, W., NISHIDATE, F.R., CAMARGO, F.R.S., ROMAGNOLI, G.G. & VANDRESSEN, J.

2005. Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **21**:529-540.

ZANGARO, W., NISHIDATE, F.R., VANDRESEN, J, ANDRADE, G. & NOGUEIRA, M.A. 2007.

Root mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **23**:53-62.

ZANGARO, W., NISIZAKI, S.M.A., DOMINGOS, J.C.B. & NAKANO, E.M. 2003. Mycorrhizal

response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **19**:315-324.

Considerações finais

No presente estudo investigamos se padrões presentes nas comunidades arbóreas adultas em florestas de restinga podem ter sua origem nas fases iniciais de estabelecimento destas espécies. Nosso modelo de estudo foram duas florestas de restinga que diferem quanto aos níveis de abertura de dossel e quanto às idades. No Capítulo 1 verificamos que, em geral, o desempenho das espécies, durante a fase de plântula, não foi necessariamente melhor na floresta em que são mais abundantes como adultos (exceto para sobrevivência de *Clusia criuva*). O crescimento de cinco das seis espécies não diferiu entre as duas florestas estudadas, mas por outro lado, foi muito mais vigoroso para os indivíduos cultivados no viveiro durante o mesmo período de tempo. Apesar de crescerem muito pouco em campo, as taxas de sobrevivência finais foram altas de modo geral. Assim, as espécies estudadas têm potencial para crescerem quando as condições são favoráveis (menor limitação de recursos e ausência de inimigos naturais), mas podem permanecer no sub-bosque crescendo muito pouco. Além disso, diferente do esperado inicialmente a principal causa de mortalidade não foi o ataque de microorganismos do solo, e este tipo de morte não foi mais comum na floresta mais sombreada. Por outro lado, a herbivoria severa foi a principal causa de mortalidade. Além disso, a herbivoria em intensidades moderadas e a presença de manchas foliares foram observadas em quase todas as plântulas cultivadas em campo. Desta forma, propomos que a interação entre a disponibilidade de recursos e a herbivoria possa ser um dos principais filtros ambientais atuando nas florestas estudadas, e que possa causar partição de hábitat entre as espécies arbóreas. Por fim, não encontramos evidência no Capítulo 1 de que ocorra um conflito entre crescimento e sobrevivência nas espécies estudadas.

No Capítulo 2 investigamos se o conflito entre tamanho e número de sementes pode gerar padrões diferentes nas comunidades arbóreas adultas e se as diferenças são governadas pelas diferenças de disponibilidade de luz ou de idade das florestas. Verificamos que, como previsto pelo conflito entre tamanho e número de sementes, a capacidade de dispersão ativa esteve negativamente relacionada ao tamanho de sementes e que a produção média de sementes foi sempre baixa para as espécies de sementes grandes. A floresta de restinga alta (RA), que é mais antiga e mais sombreada que a floresta de restinga baixa (RB), apresentou maiores tamanhos médios de sementes dos adultos estabelecidos e também maior amplitude de tamanho de sementes. Estas observações estão de acordo com nossa hipótese de que a capacidade de dispersão das espécies governa a distribuição de tamanhos de sementes entre as duas florestas. Se a disponibilidade de luz governasse a distribuição de tamanhos de sementes, e de acordo com a demanda conflitante entre tolerância e fecundidade (Muller-Landau 2010), esperaríamos que a RA concentrasse principalmente as espécies de maiores tamanhos de sementes, pois as sementes pequenas apresentariam pior desempenho na floresta mais sombreada. Além disso, a RB apresentaria maior amplitude de tamanhos de sementes, pois não haveria restrição no estabelecimento dos diferentes tamanhos de sementes. Assim, como a RB apresentou concentração de espécies e indivíduos nas menores classes de tamanho de sementes e como sua composição florística está aninhada na composição da RA, propomos que estas florestas formem uma cronossequência. Neste caso, a RB, sendo mais jovem, concentra as espécies de menores tamanhos de

sementes, mais hábeis na colonização, enquanto a RA, sendo mais antiga, já foi colonizada por espécies com todos os tamanhos de sementes. Esta nossa hipótese parece coerente quando examinamos os dados de tamanho de sementes das espécies arbóreas da floresta de encosta, localizada na mesma área de estudo. Assim, propomos que a capacidade de dispersão das espécies seja um fator essencial na estruturação das comunidades vegetais de restinga. Nosso estudo tratou apenas de formações florestais, mas como as formações de restinga possuem outros tipos de formações não arbóreas, é necessário que estudos futuros verifiquem o papel da dispersão das espécies na estruturação destas outras formações. Marques e Oliveira (2005) já nos dão um indício de que o tipo de síndrome de dispersão predominante muda de zoocórica nas formações de restinga mais antigas e florestais, para anemocórica, nas formações mais recentes e próximas da linha da praia.

No Capítulo 3 verificamos que, ainda que a mortalidade por patógenos de solo tenha sido apontada pelos estudos clássicos como uma importante causa de mortalidade das plântulas tropicais na sombra, poucos estudos testaram essa hipótese e os fatores relacionados a esta causa de morte. Não está claro quais características das plantas estão associadas a maior suscetibilidade aos patógenos do solo. Nenhum estudo testou a relação com a densidade da madeira e os que testaram a associação com características das sementes não encontraram relação significativa com a suscetibilidade aos patógenos de solo. Mesmo em relação a espécies com diferentes níveis de tolerância ao sombreamento os resultados obtidos são inesperados, pois um estudo encontrou maior suscetibilidade nas espécies mais tolerantes ao sombreamento. Assim, ainda que a mortalidade por patógenos do solo seja maior em grandes densidades de plântulas próximo da planta-mãe, e desta forma contribua para a manutenção da diversidade, é possível que este tipo de morte não seja importante para a partição de hábitat entre espécies vegetais ao longo de gradientes de luz. Este fato seria coerente com nossos resultados no Capítulo 1, no qual não verificamos maior mortalidade por patógenos do solo na floresta mais sombreada. Por outro lado, os resultados obtidos no Capítulo 3 em relação às interações positivas da micro-biota do solo com as plântulas apontaram para a importância da associação das plantas com fungos micorrízicos, em especial nas áreas de baixa disponibilidade de nutrientes e água e de alta luminosidade. Assim este tipo de associação pode ser importante para a estruturação das florestas de restinga, que em geral possuem solos com baixa disponibilidade de matéria orgânica. E esta associação pode ser especialmente importante nos estágios iniciais de formação das restingas, pois estudos encontrados neste capítulo indicam que as espécies de estágios iniciais são mais dependentes da colonização micorrízica que as espécies mais tardias.

Por fim, o presente estudo destaca-se por ter sido o primeiro a acompanhar as causas de morte de plântulas de espécies de restinga em campo. Como diversos fatores atuam simultaneamente em condições naturais, o desempenho final das plantas pode ser muito diferente do encontrado em condições artificiais. Por outro lado, como alguns sintomas das plântulas evoluem rapidamente em morte, para quantificar as causas de morte, estudos deste tipo exigem grande esforço de trabalho de campo, o que diminui a viabilidade de estudos de longa duração. Além disso, o presente estudo utilizou dados que a princípio são apenas observacionais (chuva de sementes e descrição da

comunidade adulta) para testar hipóteses de grande importância em termos de teoria ecológica. Por exemplo, apesar da grande difusão na literatura do conflito entre tamanho e número de sementes, são raros os estudos que testam se de fato este conflito gera diferenças na capacidade de dispersão das espécies e que implicações traz para o estabelecimento das comunidades adultas. Por último, o presente estudo propõe um modelo de estruturação das florestas de restinga que não está associado às condições edáficas, que em geral são destacadas para este tipo de formação, nem associado às condições de luminosidade, como é previsto por muitos estudos clássicos na teoria ecológica. Assim, propomos que o tamanho de sementes, uma característica ligada ao nicho de regeneração das espécies, possa ser responsável por padrões presentes nas comunidades adultas. Desta forma, ressaltamos a importância de incluir as fases iniciais do ciclo de vida das plantas para compreender os padrões das comunidades adultas.

Anexos

Anexo 1: Informações sobre as espécies presentes como indivíduos adultos nas floresta de restinga alta (RA) e de restinga baixa (RB). Dados de tamanho de sementes foram coletados da literatura e somente para as espécies zoocóricas. Quando a espécie não é zoocórica está indicado a síndrome de dispersão na coluna “comprimento (mm)”. Para apenas duas espécies zoocóricas os dados de tamanho de sementes não foram encontrados na literatura (indicado com NA na coluna “comprimento (mm)”). Referências: de onde foram extraídos os valores de tamanho de sementes.

Espécie	Família	Abundância adultos		Tamanho Sementes	
		RA	RB	comprimento (mm)	Referências
<i>Abarema brachystachya</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes	Mimosaceae	1	2	autocorica	
<i>Abarema langsдорffii</i> (Benth.) Barneby & J.W. Grimes	Mimosaceae	2	0	autocorica	
<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	Lauraceae	2	0	12,0	Wanderley <i>et al.</i> 2003
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	7	0	5,0	Galleti <i>et al.</i> 2011
<i>Alibertia myrciifolia</i> Spruce ex K. Schum.	Rubiaceae	2	1	3,0	Margalho <i>et al.</i> 2009
<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	Rubiaceae	64	12	4,0	Marimon & Felfili 2006
<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) J.F. Macbr.	Fabaceae	51	120	37,5	Guimarães Jr. <i>et al.</i> 2008
<i>Aniba viridis</i> Mez	Lauraceae	12	0	25	Wanderley <i>et al.</i> 2003
<i>Aparisthium cordatum</i> (Juss.) Baill.	Euphorbiaceae	26	0	autocorica	
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	Arecaceae	24	0	38,86	Cazetta 2008
<i>Bactris setosa</i> Mart	Arecaceae	0	0	12,03	Cazetta 2008
<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes	Mimosaceae	23	4	autocorica	
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae	5	32	4,13	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	22	5	6,94	Cazetta 2008
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Clusiaceae	60	18	20,75	Cazetta 2008
<i>Calyptanthes concinna</i> DC.	Myrtaceae	8	56	3,38	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Cecropia pachystachya</i> (Schott) Rizzini	Cecropiaceae	1	0	3,0	Galleti <i>et al.</i> 2011

* continuação Anexo 1

Espécie	Família	RA	RB	comprimento (mm)	Referências
<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) P.S. Green	Oleaceae	3		0 NA	
<i>Clethra scabra</i> Pers.	Clethraceae	2		2 anemocorica	
<i>Cybianthus peruvianus</i> (A. DC.) Miq.	Myrsinaceae	1	1	5,17	Cazetta 2008
<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	Thymelaeaceae	1	4	4,1	Paise 2005
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr	Lauraceae	9	0	19,44	Marques & Oliveira 2005
<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) Schult.	Erythroxylaceae	1	73	6,95	Cazetta 2008
<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral	Myrtaceae	0	0	16,39	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Eugenia stigmata</i> DC.	Myrtaceae	5	0	16,67	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Eugenia sulcata</i> Spring	Myrtaceae	12	1	8,53	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg	Myrtaceae	5	1	11,41	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Arecaceae	451	61	12,05	Cazetta 2008
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	Clusiaceae	40	0	25,24	Cazetta 2008
<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	Arecaceae	6	1	7,12	Cazetta 2008
<i>Gomidesia affinis</i> (Cambess.) D. Legrand	Myrtaceae	8	0	9,7	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Gomidesia fenzliana</i> O. Berg	Myrtaceae	7	133	3,73	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Gomidesia schaueriana</i> O. Berg	Myrtaceae	19	1	5,61	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Gordonia fruticosa</i> (Schrad.) H. Keng	Theaceae	1	2	anemocorica	
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	7	25	6,08	Cazetta 2008
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	Meliaceae	8	0	10,88	Cazetta 2008
<i>Gutteria australis</i> A. St.Hil.	Annonaceae	18	6	7,42	Cazetta 2008
<i>Hedyosmum brasiliense</i> Mart. Ex Miq	Chloranthaceae	5	0	3,03	Cazetta 2008
<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	Olacaceae	28	0	11,56	Cazetta 2008
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. Ex DC.	Chrysobalanaceae	2	1	7,73	Cazetta 2008
<i>Humiriastrum dentatum</i> (Casar.) Cuatrec.	Humiriaceae	7	1	autocorica	

* continuação Anexo 1

Espécie	Família	RA	RB	comprimento (mm)	Referências
<i>Hymenolobium janeirense</i> Kuhlms.	Fabaceae	3		0 autocorica	
<i>Ilex amara</i> (Vell.) Loes	Aquifoliaceae	2	12	3,52	Cazetta 2008
<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	Aquifoliaceae	1	18	2,85	Marques & Oliveira 2005
<i>Ilex theezans</i> Mart.	Aquifoliaceae	4	691	4,75	Cazetta 2008
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	Bignoniaceae	7		1 anemocorica	
<i>Malouetia arborea</i> (Vell.) Miers	Apocynaceae	0		0 anemocorica	
<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	Sapotaceae	32	1	14,26	Cazetta 2008
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae	1		0 autocorica	
<i>Marlierea racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk	Myrtaceae	39	0	11,93	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	Sapindaceae	12	0	12,0	Marques & Oliveira 2005
<i>Maytenus robusta</i> (Reissek)	Celastraceae	4	13	7,58	Cazetta 2008
<i>Miconia chartacea</i> Triana	Melastomataceae	1		0 anemocorica	
<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	Melastomataceae	13		5 anemocorica	
<i>Miconia saldanhaei</i> Cogn.	Melastomataceae	0		0 anemocorica	
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	Monimiaceae	2	0	8,98	Cazetta 2008
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	Myrtaceae	0	0	5,93	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Myrcia bicarinata</i> (O. Berg.) D. Legrand	Myrtaceae	3	112	3,89	Cazetta 2008
<i>Myrcia glabra</i> (O. Berg.) D. Legrand	Myrtaceae	5	1	4,29	Marques & Oliveira 2005
<i>Myrcia grandiflora</i> (O. Berg) Nied.	Myrtaceae	13	0	8,89	Marques & Oliveira 2005
<i>Myrcia insularis</i> Gardner	Myrtaceae	3	0	9,45	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Myrcia multiflora</i> DC.	Myrtaceae	14	46	3,51	Staggemeier <i>et al.</i> 2010
<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	Myrtaceae	1	0	1,0	Galleti <i>et al.</i> 2011
<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk.	Myrtaceae	90	1	6,7	Staggemeier <i>et al.</i> 2010

* continuação Anexo 1

Espécie	Família	RA	RB	comprimento (mm)	Referências
<i>Myrcia rostrata</i> DC.	Myrtaceae	0	63	7,52	Cazetta 2008
<i>Nectandra grandiflora</i> Nees & C. Mart. Ex Nees	Lauraceae	1	1	20,0	Wanderley <i>et al.</i> 2003
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees	Lauraceae	7	0	14,17	Marques & Oliveira 2005
<i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand	Myrtaceae	1	0	14,0	Galleti <i>et al.</i> 2011
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Baitello	Lauraceae	17	0	30,0	Wanderley <i>et al.</i> 2003
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	1	0	8,0	Galleti <i>et al.</i> 2011
<i>Ocotea pulchella</i> Mart	Lauraceae	51	261	7,19	Cazetta 2008
<i>Ocotea pulchra</i> Vattimo	Lauraceae	0	0	10,0	Wanderley <i>et al.</i> 2003
<i>Ocotea venulosa</i> (Nees) Baitello	Lauraceae	3	0	8,0	Wanderley <i>et al.</i> 2003
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	Fabaceae	15	11	11,2	Marques & Oliveira 2005
<i>Ouratea parviflora</i> (A. DC.) Baill.	Ochnaceae	0	0	5,0	Salvador <i>et al.</i> 2010
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill	Euphorbiaceae	38	31	4,6	Marques & Oliveira 2005
<i>Persea cf. Pyrifolia</i> Nees & Mart. Ex Nees	Lauraceae	2	0	7,0	Alves Costa & Eterovick 2007
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	Myrtaceae	2	22	4,03	Cazetta 2008
<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzch ex Endl.	Podocarpaceae	0	0	2,7	Wanderley <i>et al.</i> 2002
<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.	Rubiaceae	14	1	12,0	Galleti <i>et al.</i> 2011
<i>Pouteria beaurepairei</i> (Glaz. & Raunk.) Baehni	Sapotaceae	21	8	16,4	Marques & Oliveira 2005
<i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	Myrtaceae	16	86	3,43	Cazetta 2008
<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	Myrsinaceae	0	2	3,0	Wanderley <i>et al.</i> 2005
<i>Rapanea guianensis</i> Aubl.	Myrsinaceae	0	1	4,0	Wanderley <i>et al.</i> 2005
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez	Myrsinaceae	5	9	4,22	Wanderley <i>et al.</i> 2005
<i>Rapanea venosa</i> (A. DC.) Mez	Myrsinaceae	2	34	4,27	Cazetta 2008
<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Fordin	Araliaceae	85	2	7,0	Flaschi 2007
<i>Siphoneugena guilfoyleiana</i> Proença	Myrtaceae	2	116	5,8	Cazetta 2008

* continuação Anexo 1

Espécie	Família	RA	RB	comprimento (mm)	Referências
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	4	0	11,0	Galletti <i>et al.</i> 2011
<i>Styrax glaber</i> Sw.	Styracaceae	2	0	NA	
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Areaceae	1	0	19,97	Cazetta 2008
<i>Symplocos laxiflora</i> Benth.	Symplocaceae	1	0	16,01	Cazetta 2008
<i>Tabebuia alba</i> (Cham.) Sandwith	Bignoniaceae	3	0		anemocorica
<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.	Bignoniaceae	3	0		anemocorica
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	41	4	10,44	Cazetta 2008
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	Pentaptyllaceae	13	276	5,83	Cazetta 2008
<i>Tibouchina trichopoda</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes	Melastomataceae	1	0		anemocorica
<i>Weinmannia paulliniifolia</i> Pohl. ex. Ser.	Cunoniaceae	0	3		anemocorica
<i>Ximenia americana</i> L.	Olacaceae	0	0	21,8	Cazetta 2008 Alves Costa & Eterovick
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng	Annonaceae	2	0	8,0	2007
<i>Xylopia langsdorffiana</i> A. St.-Hil. & Tul.	Annonaceae	90	1	8,62	Cazetta 2008

Referências

- ALVES-COSTA C.P. & ETEROVICK, P.C. 2007. Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecologica* **32**:77-92.
- CAZETTA, E. 2008. *Variação morfológica e química dos frutos na escolha dos animais Frugívoros da Mata Atlântica*. Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.
- GALLETI, M., PIZO, M.A. & MORELLATO, L.P.C. 2011. Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest. *Biota Neotropica* **11**(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1/en/abstract?article+bn02811012011>.
- GUIMARÃES, P.R.J., GALETTI, M. & JORDANO, P. 2008. Seed Dispersal Anachronisms: Rethinking the Fruits Extinct Megafauna Ate. *Plos One* doi:10.1371/journal.pone.0001745
- MARGALHO, L.M., ROCHA, A.E.S. & SECCO, R.S. 2009. Rubiaceae Juss. da restinga da APA de Algodal/Maiandeuá, Maracanã, Pará, Brasil. *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais* **4**(3)303-339.
- MARIMON, B.S. & FELFILI, J.M. 2006. Chuva de sementes em uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. e em uma floresta mista adjacente no Vale do Araguaia, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **20**(2): 423-432.
- MARQUES, M.C.M. & OLIVEIRA, P.E.A.M. 2005. Características reprodutivas das espécies vegetais da planície litorânea. In: Marques, M.C.M., & Britez, R.M. (Eds.) *História Natural e Conservação da Ilha do Mel*. Editora da Universidade Federal do Paraná
- PAISE, G. & VIEIRA, E.M. 2005. Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **28**(3):615-625.
- SALVADOR, G.S., CERVI, A.C., BROTTTO, M.L. & SANTOS, E.P. 2010. A família Ochnaceae DC. no estado do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **24**(2): 423-434.
- STAGGEMEIER, V.G., DINIZ-FILHO, J.A.F. & MORELLATO, L.P.C. 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology* **98**:1409-1421.
- WANDERLEY, M.G.L., SHEPHERD, G.J., GIULIETTI, A.M. & MELHEN, T.S. 2003. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Volume 3. São Paulo: Fapesp RiMa
- WANDERLEY, M.G.L., SHEPHERD, G.J., GIULIETTI, A.M. & MELHEN, T.S. 2005. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Volume 4. São Paulo: Fapesp RiMa.
- WANDERLEY, M.G.L., SHEPHERD, G.J., GIULIETTI, A.M., MELHEN, T.S., BITTRICH, V. & KAMEYAMA, C. 2002. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Volume 2. São Paulo: Editora Hucitec.

