

Universidade Federal de São Carlos

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Paulo Rubim

FATORES QUE INFLUENCIAM A DISTRIBUIÇÃO DA HERBÁCEA
HELICONIA ACUMINATA L. C. RICH (HELICONIACEAE) EM SUBOSQUE
NA AMAZÔNIA CENTRAL

Orientadora: Dra Dalva Maria da Silva Matos

São Carlos

Março de 2014

Universidade Federal de São Carlos

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Paulo Rubim

FATORES QUE INFLUENCIAM A DISTRIBUIÇÃO DA HERBÁCEA
HELICONIA ACUMINATA L. C. RICH (HELICONIACEAE) EM SUBOSQUE
NA AMAZÔNIA CENTRAL

Orientador: Dra. Dalva Maria da Silva Matos

Co-orientador: Dr. Emilio M. Bruna

Tese apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Recursos Naturais,
do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde,
da Universidade Federal de São Carlos, sob
a orientação de Dra Dalva Maria da S. Matos

São Carlos

Março de 2014

Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar

R896fi Rubim, Paulo.
Fatores que influenciam a distribuição da herbácea
Heliconia acuminata L. C. Rich (Heliconiaceae) em
subosque na Amazônia central / Paulo Rubim. -- São Carlos
: UFSCar, 2014.
97 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos,
2014.

1. Plantas. 2. *Heliconia acuminata*. 3. Plantas -
reprodução. 4. Amazônia Central. 5. Ecologia. I. Título.

CDD: 581 (20^a)

PAULO RUBIM

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovada em 11 de março de 2014

BANCA EXAMINADORA

Presidente *Dalva M. Silva Matos*
Prof. Dra.. Dalva Maria da Silva Matos
(Orientadora)

1º Examinador *Odete Rocha*
Prof. Dra. Odete Rocha
PPGERN/UFSCar

2º Examinador *Marcus Vinícius*
Prof. Dr. Marcus Vinícius
UFRJ/Rio de Janeiro-RJ

3º Examinador *M. T. Grombone*
Prof. Dra. Maria Tereza Grombone Guaratini
Instituto de Botânica/São Paulo-SP

4º Examinador *Henrique E. M. Nascimento*
Prof. Dr. Henrique Eduardo Mendonça Nascimento
INPA/Manaus-AM

Agradecimentos

Agradeço aos pesquisadores que me auxiliaram em todas as fases do desenvolvimento dessa tese: Dalva M. Matos, Emilio Bruna e Maria Uriarte.

Agradeço a toda equipe de apoio do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. A todos os amigos e pesquisadores do Instituto de Pesquisas da Amazônia, em especial ao Bakuzinho (Osmildo Ferreira) e Jeferson Valsko por todos esses anos de companheirismo em campo. A todos os estagiários que auxiliaram o Projeto Heliconia desde 2007 em Manaus e aos amigos do PPGERN em São Carlos. A National Science Foundation (apoio DEB-0614339 e DEB-0614149) pelo apoio financeiro às coletas de campo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela concessão à bolsa e reserva técnica que possibilitaram continuidade das coletas mesmo morando em São Paulo. E, finalmente, a esposa Giovana por ficar ao meu lado nos momentos mais difíceis e a minha mãe, que me entendeu em todos esses anos morando na Amazônia.

Sumário

Resumo	3
Abstract:	4
Capítulo I.....	12
Avaliação experimental do crescimento dependente da densidade em plântulas de herbácea do subosque Amazônico.....	12
Abstract:	13
Introdução.....	14
Material e métodos.....	16
Resultados.....	21
Discussão	28
Capítulo II.....	36
Efeito de vizinhança na reprodução de herbácea de subosque amazônico.....	36
Introdução.....	38
Métodos.....	40
Resultados.....	44
Discussão	47
Capítulo III.....	65
Alta densidade potencializa dispersão de herbácea amazônica	65
Abstract:	66
Introdução.....	67

Métodos.....	68
Resultados.....	74
Discussão	79
Conclusão geral	97

Resumo

Os fatores determinantes da distribuição de espécies são continuamente questionados por pesquisadores. O que sabemos é que dependendo da escala de abordagem tais padrões podem responder com diferentes magnitudes. Fizemos três abordagens com diferentes delineamentos experimentais com uma espécie de planta comum do subosque da Amazônia central. Os resultados indicam que plântulas podem crescer menos quando sozinhas em ambiente natural, entretanto, estes resultados não foram observados experimentalmente. A frequência e intensidade reprodutiva foram inconstante espacial e temporalmente, onde entre os efeitos de vizinhança, a luz explicou a maior parte de sua variação. A abordagem desses mecanismos em grande escala torna-se menos representativa devido a distribuição dos componentes do solo associados as variações altimétricas na paisagem definir os padrões de sua distribuição. Entretanto a emergência de plântulas depende do número de indivíduos aptos a reprodução, que por sua vez depende de condições favoráveis de solo e altimetria ao longo da paisagem. Dentro desse cenário, os motivos determinantes dos padrões que definem seu crescimento, reprodução e distribuição de *H. acuminata* são analisados nos três capítulos que aqui seguem.

Abstract:

The determinants of species distribution are continually questioned by researchers. What we know is that depending on the scale of approach such patterns may respond with different magnitudes. We did three approaches with different experimental designs with a common understory plant specie in central Amazonia. In the first chapter, we tested for the density-dependence on growth and mortality of seedlings. The results indicate that seedlings can grow less when alone in the natural environment, however, not observed experimentally. The second chapter, we describe the effects of neighborhood in reproductive effort. The reproductive frequency and intensity proved inconsistent spatially and temporally, the light was best explained the variation between neighborhood effects. And finally we explore the explanatory factors on *Heliconia acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae), distribution in mesoscale and landscape scale. The mechanims approach on a landscape scale becomes less representative by soil components distribution associated with altimetry in landscape set distribution patterns. The seedling emergence spatial pattern overlaps with the density in breeding and reproductive individuals, increase in occupancy around these individuals, independent of sample scale. In this scenario, we analyzed the density-dependence effects, neighbor effects and explanatory factors on *H. acuminata* in the three following chapter.

Introdução geral

Os fatores que influenciam os padrões de distribuição dos organismos na natureza sempre intrigaram desde os primeiros botânicos naturalistas com também vêm levantando vários questionamentos pelos atuais pesquisadores. Diversas causas podem ser enumeradas como determinantes para os padrões de distribuição dos organismos na natureza, mas a influência de cada um desses fatores vai depender da escala de estudo. Em escala global, a qual relaciona-se com diferenças em temperaturas, precipitação e insolação e as barreiras físicas, oriundas das formações continentais, condicionaram formações de biomas propícios à distribuição específica de organismos. Além disso, os padrões de distribuição atualmente encontrados em escala global podem ser reflexos de pretéritos pulsos de expansão e retração das vegetações regidas pelo clima e, conseqüentemente, de seus organismos (Haffer, 1969; Porto *et al.*, 2013). Por outro lado, em escala regional no nível ecossistêmico, no qual uma espécie possa ocorrer é esperado que a densidade dos indivíduos da população não tenha distribuição uniforme, pois a probabilidade de estabelecimento relaciona-se positivamente com a densidade (Courchamp *et al.*, 2008). Para as plantas terrestres, fatores determinísticos ambientais foram mostrados como determinantes para a distribuição de plantas terrestres tal como a variação nos gradientes ambientais (Vormisto *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2008), mas fatores estocásticos principalmente relacionados a limitação de dispersão também são considerados efetivamente determinantes (Clark *et al.*, 1999b; Nathan & Muller-Landau, 2000).

Ao nível populacional e individual, relações refinadas podem surgir, como a competição interespecífica em plantas movidas pelos efeitos da densidade (Comita *et al.*, 2010; Piao *et al.*, 2013), principalmente em seus períodos iniciais de desenvolvimento (Matos *et al.*, 1999), que podem passar para outros estágios ontogenéticos e afetar a população adulta (Sletvold, 2005). Dessa forma, as relações dependentes da densidade em plântulas justificam os aspectos críticos da manutenção da diversidade em florestas tropicais (Harms *et al.*, 2000).

Além das relações de densidade, características reprodutivas são cruciais para definir os padrões de distribuição. Plantas com alta fecundidade, por exemplo, podem apresentar maior probabilidade de ocupação de novas áreas (Sagnard *et al.*, 2011). No entanto, o desempenho reprodutivo depende das condições ambientais localmente, tais os tipos de solos, quantidade de luz incidente e densidades inter e intraespecífica (Casper & Jackson, 1997; Uriarte *et al.*, 2004; Castillo *et al.*, 2010), que também regulam a quantidade de propágulos que se ajustam às taxas de recrutamento (Silander & Pacala, 1985).

Em escala superior a de vizinhança, a distribuição em mesoescala ~ 10 km² em nível de comunidade de plantas arbóreas e herbáceas são definidas pelos componentes do solo e variações topográficas (Costa *et al.*, 2005; Bohlman *et al.*, 2008). Entretanto, nossa espécie focal, uma herbácea muito comum no subosque amazônico (*Heliconia acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae)) não teve sua distribuição explicada em trabalhos em nível de comunidade. Essa espécie distribui-se por todas as fisionomias amazônicas, possui dependência de polinização e dispersão realizada por aves. Sua

ampla distribuição reflete eficiência nos processos colonização, entretanto é muito sensível aos efeitos de fragmentação, foco principal das pesquisas realizadas com essa espécie na Amazônia central. O desenho amostral das pesquisas realizadas com *Heliconia acuminata* até então não possuíam delimitação considerando o fator espaço, bem como distância entre os indivíduos coespecíficos ou heterospecífico enfatizando os fatores determinantes de sua distribuição e reprodução na paisagem em diferentes escalas.

Nesse estudo seguimos a definição de escala proposta por Kollmann (2000) sendo: escala da paisagem (0.01-1000 km²), escala de habitat (10-10.000 m²) ou mesoescala, muito utilizado para regiões botânicas com similaridades em alguns grupos vegetais (Clark *et al.*, 1995; Costa, 2006) e microhabitat (0.01-10 m²), aqui chamado de vizinhança. Nessa recente revisão Kollmann (2000) enfatizou a necessidade de amostragem em múltiplas escalas para entender os fatores determinantes da distribuição populacional. Assim, desconsiderar o papel da escala de observação pode gerar viés nas inferências estatísticas que serão transferidas às explicações das perguntas ecológicas (Fortin & Dale, 2005). Dentro desse contexto, analisamos fatores que podem afetar a distribuição espacial de *H. acuminata* em três abordagens, envolvendo todas as fases de seu desenvolvimento segundo as respectivas escalas plausíveis de abordagem.

O estudo foi conduzido em cinco sítios que compreendem as áreas de floresta contínua do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais - PDBFF (Figura 1). Esses sítios são compostos por grades de trilhas que permitem facilmente o acesso à floresta. Isso despertou o interesse em desenvolver o estudo nessas áreas, aproveitando

tais condições propícias para a realização dos estudos em diferentes escala da paisagem. Além disso, esse estudo é a continuidade do sub-projeto *Heliconia* o qual vem sendo desenvolvido desde a década de 90 sob coordenação do Dr Emilio Bruna da Universidade da Flórida.

Dentro desse contexto, os três estudos apresentado aqui foram desenvolvidos em três diferentes escalas espaciais (Figura 1). O Capítulo I trata dos efeitos dependentes da densidade durante os dois primeiros anos de desenvolvimento em fase de plântula (Figura 2). Para tal, realizamos experimentos de crescimento e monitoramos a mesma coorte por dois anos em parcelas demográficas. O Capítulo II mensura como os efeitos de vizinhança definem o desempenho reprodutivo (Figura 3). Para isso, acompanhamos a fenologia da floração em três sítios durante três anos e coletamos dados dos componentes do solo, densidade ao entorno de cada indivíduo e mensuramos a incidência de luz para análise em nível individual. Finalmente, o Capítulo III apresenta explicações sobre o que determina sua distribuição e ocupação em parcelas distribuídas numa escala de 50 km em sentido leste-oeste da Amazônia central. Monitoramos todas as fases de seu desenvolvimento durante duas estações reprodutivas

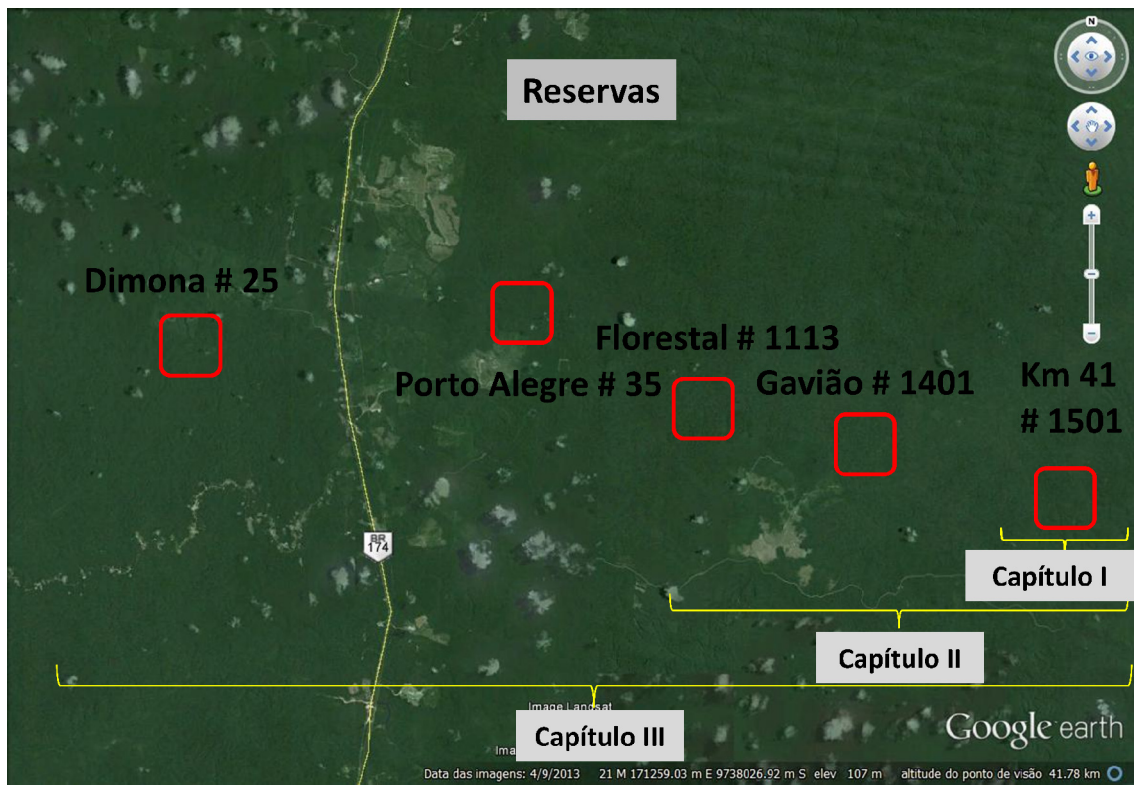


Figura 1: Mapa com a localização das áreas amostradas.



Figura 2: Plântulas de *H.acuminata* crescendo em potes experimentais.



Figura 3: Indivíduo reprodutivo de *H.acuminata* com flores e frutos maduros.

Referências

- Bohlman, S.A., Laurance, W.F., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M., Fearnside, P.M. & Ana, A. (2008) Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 863-874.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 545-570.
- Castillo, J.P., Verdu, M. & Valiente-Banuet, A. (2010) Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology*, **91**, 3656-3663.
- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, R. & Castro, M.V. (1995) Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain-forest palms. *Ecology*, **76**, 2581-2594.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J. & Wyckoff, P. (1999) Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, **86**, 1-16.
- 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.

- Costa, F.R.C. (2006) Mesoscale gradients of herb richness and abundance in central Amazonia. *Biotropica*, **38**, 711-717.
- Costa, F.R.C., Magnusson, W.E. & Luizao, R.C. (2005) Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, **93**, 863-878.
- Courchamp, F., Berek, L. & Gascoigne, J. (2008) Allee effects in ecology and conservation. In: *Allee effects in ecology and conservation.*, p. 266. Oxford University Press, New York.
- Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*, Cambridge University Press edn, Cambridge.
- Haffer, J. (1969) Speciation in amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131-&.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderon, O., Hernandez, A. & Herre, E.A. (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, **404**, 493-495.
- Jones, M.M., Tuomisto, H. & Olivas, P.C. (2008) Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a sampling effect? *Journal of Ecology*, **96**, 367-377.
- Kollmann, J. (2000) Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 29-51.
- Matos, D.M.S., Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*, **80**, 2635-2650.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278-285.
- Piao, T., Comita, L.S., Jin, G.Z. & Kim, J.H. (2013) Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth forest of northeast China. *Oecologia*, **172**, 207-217.
- Porto, T.J., Carnaval, A.C. & da Rocha, P.L.B. (2013) Evaluating forest refugial models using species distribution models, model filling and inclusion: a case study with 14 Brazilian species. *Diversity and Distributions*, **19**, 330-340.
- Sagnard, F., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., Vendramin, G.G. & Fady, B. (2011) Effects of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genetics & Genomes*, **7**, 37-48.
- Sletvold, N. (2005) Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *Journal of Ecology*, **93**, 727-736.
- Silander, J.A. & Pacala, S.W. (1985) Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia*, **66**, 256-263.
- Uriarte, M., Condit, R., Canham, C.D. & Hubbell, S.P. (2004) A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology*, **92**, 348-360.
- Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & Vasquez, R. (2000) A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography*, **23**, 349-359.

Capítulo I

Avaliação experimental do crescimento dependente da densidade em plântulas de herbácea do subosque Amazônico (*Heliconia acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae))

Título resumido: Crescimento dependente da densidade em herbácea Amazônica

Paulo Rubim^{1,4}, Maria Uriarte^{2,4}, Dalva M. S. Matos¹ and Emilio Bruna^{3,4,5,*}

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, CP 676, CEP 13565-905, São Carlos, SP, Brazil

²Department of Ecology, Evolution and Environmental Biology, Columbia University, 1200 Amsterdam Avenue, New York, New York 10027 USA.

³Department of Wildlife Ecology and Conservation, University of Florida, Gainesville, Florida 32611-0430 USA

⁴Center for Latin American Studies, University of Florida, Gainesville, Florida 32611-5530 USA

⁵Biological Dynamics of Forest Fragments Project, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia and Smithsonian Tropical Research Institute, CP 478, 69011-970, Manaus, AM, Brazil

*Author for correspondence.

Email: rubimpaulo@gmail.com

Artigo submetido à revista Plosone

Abstract:

Density-dependence is an important mechanism regulating plant populations, particularly at the seedling stage. However, there have been few simultaneous studies of density-dependence conducted with both natural and experimental same cohorts. We explored density-dependent growth rates and mortality in the seedlings stage of the Amazonian understory herb *Heliconia acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae). In their natural environment, seedlings growing together grew than those growing alone. This pattern, however, was not evident in density-manipulation experiments. Nevertheless, experimental seedlings respond sensitively to changes in density compared to foliar RGR and relationship leaves/shoots+roots, however, become sensitive after second growth year and not affect the growth. In nature, *H. acuminata* is frequently found in clumps of individuals. Thus, the positive effect of density on demography may reflect underlying habitat favorability. Our data suggest that the results of the competition occurring in nature may be different than experimental studies thus considering only one growth condition may limit inferences of actual regulatory mechanisms of density-dependence in seedlings.

Key words: Amazonia, relative growth rate, density-dependence, herb, seedling.

Introdução

As densidades locais dos organismos exercem forte influência no padrão espacial na paisagem (Volkov *et al.*, 2005; Gaston *et al.*, 2006; Zhu *et al.*, 2010). Esses efeitos podem ser particularmente intensos em organismos sésseis como plantas terrestres (Jenkins *et al.*, 1999; Sletvold, 2005; Spencer *et al.*, 2006; Berven, 2009; Korpela *et al.*, 2010; Lobon-Cervia, 2010), em que a taxa de mortalidade tende a aumentar com agregação da densidade dos vizinhos causada principalmente pela competição por nutrientes (Dwyer *et al.*, 2010). Plantas capazes de sobreviver em altas densidades podem apresentar seu crescimento reduzido (Pico & Retana, 2008) e diferentes padrões de alocação de raízes, ramos e folhas (Mahall & Callaway, 1992; Schenk *et al.*, 1999; Gersani *et al.*, 2001; Morschhauser *et al.*, 2009). Embora muitos estudos destaquem os efeitos negativos dependentes da densidade, as plantas também podem ser beneficiadas. Em grupos com altas densidades, por exemplo, pode haver efeitos da facilitação, onde plantas sofrem menos herbivoria per capita ou estresse ambiental (Peters, 2003; Anderson, 2009; Chaneton *et al.*, 2010). Este potencial de custo ou benefício na variação local na densidade de plantas poderia desempenhar um papel chave na dinâmica populacional e, posteriormente, na coexistência entre as espécies, em particular, nos sistemas tropicais (Webb & Peart, 1999; Metz *et al.*, 2010; Terborgh, 2012).

A magnitude ou direção da dependência da densidade pode variar com os diferentes estágios ontogenéticos (Berven, 2009). Na fase inicial as plântulas são especialmente sensíveis a esses efeitos (Matos *et al.*, 1999; Luo *et al.*, 2012), que podem persistir de um ano para outro (Sletvold, 2005). Muitos estudos a respeito da dependência da densidade quantificam o desempenho de plântulas ocorrentes em agregados naturais (Webb & Peart, 1999; Uriarte *et al.*, 2005; Paine *et al.*, 2012; Piao *et al.*, 2013). Essas pesquisas têm fornecido uma visão única para muitos processos da densidade, incluindo: plântulas de fases distintas, quantidades desiguais de

recursos abaixo do solo, danos passados e outros fatores que podem influenciar a atividade dessas plantas (Goldberg *et al.*, 2001; Ramula & Buckley, 2009).

Para controlar a idade é possível utilizar agregações estabelecidas experimentalmente ou dados de estudos demográficos, no qual seja possível identificá-las como da mesma coorte. Ambas as abordagens têm pontos fortes e fracos. Um exemplo é o estabelecimento experimental de agregados de plântulas em mesocosmos que pode assegurar a homogeneidade de recursos abaixo do solo e diversidade genética (Packer & Clay, 2000; Silva *et al.*, 2004). Já as estabelecidas naturalmente permitem trabalhos em escalas espaciais maiores (Sagnard *et al.*, 2011) ou a sequência de um maior número de plântulas (Augspurger, 1984). O emprego em conjunto dessas abordagens complementares pode fornecer uma imagem diferenciada da maneira como os efeitos da densidade atuam sobre o crescimento e mortalidade das plântulas.

A dependência da densidade parece ser, particularmente, prevalente nas florestas tropicais, como evidenciado por estudos com efeitos negativos ou positivos (John *et al.*, 2002; Volkov *et al.*, 2005; Norghauer *et al.*, 2006; Comita *et al.*, 2010; Gonzalez *et al.*, 2010; Swamy & Terborgh, 2010). A maior parte desses estudos, entretanto, estão sendo conduzidos com árvores ou plantas lenhosas. Mais de 25% de toda diversidade de plantas tropicais são herbáceas (Gentry & Emmons, 1987), e muitas delas são encontradas em densidades coespecíficas (Tsvuura *et al.*, 2012). Dessa forma, temos apenas uma compreensão limitada de como a dependência da densidade influencia o desempenho de plântulas em táxons herbáceos.

Para abordar a questão, utilizamos tanto coortes naturais quanto experimentais de *Heliconia acuminata*, herbácea de subosque amazônico. Esta espécie tem sido objeto de estudos de longa duração, em que o recrutamento é mapeado em escala próxima a centímetros, proporcionando um sistema ideal para acessar a dependência da densidade dentro da coorte em ambiente natural. O processo para gerar um grande número de plântulas de *H. acuminata* é

relativamente simples (Bruna, 2002), o que torna possível a realização de experimentos com manipulação de densidade de plântulas no local, enquanto que as condições ambientais podem ser controladas. Neste contexto, adotamos o sistema de *H. acuminata* para abordar as seguintes questões: (1) O aumento da densidade afeta negativamente o crescimento e sobrevivência de plântulas de *H. acuminata*? Trabalhamos com a hipótese de que uma maior densidade de plântulas em populações naturais e experimentais estaria associada com menor crescimento e maior mortalidade. (2) A assimetria alométrica, ou alocação de biomassa (razão entre raízes / folhas + rebrotos), aumenta com a agregação da densidade de plantas experimentais? Nossa hipótese, é que o aumento da densidade levaria a dois possíveis caminhos: uma maior alocação de biomassa para folhas e troncos devido a competição por luz, ou o aumento das raízes para absorção de nutrientes, visto que os solos são homogeneizados.

Material e métodos

Área de estudo e espécie: Esse estudo foi conduzido nas áreas de florestas contínuas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), localizado a cerca de 80 km a norte de Manaus, AM, Brasil (2° 30' S, 60° W). A vegetação é classificada como florestas de terra firme não alagável, com dossel em torno de 45 metros e subosque dominado por palmeiras sem caules (Gascon & Bierregaard, 2001; Laurance *et al.*, 2002). Os solos da área são oxissolos pobres em nutrientes e com baixa capacidade de retenção de água (Chauvel *et al.*, 1987; Fearnside & Leal-Filho, 2001). A temperatura média é de 26° C (19-39° C), e a média pluviométrica entre 1900 e 2300 mm com pronunciada estação seca nos meses de junho a dezembro. Um completo sumário do histórico das reservas do PDBFF pode ser encontrado em (Gascon & Bierregaard, 2001).

Nossa espécie focal é *Heliconia acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae), uma herbácea perene comum encontrada nas florestas da Amazônia central que vem sendo objeto de estudo

de longa duração em parcelas demográficas nas reservas do PDBFF (Bruna & Kress, 2002; Bruna, 2003). *H. acuminata* é hermafrodita e autoincompatível sem reprodução clonal (vegetativa). Frutifica de abril a junho, quando suas sementes são dispersas por aves (Uriarte *et al.*, 2011) e germinam depois de 6 a 7 meses no início do período chuvoso. Experimentos de campo revelaram que sementes não germinadas no primeiro ano raramente germinam no segundo, exceto se ficarem protegidas artificialmente para não serem enterradas entre as folhas (Bruna, 2002).

Padrão natural de crescimento e mortalidade: Para avaliar como a densidade influenciou o crescimento e sobrevivência de plântulas recrutadas naturalmente, acompanhamos as coortes nascidas em 2008 em quatro parcelas de 0,5 ha localizadas em área de floresta contínua do PDBFF: uma parcelas localizada na reserva Florestal (#1113), uma parcela localizada na reserva Cabo Frio (#3402) e duas parcelas localizadas na reserva do Km 41 (#1501). Para uma descrição completa de essas parcelas demográficas consultar (Bruna, 2002). Nós monitoramos o tamanho de todas as plântulas em três ocasiões: janeiro de 2008, janeiro de 2009 e janeiro de 2010. As plantas nascidas em 2008 foram monitoradas por dois anos (2008-2010) e foram chamadas de Coorte 1, já as que nasceram em 2009 foram monitoradas por apenas um ano (2009-2010) e chamada de Coorte 2,. Para essas plântulas foram atribuídas duas categorias de densidade: aquelas que cresceram isoladas e as que cresceram em pares (com menos de 10 cm entre elas e ausência de outras plantas de *H. acuminata* dentro de um raio de 100 cm de cada tratamento. A planta crescida isolada e uma das que se desenvolveu em pares foi selecionada, aleatoriamente, como planta focal para análise da taxa relativa de crescimento da altura, ou RGR da altura = $[(\text{altura}_{\text{final}} - \text{altura}_{\text{inicial}}) / (\text{tempo}_2 - \text{tempo}_1)]$. Usamos a RGR da altura das plântulas focais para comparação entre as plântulas de crescimento entre as duas densidades e diferentes e mesmo intervalos de diferentes coortes. Devido ao desempenho das plântulas dependerem da

incidência de luz, usamos fotografias hemisféricas para avaliar a luz acima de cada plântula focal registrada da mesma maneira como descrito em (Uriarte *et al.*, 2010).

Manipulação experimental da densidade de plântulas: Em conjunto com o nosso estudo observacional, realizamos um experimento no qual manipulamos as densidades e coortes de plântulas crescidas em potes dispostos dentro do subosque da floresta.

Para isso, sementes foram coletadas de cerca de 300 matrizes *H. acuminata* durante duas estações reprodutivas do ano de 2007 e 2008 para reproduzir duas coortes com dois intervalos de crescimento (Coorte 1: 2008-2010 e Coorte 2: 2009-2010).

Em julho de 2007 e 2008 as sementes foram plantadas em estufa localizada no acampamento da Reserva do Km 41 (#1501) do PDBFF.

As sementes foram separadas para extração de polpa por abrasão com peneira de metal em água corrente e, em seguida, emersas por 5 a 10 minutos em solução composta por 10% de alvejante, secas e estocadas em potes até a semeadura (Berry & Kress, 1991).

Posteriormente, cada plântula foi replantada em tubetes (Stuewe and Sons, Inc. Tangent, Oregon, USA) preenchidos com solos homogeneizados retirados abaixo da serrapilheira e peneirados da reserva adjacente.

Depois de seis meses de fase de germinação em cada coorte nós obtivemos 133 plântulas, as quais de similar tamanho foram transplantadas em potes de 8 litros (23 cm de diâmetro) para obter os seguintes tratamentos que correspondem às três densidades: tratamento (1) plântulas isoladas, tratamento (2) plântulas em pares e tratamento (3) plântulas em quarteto.

A disposição dos potes foi realizada em janeiro de 2008 em uma grade de 150 x 700 metros na Reserva do Km 41 (#1501) e a coorte 2 foi disposta no mesmo local da coorte 1.

Os potes foram dispostos num total de 19 blocos e cada bloco continha um pote com cada tratamento de densidade, separados por 50 metros dentro da grade.

A densidade de quarteto foi menos comum na natureza para os anos amostrados que impossibilitou tratamento estatístico para comparação com as experimentais.

A densidade e a distância refletem situações de germinação de sementes oriundas de regurgito ou defecação das respectivas aves dispersoras encontradas nas parcelas demográficas.

Todas as plântulas foram mensuradas trimestralmente, momento em que registramos a sua altura e o comprimento de cada folha.

Quando uma plântula morria era substituída por uma nova da mesma coorte encontrada no repositório da casa de vegetação.

A área foliar foi calculada usando a equação de regressão encontrada em (Bruna, 2002) e dados em (Datadryad) e a área total foliar de cada plântula foi calculada a partir da taxa relativa de crescimento foliar, ou RGR foliar = $[\ln(\text{área foliar}_{\text{final}}) - \ln(\text{área foliar}_{\text{inicial}})] / [\text{tempo}_2 - \text{tempo}_1]$. Complementarmente utilizamos também o RGR da altura das plantas solitárias e crescida em pares para comparação entre o crescimento experimental e natural.

Finalmente, após dois anos de monitoramento do crescimento experimental, as plantas das duas coortes foram colhidas no mesmo dia, divididas em raízes, caules e folhas, secas num forno a uma temperatura constante e cada porção foi pesada com a aproximação de 0.01 g com uma balança analítica.

Fotos foram tiradas a 1,5 metros acima de cada bloco com tripé e lentes hemisféricas (conversor Nikon Fisheye, FC-E8) seguindo método descrito por (Frazer *et al.*, 1997). Essas fotos (acima das plântulas naturais e experimentais) foram analisadas para cálculo da percentagem de abertura de dossel com o software Gap Light Analyzer (Frazer *et al.*, 2001).

Análises estatísticas

Densidade afetando crescimento

Utilizamos Análise de Variância com medidas repetitivas com efeitos de blocos para avaliar o efeito da densidade no RGR das plântulas no momento do plantio e após dois anos de crescimento para a Coorte 1 experimental.

Utilizamos ANOVA com efeito de bloco para testar o efeito da densidade no RGR para as plântulas experimentais da coorte 2.

Para o crescimento natural novamente utilizamos ANOVA com medidas repetitivas e efeito do bloco (parcelas demográficas) sobre o crescimento nas duas densidades (solitaria e em pares) antes e após dois anos de crescimento da coorte 1.

Utilizamos ANOVA com efeito de bloco para testar o efeito da densidade no RGR para as plântulas naturais da coorte 2.

A percentagem de abertura do dossel sempre foi utilizada como covariável nos testes de análises de variância.

Adicionalmente, adotamos teste-t-student para comparar as variâncias do RGR da altura das plântulas focais crescidas sozinhas e aos pares para as duas condições de crescimento (natural e experimental) durante os dois anos de crescimento (2008-2009 e 2009-2010) e, posteriormente, comparar a variância entre o somatório do tempo total (2008 a 2010).

Finalmente, nós comparamos a taxa de mortalidade entre as duas densidades – solitárias e em pares entre as condições de crescimento usando teste chi-quadrado com estimador de McNemar's (Feuer & Kessler, 1989).

Para comparação da biomassa seca das partes das plântulas utilizamos a ANOVA entre os tratamentos com efeitos do bloco para a Coorte 1 e 2. Também usamos ANOVA entre as três partes das plântulas para as duas coortes comparadas a alocação de biomassa (razão: raiz/folhas+rebrotos) das plântulas nos diferentes tratamentos com a variação de peso seco de

raízes, brotos e folhas. Finalmente, comparamos a mortalidade das plântulas focais da Coorte 1 entre os tratamentos naturais e experimentais.

Resultados

Crescimento experimental

Ao final da experimentação, plântulas solitárias apresentaram mais área foliar que aos pares e quartetos (média das plântulas solitárias $0.04 \text{ cm}^2 \pm 0.037 \text{ SD}$, média das plântulas em pares $0.017 \text{ cm}^2 \pm 0.037 \text{ SD}$, média das plântulas em quarteto $0.015 \text{ cm}^2 \pm 0.037 \text{ SD}$). O efeito principal do tratamento foi altamente significativo ($P = 0.003$), bem como o efeito do bloco e a interação entre tratamento e abertura do dossel (Tabela 1). Curiosamente, o efeito da cobertura do dossel, com representação para a penetração de luz para o subosque, por si só não foi significativa (Tabela 1). O RGR das plântulas variou significativamente durante o tempo, bem como sua interação com a percentagem de abertura do dossel (Tabela 1).

Tabela 1: ANOVA com medidas repetitivas com efeito do tratamento e bloco no RGR do crescimento de plântulas *H. acuminata* em três densidades. O RGR foi calculado em cada planta focal da Coorte 1. A percentagem de abertura do dossel foi incluída como covariável; efeitos negativos em negrito.

Fontes da variação	df	MS	F	P
Entre os sujeitos				
Tratamentos	2	0.007	6.791	0.003
Abertura do dossel	1	0.000	0.069	0.795
Bloco	17	0.003	2.821	0.005
Tratamento+ Abertura do dossel	2	0.007	6.733	0.003
Resíduos	34	0.001		
Dento dos sujeitos				
Tempo	1	0.006	7.165	0.010
Tratamentos x Tempo	2	0.001	1.035	0.362
Tempo x Abertura do dossel	1	0.006	7.731	0.008
Tratamentos x Tempo x Abertura do dossel	2	0.002	2.452	0.096
Resíduos	51	0.001		

Entretanto, o mesmo padrão não foi observado em plântulas experimentais com somente um ano de crescimento da coorte 2 experimental (Tabela 2, Figura 2A).

Tabela 2: ANOVA com desenho em bloco testando o efeito do tratamento no RGR de plântulas crescidas experimentalmente da coorte 2. A abertura do dossel foi incluída como covariável.

Fontes da variação	df	MS	F	P
Tratamentos	2	0.003	1.595	0.218
Abertura do dossel	1	0.000	0.024	0.877
Tratamentos+ Abertura do dossel	2	0.000	0.102	0.903
Bloco	17	0.003	1.888	0.056
Resíduos	34	0.002		

A diferença na RGR foliar dependente da densidade pode variar entre os primeiros anos de desenvolvimento das plântulas de coortes diferentes, pois o padrão observado para o primeiro ano da coorte 1 não foi observado para o mesmo período de crescimento da coorte 2 (Figura 2B).

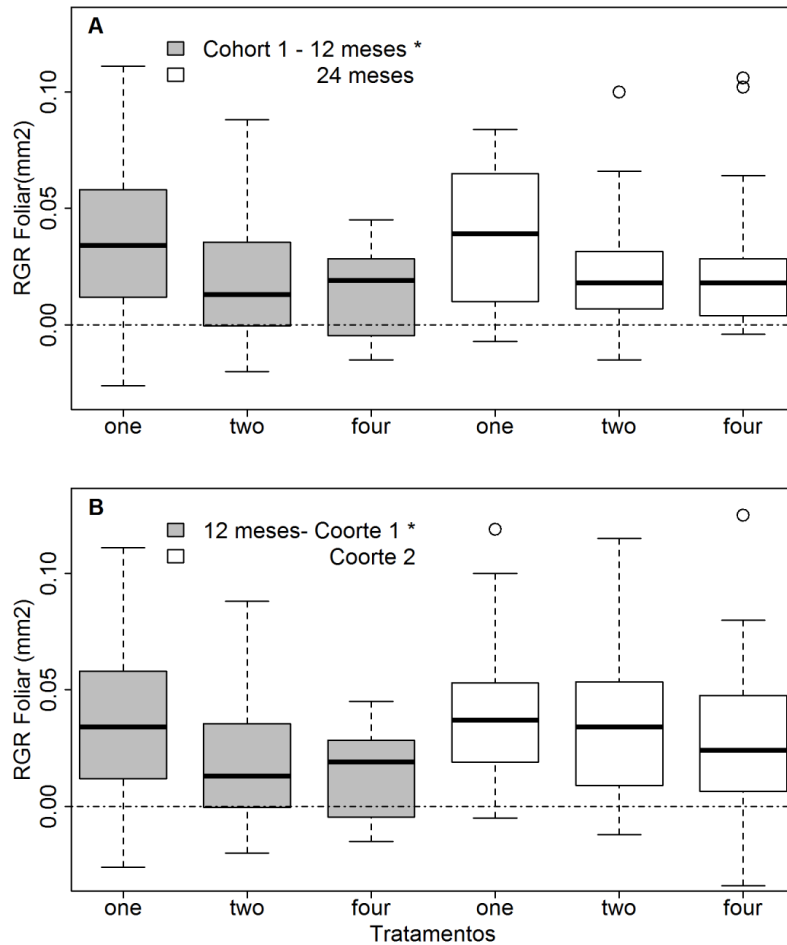


Figura 2: Taxa relativa de crescimento foliar para Coorte 1 no primeiro e segundo ano (A) e (B) nos 12 primeiros meses das plântulas Coorte 1 e 2 crescidas em potes em três tratamentos de densidade no subosque Amazônico. * $P < 0,05$.

Crescimento natural

Em relação as plântulas crescidas nas parcelas demográficas, o RGR das sozinhas não foi diferente das crescidas aos pares (solitária - média = 12.5 cm \pm 4.48 = desvpad; aos pares - média = 11.46 cm \pm 4.11 = desvpad) entre os tratamentos considerando o efeito do bloco e abertura do dossel e suas interações (Tabela 3). Entretanto, o RGR apresnetou diferença significativa considerando o efeito do tempo de crescimento nas plântulas na natureza (Tabela 3).

Tabela 3: ANOVA com medidas repetitivas do efeito do tratamento (solitaria e em pares) e bloco no RGR do crescimento de plântulas *H. acuminata* nas duas densidades. O RGR foi calculado em cada planta focal da Coorte 2. A percentage de abertura do dossel foi incluída como covariável; efeitos negativos em negro.

Fontes da variação	df	MS	F	P
--------------------	----	----	---	---

Entre os sujeitos				
Tratamentos	1	0.698	0.045	0.833
Abertura do dossel	1	1.809	0.117	0.734
Bloco	3	3.144	0.203	0.894
Tratamentos+ Abertura do dossel	1	5.283	0.341	0.562
Resíduos	44	15.476		
Dentro dos sujeitos				
Tempo	1	241.66	19.560	< 0.001
Tempo x Tratamentos	1	30.53	2.471	0.123
Tempo x Abertura do dossel	1	0.76	0.062	0.805
Tratamentos x Tempo x Abertura do dossel	1	18.9	1.530	0.222
Resíduos	47	12.35		

Esse padrão também foi observado para plântulas crescidas na coorte 2 das mesmas parcelas demográficas (Tabela 2).

Tabela 2: ANOVA com desenho em bloco testando o efeito do tratamento no RGR de plântulas crescidas naturalmente da coorte 2. A abertura do dossel foi incluída como covariável.

Fontes da variação	df	MS	F	P
Tratamentos	1	0.457	0.031	0.86
Bloco	3	28.029	1.923	0.135
Tratamentos+Bloco	2	2.267	0.156	0.856
Resíduos	60	14.573		

No entanto, ao longo de dois anos, o crescimento cumulativo de plântulas individuais no campo foi menor do que a de uma única plântula em condições experimentais ($t = 2.54$, $df = 41$, $P = 0.014$). Para as plantas em duplas, após um ano as experimentais tiveram RGR menor quando comparadas com as naturais, mas até o final do segundo ano, as diferenças tornaram-se insignificantes ($t = 0.37$, $df = 30$, $P = 0.71$; Fig. 1).

Para as que cresceram em condições naturais, não houve diferença detectável no crescimento em relação a densidade após o primeiro ($t = 1.38$, $df = 33$, $P = 0.172$) e segundo anos ($t = -0.96$, $df = 26$, $P = 0.341$) (Fig. 1A e 1B). Apenas quando se comparou o crescimento posterior a 24 meses que as taxas de crescimento tornaram-se significativamente diferentes

entre os tratamentos de densidade, com as plântulas estabelecidas em duplas crescendo mais do que aquelas que crescem sozinhas ($t = 2.09$, $gl = 27$, $P = 0.043$; Fig. 1C).

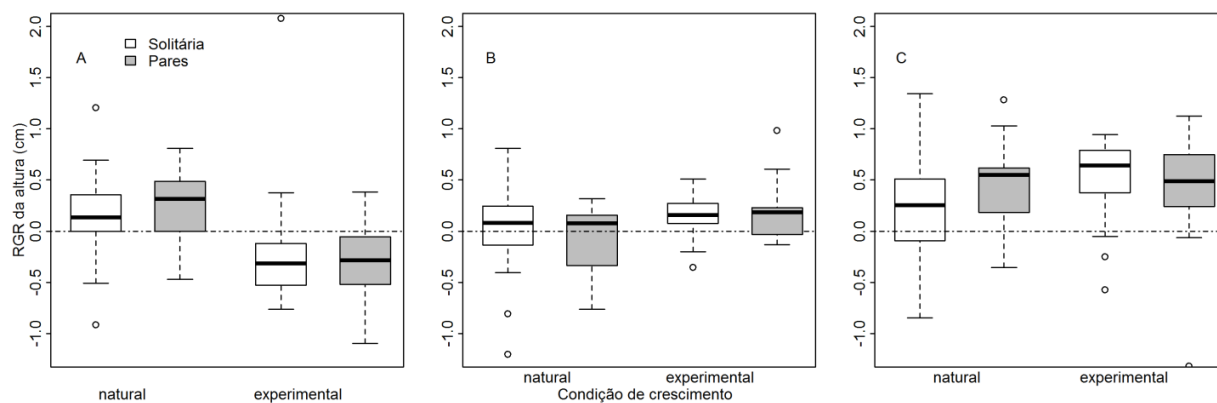


Figura 1: Taxa relativa de crescimento da altura entre as condições de crescimento para plântulas da coorte (A) 0-12 meses, (B) 13-24 meses e (C) de 0-24 meses.

É notável que as conclusões sobre o potencial de densidade-dependência diferiram quando se analisa apenas plântulas experimentais para comprovação de dependência de densidade. As plântulas que cresceram sozinhas em potes apresentaram maior área foliar que plântulas focais em pares ou quartetos, tanto no primeiro quanto no segundo período de crescimento vegetativo (Fig. 2A, Tabela 2). Isto é consistente para com os resultados da segunda coorte plantada (Fig. 2B, Tabela 2).

Tabela 2: Resultado da ANOVA testando o efeito do tratamento, blocos como fatores principais e abertura de dossel como covariável na taxa relativa do crescimento foliar para a coorte 1 (plântulas com dois anos) e coorte 2 (um ano de crescimento).

Fontes da variação	df	MS	F	P
Coorte 1				
Tratamentos	2	0.002	1.636	0.204
Tratamentos + bloco	2	0.002	4.742	0.009
	18	0.002	6.69	<0.001
Tratamentos + Abertura de dossel	2	0.002	1.702	0.19
	1	0.003	3.18	0.08
Coorte 2				
Tratamentos	2	0.002	1.679	0.281
Tratamentos + bloco	2	0.003	1.878	0.20
	18	0.002	6.69	0.052
Tratamentos + Abertura de dossel	2	0.002	1.275	0.28
	1	0.0001	0.20	0.88

Embora a mortalidade das plântulas tenha aumentado com a densidade, a diferença entre as plântulas sozinhas e aquelas que crescem em duplas não foi significativa ($\chi^2 = 2.227$, $df = 1$, $P = 0.135$; Tabela 3), o mesmo ocorrendo em relação às condições de crescimento ($\chi^2 = 1.98$, $df = 1$, $P = 0.158$).

Tabela 3: Mortalidade em condições naturais e experimentais das plântulas de *H. acuminata* na Amazônia Central.

Tratamentos	Primeiro ano		Segundo ano		Total	
	Natural	Experimental	Natural	Experimental	Natural	Experimental
isoladas	0.069	0.164	0.278	0.082	0.347	0.247
pares	0.300	0.284	0.601	0.284	0.901	0.569
quartetos	*	0.416	*	0.554	*	0.960

* Tratamentos sem réplicas nas parcelas demográficas

Por fim, não houve diferença na biomassa seca total entre os três tratamentos experimentais para qualquer coorte (Tabela 4, Fig. 3A e B). No entanto, a proporção biomassa - abaixo do solo/acima do solo (ou seja, as raízes/folhas + rebrotos) aumentou com a densidade após a segunda estação de crescimento (Fig. 3C e D).

Tabela 4: Análise da variância com efeito do bloco para a biomassa seca das plântulas dos três tratamentos para plântulas com dois anos (Coorte 1) e um ano (Coorte 2) crescidas em potes experimentais no subosque da florestas tropical.

<i>Fonte da variação</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Coorte 1				
Tratamento	2	0.024	1.53	0.229
Bloco	18	0.047	2.99	0.002
Erro	36	0.015		
Coorte 2				
Tratamento	2	0.26	1.45	0.187
Bloco	18	1.202	8.09	<0.001
Erro	36	0.148		

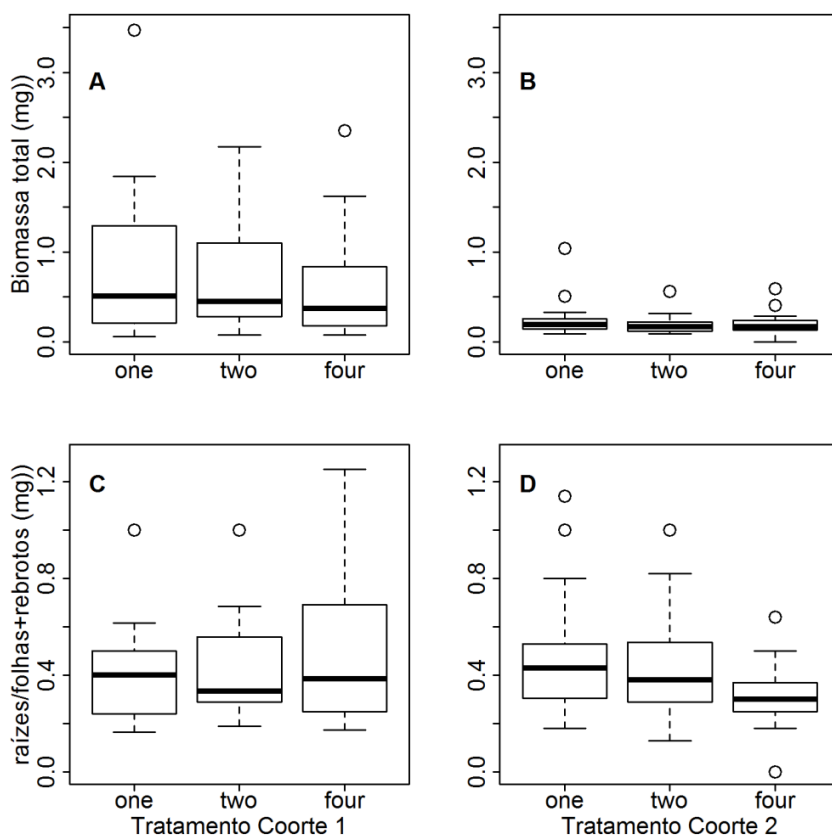


Figura 3: Alocação da biomassa seca da coorte 1, após 2 anos de tratamento (A) e biomassa total de coorte 2 após 1 ano (B) entre tratamentos. A relação raízes / folhas + rebrotos para a coorte 1 (C) e 2 (D) após o tratamento.

Discussão

Estudos que avaliem, simultaneamente, os efeitos dependentes da densidade em plântulas da mesma coorte em ambiente natural e experimental são escassos (Nicotra *et al.*, 1999; Terborgh, 2012), principalmente em ecossistemas tropicais. Nossos resultados sugerem que se pode chegar a conclusões muito diferentes ao tentar inferir os efeitos da dependência da densidade de plântulas em ambientes naturais e experimentais. Na natureza, plântulas da mesma coorte podem crescer mais em grupos do que isoladas, que é o oposto do que se conclui baseando-se unicamente em experimentos, incluindo o nosso. A seguir, exploramos os possíveis mecanismos subjacentes a estes resultados inesperados, e discutir suas implicações para a dinâmica populacional de plântulas de subosque.

Relação do crescimento e mortalidade com a dependência da densidade

Interações entre plântulas podem ser raras na natureza durante as primeiras estações de crescimento (Leishman, 2001; Moles & Westoby, 2004). Em estudos que tentam detectar essas interações, a concorrência pode ser esquecida e confundida com efeitos de facilitação (Callaway, 1995; Paine *et al.*, 2008), ou distorcida se os experimentos não conseguem utilizar plântulas da mesma coorte (Freckleton & Watkinson, 2001). Descobrimos que plântulas recrutadas naturalmente crescem mais juntas que sozinhas em nossas parcelas demográficas, relação próxima aos efeitos de facilitação (Callaway, 1995). No entanto, estes efeitos variam por ano e podem dissipar-se ao longo do tempo, talvez devido a alterações das condições ambientais (Tyree *et al.*, 2003).

Por outro lado, não existiram evidências de dependência da densidade negativa em nossos potes experimentais - a RGR foliar aumentou nas plântulas sozinhas e reduziu com o

aumento da densidade. Uma razão para o efeito de contraste de densidade pode ser por causa da homogeneização do meio de cultura no qual mudas experimentais foram plantadas, alterando um componente crítico, os solos, bem como suas relações com as micorrizas (Koorem *et al.*, 2011). Agregações com maior densidade na natureza podem refletir agrupamentos de tais recursos, que favorecem o crescimento. A homogeneização do solo, frequentemente utilizada em experimentos, reduz a variação que ocorre em ambientes naturais.

Curiosamente, nossas análises sugerem que níveis de luz não influenciam o RGR em conjunto com ou independente da densidade. Esse resultado contrasta com o trabalho anterior que mostrou que a taxa de crescimento de mudas, incluindo os do gênero *Heliconia*, é reforçada pelo aumento da luz incidente (Schleuning *et al.*, 2009), embora possa variar de acordo com o microhabitat (Uriarte *et al.*, 2010). Pode ser que a faixa de cobertura de copas, em que os ensaios foram conduzidos, não abranja os valores mais elevados que beneficiam o crescimento. Alternativamente, uma escala de tempo mais longa que nossas experiências e observações - décadas ao invés de anos - permita verificar o incremento que a luz poderia acrescentar ao tamanho das plantas.

Semelhante ao efeito da densidade-dependência que não afeta negativamente o crescimento das plântulas, as taxas de mortalidade na mesma coorte parece não seguirem os mecanismos de Janzen-Connell. Especificamente, alguns autores identificaram vários tipos de patógenos e questões fisiológicas que controlam a mortalidade de plântulas na natureza (Moles & Westoby, 2004). O aumento da densidade pode até reduzir a taxa de mortalidade em alguns casos, como em espécies de árvores com grupos sem controle de coortes (Peters, 2003; Anderson, 2009), sugerindo que a magnitude da taxa de mortalidade durante o crescimento inicial pode depender das espécies, habitats e condições específicas de cada microhabitat (Klironomos, 2002; Alvarez-Loayza & Terborgh, 2011). Espera-se que a quantidade de plântulas

mortas em um ambiente experimental seja maior que o natural, principalmente devido ao manuseio, porém, solos homogêneos podem distorcer a direção do efeito para essas comparações.

Relação da alocação da biomassa com a densidade

Como não podemos colher plântulas de parcelas demográficas, o efeito da densidade sobre alometria só pode ser mensurado em nossas plântulas experimentais. A partir do segundo ano de crescimento de plântulas focais cultivadas em maior densidade, claramente teve uma maior proporção de biomassa alocada para as raízes. Este resultado é comumente encontrado em plantas (Mahall & Callaway, 1992; Schenk *et al.*, 1999), provavelmente como resposta a um maior investimento na captação de recursos limitantes. Neste caso, as raízes aumentaram em biomassa devido à competição por nutrientes do solo ao invés do aumento nas folhas por causa da luz (Gersani *et al.*, 2001). Contudo, sugerimos cautela em concluir que o aumento da densidade irá conduzir aumento da alocação de raízes na *H. acuminata* - plantas naturalmente recrutadas são maiores do que aquelas em experiências e, se não há competição para nutrientes do solo, não há expectativa de que elas devam atribuir às raízes. Recomendamos estudos futuros para considerar o potencial de diferentes padrões de alocação de biomassa em plântulas experimentais e naturalmente recorrentes.

Conclusões e recomendações futuras

Nossos resultados sugerem que a magnitude e a direção da dependência de densidade variam de acordo com os meios utilizados para medi-la – observacionais em contraste com os experimentais, estudos com um único ano em comparação com múltiplos anos - o que pode potencialmente resultar em conclusões contraditórias. Dado que as plântulas podem variar substancialmente em crescimento em seus primeiros anos, o período de tempo em que um

estudo é realizado também influencia os padrões de alocação de biomassa, uma vez que a densidade-dependência é pensada para ser um dos aspectos críticos da manutenção da diversidade em florestas tropicais (Harms *et al.*, 2000; Metz *et al.*, 2010). É essencial que pesquisadores considerem, cuidadosamente, como e por quanto tempo eles conduzem estudos avaliando sua prevalência.

Agradecimentos

Nós somos agradecidos ao PDBFF pela ajuda logística e a Osmildo Ferreira pela ajuda de nos trabalhos de campo. Os dados usados nesse artigo estarão arquivados no Dryad com o número ----- . Esta publicação é de número -- -- -- da série técnica do PDBFF.

Referências

- 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.
- Anderson, J.T. (2009) Positive density dependence in seedlings of the neotropical tree species *Garcinia macrophylla* and *Xylopia micans*. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 27-36.
- Augspurger, C.K. (1984) Seedling survival of tropical tree species - interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, **65**, 1705-1712.
- Berry, F. & Kress, W.J. (1991) *Heliconia: an identification guide.*, Washington D.C. USA.
- Berven, K.A. (2009) Density Dependence in the Terrestrial Stage of Wood Frogs: Evidence from a 21-Year Population Study. *Copeia*, 328-338.
- Bohlman, S.A., Laurance, W.F., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M., Fearnside, P.M. & Ana, A. (2008) Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 863-874.
- Bruna, E.M. (2002) Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*, **132**, 235-243.
- Bruna, E.M. (2003) Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology*, **84**, 932-947.
- Bruna, E.M. & Kress, W.J. (2002) Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology*, **16**, 1256-1266.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306-349.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 545-570.
- Castillo, J.P., Verdu, M. & Valiente-Banuet, A. (2010) Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology*, **91**, 3656-3663.
- Chaneton, E.J., Mazia, C.N. & Kitzberger, T. (2010) Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology*, **98**, 488-497.
- Chauvel, A., Lucas, Y. & Boulet, R. (1987) On the Genesis of the Soil Mantle of the Region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, **43**, 234-241.
- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, R. & Castro, M.V. (1995) Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain-forest palms. *Ecology*, **76**, 2581-2594.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichten, J., McLachlan, J., Mohan, J. & Wyckoff, P. (1999) Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, **86**, 1-16.
- 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.
- Costa, F.R.C. (2006) Mesoscale gradients of herb richness and abundance in central Amazonia. *Biotropica*, **38**, 711-717.
- Costa, F.R.C., Magnusson, W.E. & Luizao, R.C. (2005) Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, **93**, 863-878.
- Courchamp, F., Berek, L. & Gascoigne, J. (2008) Allee effects in ecology and conservation. In: *Allee effects in ecology and conservation.*, p. 266. Oxford University Press, New York.
- Dwyer, J.M., Fensham, R.J., Fairfax, R.J. & Buckley, Y.M. (2010) Neighbourhood effects influence drought-induced mortality of savanna trees in Australia. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 573-585.
- Fearnside, P.M. & Leal-Filho, N. (2001) *Soil and development in Amazonia: Lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragments Project*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, U.S.A.

- Feuer, E.J. & Kessler, L.G. (1989) Test statistic and sample-size for a 2-sample McNemar test. *Biometrics*, **45**, 629-636.
- Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*, Cambridge University Press edn, Cambridge.
- Frazer, G., Lertzman, K.P. & Trofymow, J.A. (1997) *A method for estimating canopy openness, effective leaf area index, and photosynthetically active photon flux density using hemispherical photography and computerized image analysis techniques*. Pacific Forestry Centre.
- Frazer, G.W., Fournier, R.A., Trofymow, J.A. & Hall, R.J. (2001) A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology*, **109**, 249-263.
- Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (2001) Asymmetric competition between plant species. *Functional Ecology*, **15**, 615-623.
- Gascon, C. & Bierregaard, R.O., Jr. (2001) The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: The study site, experimental design, and research activity. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest.*, 31-42.
- Gaston, K.J., Borges, P.A.V., He, F.L. & Gaspar, C. (2006) Abundance, spatial variance and occupancy: arthropod species distribution in the Azores. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 646-656.
- Gentry, A.H. & Emmons, L.H. (1987) Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica*, **19**, 216-227.
- Gersani, M., Brown, J.S., O'Brien, E.E., Maina, G.M. & Abramsky, Z. (2001) Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, **89**, 660-669.
- Goldberg, D.E., Turkington, R., Olsvig-Whittaker, L. & Dyer, A.R. (2001) Density dependence in an annual plant community: Variation among life history stages. *Ecological Monographs*, **71**, 423-446.
- Gonzalez, M.A., Roger, A., Courtois, E.A., Jabot, F., Norden, N., Paine, C.E.T., Baraloto, C., Thebaud, C. & Chave, J. (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology*, **98**, 137-146.
- Haffer, J. (1969) Speciation in amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131-&.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderon, O., Hernandez, A. & Herre, E.A. (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, **404**, 493-495.
- Jenkins, T.M., Diehl, S., Kratz, K.W. & Cooper, S.D. (1999) Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology*, **80**, 941-956.
- John, R., Dattaraja, H.S., Suresh, H.S. & Sukumar, R. (2002) Density-dependence in common tree species in a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 45-56.
- Jones, M.M., Tuomisto, H. & Olivas, P.C. (2008) Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a sampling effect? *Journal of Ecology*, **96**, 367-377.
- Klironomos, J.N. (2002) Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, **417**, 67-70.
- Kollmann, J. (2000) Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 29-51.
- Koorem, K., Price, J.N. & Moora, M. (2011) Species-Specific Effects of Woody Litter on Seedling Emergence and Growth of Herbaceous Plants. *Plos One*, **6**, 7.
- Korpela, K., Sundell, J. & Ylonen, H. (2010) Density dependence of infanticide and recognition of pup sex in male bank voles. *Behaviour*, **147**, 871-881.

- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G. & Sampaio, E. (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16**, 605-618.
- 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.
- Lobon-Cervia, J. (2010) Density dependence constrains mean growth rate while enhancing individual size variation in stream salmonids. *Oecologia*, **164**, 109-115.
- Luo, Z.R., Mi, X.C., Chen, X.R., Ye, Z.L. & Ding, B.Y. (2012) Density dependence is not very prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, **121**, 1239-1250.
- Mahall, B.E. & Callaway, R.M. (1992) Root communication mechanisms and intracommunity distributions of 2 Mojave desert shrubs. *Ecology*, **73**, 2145-2151.
- Matos, D.M.S., Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*, **80**, 2635-2650.
- 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**, 3675-3685.
- Moles, A.T. & Westoby, M. (2004) What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos*, **106**, 193-199.
- Morschhauser, T., Rudolf, K., Botta-Dukat, Z. & Oborny, B. (2009) Density-dependence in the establishment of juvenile *Allium ursinum* individuals in a monodominant stand of conspecific adults. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **35**, 621-629.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278-285.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. & Iriarte, S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80**, 1908-1926.
- Norghauer, J.M., Malcolm, J.R., Zimmerman, B.L. & Felfili, J.M. (2006) An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. *Oecologia*, **148**, 437-446.
- Packer, A. & Clay, K. (2000) Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, **404**, 278-281.
- Paine, C.E.T., Harms, K.E., Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. (2008) Weak competition among tropical tree seedlings: Implications for species coexistence. *Biotropica*, **40**, 432-440.
- Paine, C.E.T., Norden, N., Chave, J., Forget, P.M., Fortunel, C., Dexter, K.G. & Baraloto, C. (2012) Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters*, **15**, 34-41.
- Peters, H.A. (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, **6**, 757-765.
- Piao, T., Comita, L.S., Jin, G.Z. & Kim, J.H. (2013) Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth forest of northeast China. *Oecologia*, **172**, 207-217.
- Pico, F.X. & Retana, J. (2008) Age-specific, density-dependent and environment-based mortality of a short-lived perennial herb. *Plant Biology*, **10**, 374-381.
- Porto, T.J., Carnaval, A.C. & da Rocha, P.L.B. (2013) Evaluating forest refugial models using species distribution models, model filling and inclusion: a case study with 14 Brazilian species. *Diversity and Distributions*, **19**, 330-340.
- Ramula, S. & Buckley, Y.M. (2009) Multiple life stages with multiple replicated density levels are required to estimate density dependence for plants. *Oikos*, **118**, 1164-1173.

- Sagnard, F., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., Vendramin, G.G. & Fady, B. (2011) Effects of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genetics & Genomes*, **7**, 37-48.
- Schenk, H.J., Callaway, R.M. & Mahall, B.E. (1999) Spatial root segregation: Are plants territorial? *Advances in Ecological Research*, Vol 28, **28**, 145-180.
- Schleuning, M., Huaman, V. & Matthies, D. (2009) Experimental Assessment of Factors Limiting Seedling Recruitment of an Amazonian Understory Herb. *Biotropica*, **41**, 57-65.
- Silander, J.A. & Pacala, S.W. (1985) Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia*, **66**, 256-263.
- Silva, J.C.E., Borralho, N.M.G. & Potts, B.M. (2004) Additive and non-additive genetic parameters from clonally replicated and seedling progenies of *Eucalyptus globulus*. *Theoretical and Applied Genetics*, **108**, 1113-1119.
- Sletvold, N. (2005) Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *Journal of Ecology*, **93**, 727-736.
- Spencer, R.J., Janzen, F.J. & Thompson, M.B. (2006) Counterintuitive density-dependent growth in a long-lived vertebrate after removal of nest predators. *Ecology*, **87**, 3109-3118.
- 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.
- Terborgh, J. (2012) Enemies Maintain Hyperdiverse Tropical Forests. *American Naturalist*, **179**, 303-314.
- Tsvuura, Z., Griffiths, M.E. & Lawes, M.J. (2012) Density Effects of a Dominant Understory Herb, *Isoglossa woodii* (Acanthaceae), on Tree Seedlings of a Subtropical Coastal Dune Forest. *Biotropica*, **44**, 163-170.
- Tyree, M.T., Engelbrecht, B.M.J., Vargas, G. & Kursar, T.A. (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, **132**, 1439-1447.
- Uriarte, M., Condit, R., Canham, C.D. & Hubbell, S.P. (2004) A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology*, **92**, 348-360.
- Uriarte, M., Canham, C.D., Thompson, J., Zimmerman, J.K. & Brokaw, N. (2005) Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *Journal of Ecology*, **93**, 291-304.
- Uriarte, M., Bruna, E.M., Rubim, P., Anciaes, M. & Jonckheere, I. (2010) Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation. *Ecology*, **91**, 1317-1328.
- Uriarte, M., Anciaes, M., da Silva, M.T.B., Rubim, P., Johnson, E. & Bruna, E.M. (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, **92**, 924-937.
- Volkov, I., Banavar, J.R., He, F.L., Hubbell, S.P. & Maritan, A. (2005) Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, **438**, 658-661.
- Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & Vasquez, R. (2000) A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography*, **23**, 349-359.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. (1999) Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology*, **80**, 2006-2017.
- Zhu, Y., Mi, X.C., Ren, H.B. & Ma, K.P. (2010) Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, **119**, 109-119.

Capítulo II

Efeito de vizinhança na reprodução de herbácea de subosque amazônico

Paulo Rubim^{1,4,5}, Maria Uriarte^{2,4}, Osmaildo Ferreira⁴, Dalva M. S. Matos¹ & Emilio M. Bruna^{3,4}

¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, CP 676, CEP 13565-905, São Carlos, SP, Brasil

²Department of Ecology, Evolution and Environmental Biology, Columbia University, 1200 Amsterdam Avenue, New York, New York 10027 USA.

³Department of Wildlife Ecology and Conservation and Center for Latin American Studies, University of Florida, Gainesville, Florida 32611-0430 USA

⁴Biological Dynamics of Forest Fragments Project, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia and Smithsonian Tropical Research Institute, CP 478, 69011-970, Manaus, AM, Brazil

⁵E-mail: rubimpaulo@gmail.com

Artigo a ser submetido à revista Plant Ecology

Abstract

The effect of ecological neighborhood surrounding sessile individuals plays a crucial role for all stages of plant development. We evaluated the effects of local neighborhood on reproduction in three populations of the understory Amazonian herb *Heliconia acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae), using data from three reproductive seasons, we addressed the following questions: (1) Is the reproductive effort of an individual plant more strongly influenced by light, local plant density, soil chemistry, or a combination of these factors? (2) Do individuals located in more favorable neighborhoods (i.e., more light, lower plant density, higher soil nutrient levels) reproduce more frequently? (3) How much variation is there in the intensity of neighborhood effects at the landscape scale? The model with only canopy openness (GLI) showed the greatest contribution (99%) to explain the variation in *H. acuminata* reproductive effort. All the other parsimonious models showed insignificant contributions. Our results demonstrate that the specificity of microhabitats is required by understory tropical plants, however, change through landscape. This scenario seems to increase the role of the breeding site of each *H. acuminata* individual, which can lead to different intensities of reproductive events that can further ensure the propagation of the species in better environmental conditions than its neighborhoods. The reproductive success of plants can be affected by the movement of pollinators however, such a relationship should be evaluated empirically and we suggest this approach for future studies.

Key-words: Heliconia acuminata; Heliconiaceae; canopy openness, local density, soil components, neighborhood effects; reproduction.

Introdução

O efeito de vizinhança ao redor de indivíduos sésseis como plantas terrestres é de fundamental importância em todos os estágios de seu desenvolvimento (Casper & Jackson, 1997; Uriarte *et al.*, 2004; Castillo *et al.*, 2010). Por exemplo, a redução da disponibilidade de luz resultante de indivíduos vizinhos mais altos limita a taxa de crescimento de plantas no subosque que aquelas sem vizinhos (Canham *et al.*, 1994; Finzi & Canham, 2000). Além disso, plantas localizadas em maiores densidades são menores devido a maior competição por nutrientes (Finzi & Canham, 2000; Schneider *et al.*, 2006). Isto também pode explicar por que plantas agregadas produzem menos frutos e sementes (Silander & Pacala, 1985; Girdler & Radtke, 2006). Se essas mudanças nas taxas demográficas apresentarem consequências ao longo do tempo para a dinâmica populacional, os efeitos de vizinhança podem afetar a abundância de espécies na paisagem e suas funções ecossistêmicas (Pacala & Deutschman, 1995; Stoll & Newbery, 2005).

O esforço reprodutivo (i.e., o número de sementes produzidas por indivíduo de plantas durante uma estação reprodutiva) é um processo chave que influencia a demografia e ajuda a moldar a estrutura genética populacional (Sagnard *et al.*, 2011). O tamanho da planta é frequentemente considerado como o principal fator determinante de seu esforço reprodutivo (Pitelka *et al.*, 1980; Samson & Werk, 1986; Lecorff, 1993). Entretanto, há outros dois fatores determinantes. O primeiro é o montante de luz na qual as plantas são expostas (Pitelka *et al.*, 1980; Lecorff, 1993). Devido à baixa quantidade de luz que chega próxima ao solo da floresta (Chazdon & Fetcher, 1984), plantas de subosque em áreas mais claras podem, frequentemente, produzir mais flores e frutos (Levey, 1988; Cunningham, 1997) como resultado de seu acelerado crescimento (Denslow *et al.*, 1990). O segundo é a variação local na densidade inter e intraespecífica (McLachlan *et al.*, 1995; Sagnard *et al.*, 2011), na qual pode influenciar a competição por nutrientes limitando seu crescimento e, portanto, a probabilidade de alcançar seu limiar reprodutivo (Finzi & Canham, 2000; Kaspari *et al.*, 2008;

Tully *et al.*, 2013) que, indiretamente, afeta seu desempenho reprodutivo. Enquanto esses fatores são comumente estudados de forma isolada, poucas pesquisas os abordam interagindo a influência a reprodução em plantas.

Apesar da quantidade de propágulos produzidos por uma planta determinar sua demografia populacional, é sua sazonalidade temporal reprodutiva que regula a capacidade de colonização de novas áreas e perpetuação ao longo do tempo (Bishop & Schemske, 1998). Além disso, a sazonalidade reprodutiva ajusta os padrões de interações animal-plantas, de fundamental importância para manutenção dos processos de polinização e dispersão. (Brody, 1997; Smith-Ramirez *et al.*, 1998). Apesar de comumente haver inconsistência fenológica espaço-temporal dentre as populações de plantas, o monitoramento por anos consecutivos revelam indivíduos mais frequentes que outros, e sua localização na heterogeneidade espacial da floresta poderiam auxiliar ao entendimento de seus padrões temporais fenológicos na paisagem.

A heterogeneidade espacial da luz, densidade local e quantidade de nutrientes disponíveis são bem documentadas em ecossistemas tropicais (Wijesinghe & Hutchings, 1997; Nicotra *et al.*, 1999; Jones *et al.*, 2008; McCarthy-Neumann & Ibanez, 2013). Por exemplo, a abertura do dossel pode alterar-se em 10 vezes no mesmo contínuo florestal (Chazdon & Fetcher, 1984; Engelbrecht & Herz, 2001). A mesma heterogeneidade é observada nos diferentes níveis de nutrientes encontrados nos solos pobres da Amazônia central (Chauvel *et al.*, 1987; Fearnside & Leal-Filho, 2001). Também as densidades de indivíduos coespecíficos podem variar substancialmente (Condit *et al.*, 2000; Bruna & Kress, 2002), assim como a abundância de vizinhos heteroespecíficos (Uriarte *et al.*, 2004). Contudo, pouco se sabe como esses fatores se relacionam para influir na reprodução de plantas na floresta tropical. A maioria dos estudos tem sido realizado para comparar os extremos de gradientes como: clareiras em contraste com subosque, áreas alagadas e florestas manejadas (Levey, 1988; Costa & Magnusson, 2003; Schleuning *et al.*, 2008) e,

considerando somente a presença ou ausência de eventos reprodutivos. Pesquisas tentando distinguir como esses efeitos de vizinhança podem influenciar sua intensidade e frequências reprodutivas são escassas, bem como sua variação espacial e temporal ainda são pouco conhecidos.

Trabalhos experimentais evidenciam que a fertilidade dos solos e a falta de nutrientes regulam o tamanho e vigor das brácteas no gênero *Heliconia* sp. (de Castro *et al.*, 2007; de Albuquerque *et al.*, 2010), assim, a heterogeneidade espacial dos solos pobres da Amazônia (Chauvel *et al.*, 1987; Fearnside & Leal-Filho, 2001), pode conduzir a diferente alocação de biomassa entre as partes vegetativas e reprodutivas dos indivíduos (Hermans *et al.*, 2006), dependendo de sua localização espacial na floresta.

Nós avaliamos os efeitos locais de vizinhos na reprodução em três populações de uma espécie de herbácea amazônica *Heliconia acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae). Usando dados a partir de três estações reprodutivas endereçamos as seguintes questões: (1) Os esforços reprodutivos de indivíduo de plantas são mais fortemente afetados pela luz, densidade local de plantas, nutrientes do solo ou a combinação destes fatores? (2) Indivíduos dispostos em locais mais favoráveis (i.e. maior quantidade de luz, baixa densidade de plantas e maiores níveis de nutrientes do solo) reproduzem com maior frequência? (3) Quanto dessa variação é consequência dos efeitos de vizinhança ou efeito da área?

Métodos

Área de estudo e espécie focal

Nós conduzimos esse estudo no Projeto Dinâmico Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), localizado a cerca de 80 km a norte de Manaus, AM, Brasil. O relevo do PDBFF possui amplitude entre 50 e 150 metros de elevação, coberto por florestas com dossel atingindo em torno de 45 metros de altura (Gascon & Bierregaard, 2001) e o subosque é dominado por palmeiras (Scariot, 1999). Os solos dessa região são geralmente ácidos e

pobres em nutrientes (Fearnside & Leal-Filho, 2001), mas apresentam alta variação espacial nos componentes químicos e texturais associados a sua topografia (Chauvel *et al.*, 1987; Laurance, 1999; Gascon & Bierregaard, 2001). A temperatura média anual é de 26°C (19-39°C) e pluviosidade entre 1900 e 2300 mm anualmente (dados cedidos pelo PDBFF), com pronunciada estação seca nos meses de junho a outubro.

Heliconia acuminata (Heliconiaceae LC Rich.) é uma espécie de herbácea hermafrodita autoincompatível com distribuição na Amazônia e Guianas. É uma das mais comuns no subosque da Amazônia central (Costa, 2004), incluindo todas as reservas do PDBFF. Em nossa área de estudo floresce e frutifica anualmente entre janeiro e março, onde a maioria das plantas produz de uma a duas brácteas com média de 25 flores (Bruna & Kress, 2002; Bruna *et al.*, 2004). Plantas são polinizadas por beija-flores do gênero *Phaethornis* sp (Bruna *et al.*, 2004) e seus frutos dispersos por aves do gênero *Pipra* sp e *Turdus* sp (Uriarte *et al.* 2011).

Coleta dos dados

Para determinar como a variação local afeta a reprodução usamos 253 indivíduos reprodutivos de *H.acuminata* distribuídos em três reservas do PDBFF. Essas plantas foram distribuídas com, no mínimo, 100 metros de distância entre as mesmas ao longo do sistema de trilhas das reservas do PDBFF.

Durante as estações reprodutivas dos anos de 2008, 2009 e 2010 nós registramos a altura de cada planta reprodutiva e o número total de flores por elas produzidas, aqui chamada de esforço reprodutivo.

Em janeiro de 2009 quantificamos a disponibilidade de luz que chega a cada indivíduo amostrado utilizando câmera digital de marca Nikon Coolpix 4500 acoplada com lentes hemisféricas (Nikon Fisheye converter FC-E8). As fotos foram tiradas com tripé armado a 1 metro acima de cada indivíduo, empregando os métodos descritos por (Frazer *et al.*, 1997) e

analisadas com o software Gap Light Analyzer (Frazer *et al.*, 2001) para calcular a disponibilidade de luz (Gap Light Índice, GLI). Nós também contamos todas as plantas ≤ 100 cm dentro de um raio de 1m a partir da base de cada indivíduo focal de *Heliconia*. Descartamos plantas acima de 100 cm devido ao fato de suas raízes não competirem com as raízes superficiais de *Heliconia* (Bruna *et al.*, 2002). Finalmente coletamos amostras de solo na região da base de cada indivíduo focal (5 cm da base e 10 cm de profundidade) e quantificamos os seguintes parâmetros texturais e químicos: percentagem de areia, silte e argila, Fe, K⁺, P, Mg²⁺, Al³⁺, Ca²⁺, Mn, Zn e pH. Utilizando protocolos padronizados, as amostras de solo foram analisadas pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA, 1997) com laboratório em Manaus. Os métodos para extração de cada componente do solo entre as áreas podem ser encontrados no Apêndice A. Os dados sumarizados são encontrados abaixo na Tabela 1.

Tabela 1: Dados sumarizados de cada área estudada na Amazônia central.

	Reservas		
	# 1113	# 1401	# 1501
<i>Heliconia</i>	57	116	80
Esforço reprodutivo *	46.02 ± 33.5	25.59 ± 28.2	38.45 ± 37.8
Disponibilidade de luz *	3.8 ± 2.08	3.5 ± 1.16	5.6 ± 2.8
Densidade *	18.4 ± 9.1	27.6 ± 15.7	20.5 ± 10.8
Componentes do solo†	0.06	0.08	0.07
Coordenadas	2°, 23' N, 59°, 50'S	22° 25' N, 59° 51' S	2° 26' N, 59° 46'S

* (média, desvio-padrão); † = valor de estresse

Análises

Aplicamos a técnica do Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (EMNM) com distância métrica de Sorensen (Bray-Curtis) para quantificar a possível diferença de 12

componentes do solo entre as áreas. O número de ordenação dos eixos foi determinado relacionando o estresse e o número de eixos usando 1000 aleatorizações para confirmar se cada eixo explicou significativamente mais variação do que o esperado ao acaso. Os melhores eixos do ENMN que explicaram mais da metade da variância $r^2_{\text{eixo } 1} = 0.50$ foram incorporados nas análises (Apêndice B e C).

Nós usamos modelos lineares mistos para testar o efeito da densidade de vizinhos conspecíficos (DEN), disponibilidade de luz (GLI) e características do solo (SO) sobre o esforço reprodutivo para explicar a variação entre anos (N=3) e entre áreas (N=3). Nós consideramos duas variáveis respostas: a probabilidade de floração e o esforço reprodutivo, definido como o número de flores produzidas durante uma estação reprodutiva. Por último nós transformamos em $\log(x+1)$. O tamanho da planta, o qual varia anualmente (F=14.080, DF = 2, P < 0.001) foi incluída nos modelos como covariável (Bruna & Kress, 2002) (Samson & Werk, 1986), pois influencia positivamente a floração (Figura 1). Incluímos anos e áreas como fatores fixos e o indivíduo como efeito aleatório.

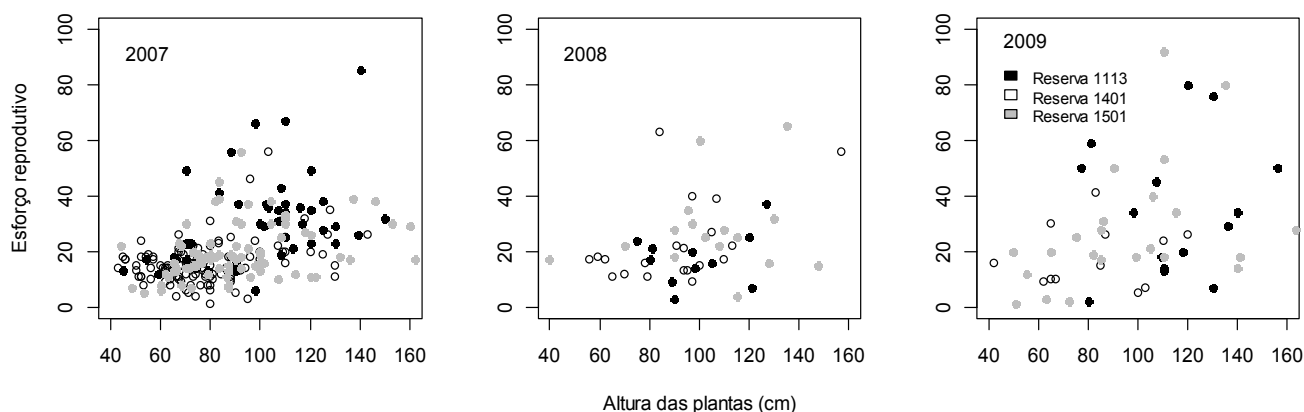


Figura 1: Distribuição do esforço reprodutivo em relação a altura dos indivíduos de *H. acuminata* entre os anos nas três áreas da Amazônia central.

A média de todas variáveis preditoras entre as áreas foram comparadas com ANOVA (F-Fisher) seguidas pelo teste de Tukey's HSD para comparações pareadas. Nós também usamos Critério de Informação de Akaike (AIC) para comparar modelos usando diferentes

combinações dos efeitos principais e suas interações (Burnham & Anderson, 2002; Bolker, 2008). Os modelos foram arranjados em ordem ascendente/descendente $\Delta AICc$ usando a função lCtab disponível no pacote bbmle (Bolker, 2008) da linguagem R de programação (R Development Core Team, 2008). Modelos com $\Delta AICc < 2$ e $AICcw$ até 0.10 foram considerados plausíveis para explicar a variação dos dados (Burnham & Anderson, 2002). Os modelos lineares mistos foram ajustados com a função lmer do pacote lmer4 (R Development Core Team, 2008).

Resultados

O esforço reprodutivo e fatores de vizinhança

O modelo considerando a abertura do dossel sobre o indivíduo de *Heliconia* apresentou a maior contribuição (99%) de variação do esforço reprodutivo. Todos os outros modelos de parcimônia demonstraram insignificante contribuição ($\Delta AICc > 3$ e $AICcw > 10$, e Tabela 2).

Tabela 2: Melhores modelos seguindo ($\Delta AICc < 2$ e $wAICc > 0.1$) que explicam o esforço reprodutivo individual em *H. acuminata*. Abreviações: HT = altura de cada planta, GLI = abertura do dossel, DEN=Densidade local, SO= componentes do solo (Eixo 1 EMNM).

	Modelos	$\Delta AICc$	$\Delta AICw$	Inclinações
Esforço				
Reprodutivo	HT + GLI	0	0.997	0.0917
~	HT + GLI + SO	13	0.001	0.0925 / -0.037
	HT + SO	13.6	0.001	-0.056
	HT + GLI + DEN	18.9	< 0.001	0.0925 / 0.0015
	HT + DEN	20.4	< 0.001	-0.0670
	HT + GLI+ DEN + SO	32	< 0.001	0.091 / -0.001 / -0.041
	HT + DEN + SO	32.6	< 0.001	-0.001 / -0.058

O esforço reprodutivo ao longo do tempo

Plantas que reporuziram em 2008 raramente reproduziram nos anos subsequentes. Apenas 8% dos indivíduos reproduziram todos os três anos, 28% dois anos e 65% apenas o primeiro ano. Plantas que foriram apenas uma vez ao ao apresentaram média 18.36 ± 10.43 devio padrão, duas vzes ao ano 41.45 ± 16.26 e três vezes ao ano 66.89 ± 17.16 flores/ ano.

Houve efeito significativo temporal na reprodução ($F=114.09$, $gl= 2$, $p < 0.001$) devido ao alto pico de frutificação em 2008, mas o esforço reprodutivo não variou significativamente nos anos na reserva #1401 ($F = 1.767$, $gl =2$, $p = 0.184$) (Figura 2). Dessa maneira, quando incorporamos o tempo ($N=3$) como civariável em todos os modelos, o GLI contribuiu com 99% AICcw e 0.0 $\Delta AICc$. Isso indica que o esforço reprodutivo é melhor explicado pelo modelo com apenas o GLI, seguidos pelos modelos considerando GLI, DEN e SO em 2008 e 2010, respectivamente; entretanto, em 2009 a disponibilidade de luz (GLI) apresentou-se sozinha como a melhor contribuição (Tabela 3). Plantas com maior frequência reprodutiva estão dispostas em locais com maior disponibilidade de luz (Figuras 3A e D).

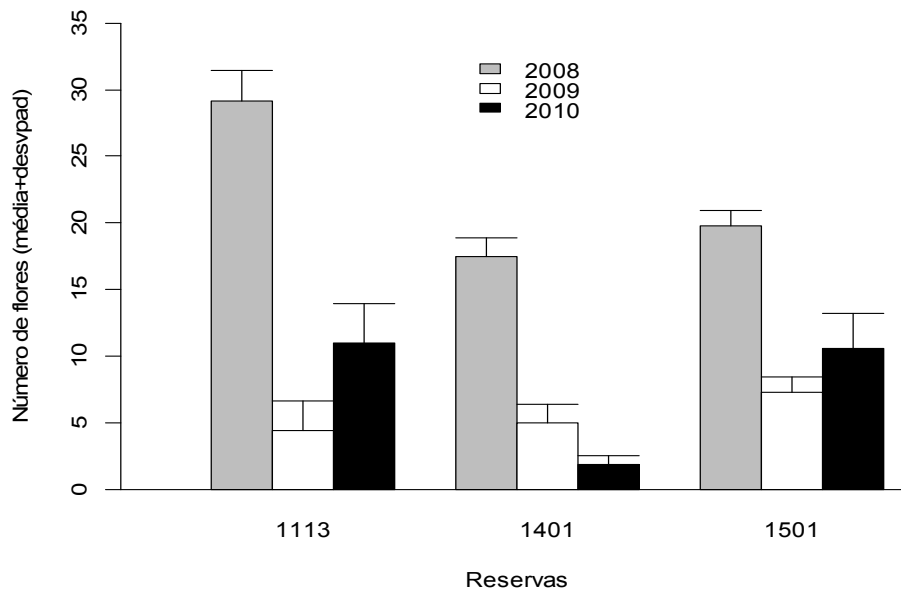


Figura 2: Distribuição do esforço reprodutivo entre anos nos três locais da Amazônia.

Tabela 3: Melhores modelos seguindo ($\Delta AICc < 2$ e $wAICc > 0.1$) que explicam o esforço reprodutivo individual em *H. acuminata* em cada um dos três anos de floração.

Modelos	2008		2009		2010	
	$\Delta AICc$	AICcw	$\Delta AICc$	AICcw	$\Delta AICc$	AICcw
Esforço Reprodutivo						
~ HT + GLI	0	0.377	0	0.630	0.4	0.252
HT + GLI + DEN	0.4	0.301	1.8	0.254	1.5	0.144
HT + GLI + SO	1.8	0.157	5.2	0.048	0	0.305
HT + GLI+ DEN + SO	2	0.139	7.1	0.018	1.5	0.146
HT + DEN	6.3	0.016	5.7	0.037	4.7	0.029
HT + DEN + SO	8.2	0.006	10.8	0.003	3.9	0.044
HT + SO	8.6	0.005	8.1	0.011	2.7	0.080

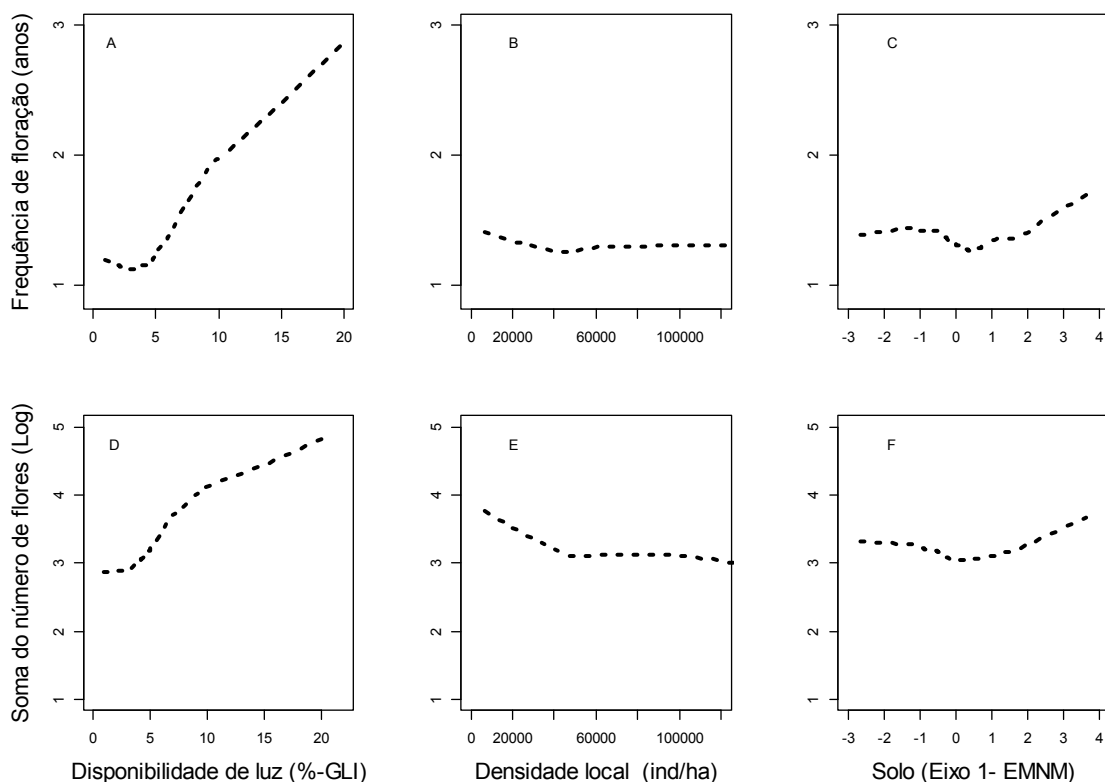


Figura 3: Relação entre a frequência e intensidade reprodutiva em relação a disponibilidade de luz (A e D), a densidade local (B e D) e componentes do solo (C e F). A inclinação da linha tracejada utiliza as propriedades da função *LOWESS* do programa R que suaviza ponderando localmente cada trecho da inclinação.

O esforço reprodutivo e os efeitos de vizinhança na paisagem

As Análises de Variância indicaram diferenças entre todas as preditoras entre as áreas (Tabela 4). Então, os preditores de vizinhança variaram substancialmente em escala próximas a 10 km nas áreas do PDBFF (Tabela 3, Apêndice B). A área contribuiu com 67% AICcw e 0.0 ΔAICc e reduziu para 32% AICcw e 1.4 de ΔAICc quando nos incluímos a disponibilidade de luz (GLI) nos modelos de parsimônia.

Tabela 4: Comparação par a par das variáveis de preditoras amostradas próximas ao indivíduo reprodutivo entre as áreas amostradas na Amazônia. *F* é o valor estatístico das análises de variância e sua significância.

	Reservas			<i>F</i>
	1113 vs 1401	1401 vs 1501	1113 vs 1501	
Altura da planta (HT)	<0.001	0.005	0.058	14.08***
Disponibilidade de luz (GLI)	0.66	<0.001	<0.001	27.86***
Densidade (DEN)	0.001	<0.001	0.68	12.57***
Eixo 1 EMNM (SO)	<0.001	<0.002	0.223	22.71***

****P* ≤ 0.001

Discussão

Estudos avaliando simultaneamente os fatores abaixo, acima e próximos aos indivíduos de plantas reprodutivas são raros (Weiner, 1988; Stoll & Weiner, 2000), particularmente em ecossistemas tropicais. Ademais, a maioria dos estudos investigando os

efeitos ecológicos tem focado no crescimento e sobrevivência de espécies arbóreas (Hubbell *et al.*, 2001; Queenborough *et al.*, 2007; Comita & Hubbell, 2009), apesar de herbáceas e outras plantas do subosque representarem 25% de toda diversidade das florestas tropicais (Gentry & Emmons, 1987) e a reprodução ser chave para sua sobrevivência. Nossos dados sugerem que os efeitos dos vizinhos sobre a reprodução de plantas são mais complexos que previamente sugeridos (Lecorff, 1993; Sagnard *et al.*, 2011; Tully *et al.*, 2013), se estendendo com grande variância espaço-temporal dentre os indivíduos pelo gradiente de luz do subosque da floresta amazônica.

Mecanismos de regulação do esforço reprodutivo individual

As características ambientais nas quais a população está inserida determinam seu desempenho reprodutivo (Skidds *et al.*, 2007; Castillo *et al.*, 2010; Dhondt, 2010). Devido a suas particularidades, é esperado que o esforço reprodutivo seja afetado por mais de um fator ambiental, bem como suas possíveis interações. No entanto, nossos modelos indicaram que somente a abertura do dossel (GLI) contribui como o principal fator determinante do esforço reprodutivo em *H.acuminata*. A quantidade de luz pode afetar positivamente o crescimento da planta deixando-a mais robusta e, indiretamente, disponibilizar maior quantidade de energia para a reprodução. Esse resultado também foi observado em *Heliconia metalica*, onde as plantas mais iluminadas aumentaram a quantidade de suas folhas (Schleuning *et al.*, 2009). Neste sentido, a mesma proporção de luz recebida pelo indivíduo focal pode também beneficiar as plantas vizinhas, o que resultaria em aumento da competição. Porém, nossos dados não mostraram essa tendência, ou seja, *H. acuminata* pode crescer e reproduzir-se vigorosamente sem ser afetada negativamente pela densidade de seus vizinhos. Além disso, plantas que convivem em maior densidade reduzem a taxa de herbivoria, entre outros benefícios decorrentes de processos de facilitação (Callaway, 1995). Este resultado contribui para a compreensão do motivo pelo qual esta espécie é uma das mais abundantes plantas de subosque da floresta Amazônica (Costa, 2004). Os efeitos

negativos da densidade parecem ser mais incisivos em resultados experimentais ou ecossistemas não tropicais (Girdler & Radtke, 2006; Thorsted *et al.*, 2006), onde as áreas abertas não oferecem restrição à quantidade de luz.

Analisando o solo com as variáveis preditoras encontramos menor contribuição deste fator, embora ele tenha sido o melhor modelo explicativo para o ano de 2010 quando associada a GLI. Vários trabalhos experimentais evidenciaram que o incremento de nutrientes aumenta o vigor reprodutivo no gênero *Heliconia*, e a falta de N:P:K pode reduzir os tamanhos das brácteas (de Castro *et al.*, 2007; de Albuquerque *et al.*, 2010). Em nossas análises do solo, evidentemente, a quantidade do elemento Fe determina o padrão de correlações do eixo 1 do EMNM. Provavelmente, esse elemento tem relação positiva com a sua capacidade de distribuição, pois sua densidade aumenta com o seu valor em grande escala (conforme discutido no capítulo III). No entanto, a produção de flores e frutos está relacionada a maiores concentrações de P e N quando comparados com outros elementos (Abrahamson & Caswell, 1982; Tully *et al.*, 2013). Estudos indicam que os padrões de distribuição de plantas tropicais são definidos pelos componentes dos solos (John *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2008), porém, para aspectos reprodutivos a importância de cada elemento pode variar de acordo com sua necessidade fisiológica (Tully *et al.*, 2013). Depois de estabelecidas com o mínimo de condições de crescimento fornecido pelo solo, as plantas dispostas em locais com maior incidência de luz aumentaram potencialmente seu crescimento e reprodução individual. Evidência desse fato é que as taxas de recrutamento de *H. acuminata* aumentam proporcionalmente com os níveis de luz (Uriarte *et al.*, 2010). Este resultado confirma a especificidade de microhabitats exigidos pelas plantas de subosque (Levey, 1988; Whigham, 2004).

Florestas com maior diversidade de espécies estão localizadas em regiões tropicais que recebem luz solar durante metade de cada dia do ano. Este cenário parece aumentar a

importância do local de reprodução de cada indivíduo na floresta, o que pode levar a diferentes intensidades de eventos reprodutivos garantindo a propagação da espécie.

O esforço reprodutivo ao longo do tempo

Nossos resultados apresentam que o esforço reprodutivo varia ao longo dos anos, onde o primeiro (2008) foi mais intenso do que nos subsequentes. Tal padrão pode ser devido ao custo energético de alta floração que poderia causar redução nos períodos seguintes. Este resultado parece mais condizente considerando a baixa sazonalidade (comprimento do dia, a precipitação e temperatura) durante os anos na região central da Amazônia. Eventos cíclicos de longo prazo não sazonalmente evidentes como El Niño afetam os padrões temporais de reprodução para espécies arbóreas tropicais (Wright & Calderon, 2006). Isso parece não influenciar plantas herbáceas, onde fatores evolutivos adaptativos podem determinar sua frequência e intensidade ao longo do tempo (Torang *et al.*, 2010; Boyle & Bronstein, 2012). Adicionalmente, alguns estudos sugerem que o padrão temporal de reprodução do gênero *Heliconia* e de outras plantas de subosque pode estar associado a padrões de comportamento sazonal (Stiles, 1975; Feinsinger *et al.*, 1991; da Cruz *et al.*, 2006) e de alterações na densidade (Pascarella, 1998) de seus polinizadores, contudo, aqui não amostrados.

Tais justificativas, no entanto, são bastante gerais. Nossos indivíduos reprodutivos demonstram que menos de 10% de toda população amostrada floriu anualmente, porém produzindo cinco vezes mais que as que receberam menos luz ao longo dos anos. Se esse padrão é comum na natureza, os padrões espaciais genéticos agregados comumente encontrados (Sagnard *et al.*, 2011) podem vir com frequência reprodutiva dos mesmos indivíduos ao longo do tempo. Portanto, esses poucos indivíduos que receberam mais luz aumentaram a frequência e intensidade reprodutiva que molda seu padrão temporal de floração.

O esforço reprodutivo na paisagem

O esforço reprodutivo variou fortemente entre áreas na escala da paisagem amazônica. Este resultado não é incomum em populações de plantas em outros tipos de paisagens (Iversen *et al.*, 2009; Liang & Schwartz, 2009), apesar de ter sido pouco estudada em nível populacional em grande contínuo de floresta tropical. Nosso estudo mostrou que metade das variáveis preditoras é diferente entre as áreas em que as populações estão inseridas. Como um produto dessa heterogeneidade presente na mesma área de pesquisa, a distância geográfica e a fertilidade do solo determinaram a variação florística em espécies arbóreas (Bohlman *et al.*, 2008) e herbáceas (Costa *et al.*, 2005). Assim, além da diversidade definida pela distância geográfica e composição do solo, afirmada pelos autores, os nossos resultados incrementam que condições de vizinhança são extremamente diferentes quando são observadas em respostas reprodutivas de nível individual. Essa variação, entretanto, ocorreu de forma semelhante entre as três áreas na paisagem, ou seja, a redução ou o aumento de incrementos de esforço reprodutivos sucederam nas três áreas, ao mesmo tempo, apesar da grande variação de fatores de vizinhança. Uma vez que as variáveis ambientais, como a abertura do dossel, densidade e componentes do solo não mudam abruptamente nos anos, essa variação espacial no esforço reprodutivo pode estar ligada a seleção genética comumente agregada entre as plantas (Sagnard *et al.*, 2011). Confirmando essa hipótese, o P, que é o principal elemento do solo utilizado pelas plantas durante a temporada de reprodução (Abrahamson & Caswell, 1982), não variou entre os diferentes locais de amostragem, sugerindo que este elemento não pode ser crucial para sua reprodução nessa região amazônica.

Complementarmente, o padrão espacial de floração do gênero *Heliconia* possui forte relação com a densidade e eficiência de beija-flores (Stiles, 1975; Levey, 1988), porém, com sua ausência local, provavelmente as *Heliconia* sp reduziram suas taxas de fecundidade por não possuírem sistema de autopolinização. O que sabemos é que as densidades de seus

polinizadores alteram-se drasticamente nessa mesma área de estudo (Stouffer *et al.*, 2006), e que seu sucesso reprodutivo é fortemente afetado por seus padrões de movimentação (Feinsinger *et al.*, 1991; Cranmer *et al.*, 2012).

Nossos modelos apresentaram que o esforço reprodutivo aumentou com a quantidade de luz, e reduziu sua explicabilidade considerando o fator área. Este resultado indica que os padrões fenológicos de floração de *H. acuminata* são muito particulares espacial e temporalmente no subsoque da floresta amazônica, regidos por sua específica localização no subsoque da floresta.

Referências

Abrahamson W.G. and Caswell H. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology* 63: 982-991.

Bishop, J.G. & Schemske, D.W. (1998) Variation in flowering phenology and its consequences for lupines colonizing Mount St. Helens. *Ecology*, **79**, 534-546.

Bohman S.A., Laurance W.F., Laurance S.G., Nascimento H.E.M., Fearnside P.M. and Ana A. 2008. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science* 19: 863-874.

Bolker B. 2008. *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press.

Boyle W.A. and Bronstein J.L. 2012. Phenology of tropical understory trees: patterns and correlates. *Revista De Biologia Tropical* 60: 1415-1430.

Brody, A.K. (1997) Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology*, **78**, 1624-1631.

Bruna E.M. and Kress W.J. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology* 16: 1256-1266.

Bruna E.M., Kress W.J., Marques F. and Silva O.F.d. 2004. *Heliconia acuminata* reproductive success is independent of local floral density. *Acta Amazonica* 34: 467-471.

- Bruna E.M., Nardy O., Strauss S.Y. and Harrison S.P. 2002. Experimental assessment of *Heliconia acuminata* growth in a fragmented Amazonian landscape. *Journal of Ecology* 90: 639-649.
- Burnham K.P. and Anderson D.R. 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- Canham C.D., Finzi A.C., Pacala S.W. and Burbank D.H. 1994. Causes and Consequences of Resource Heterogeneity in Forests - Interspecific Variation in Light Transmission by Canopy Trees. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 24: 337-349.
- Casper B.B. and Jackson R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 545-570.
- Castillo J.P., Verdu M. and Valiente-Banuet A. 2010. Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology* 91: 3656-3663.
- Chauvel A., Lucas Y. and Boulet R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43: 234-241.
- Chazdon R.L. and Fetcher N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain-forest in Costa-Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Comita L.S. and Hubbell S.P. 2009. Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology* 90: 328-334.
- Condit R., Ashton P.S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S.P., Foster R.B., Itoh A., LaFrankie J.V., Lee H.S., Losos E., Manokaran N., Sukumar R. and Yamakura T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418.
- Costa F.R.C. 2004. Structure and composition of the ground-herb community in a terra-firme Central Amazonian forest. *Acta Amazonica* 34: 53-59.
- Costa F.R.C. and Magnusson W.E. 2003. Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in a central amazonian forest. *Biotropica* 35: 103-114.

Costa F.R.C., Magnusson W.E. and Luizao R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* 93: 863-878.

Cranmer L., McCollin D. and Ollerton J. 2012. Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos* 121: 562-568.

Cunningham S.A. 1997. The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia* 111: 36-44.

da Cruz D.D., Mello M.A.R. and Van Sluys M. 2006. Phenology and floral visitors of two sympatric *Heliconia* species in the Brazilian Atlantic forest. *Flora* 201: 519-527.

de Albuquerque, A.W., Rocha, E.S., da Costa, J.P.V., Farias, A.P. & Bastos, A.L. (2010) Production of heliconia Golden Torch as influenced by the mineral and organic manure. *Revista Brasileira De Engenharia Agricola E Ambiental*, **14**, 1052-1058.

de Castro, A.C.R., Loges, V., da Costa, A.S., de Castro, M.F.A., de Aragao, F.A.S. & Willadino, L.G. (2007) Flower stems postharvest characteristics of heliconia under macronutrients deficiency. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, **42**, 1299-1306.

Denslow J.S., Schultz J.C., Vitousek P.M. and Strain B.R. 1990. Growth-responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71: 165-179.

Dhondt A.A. 2010. Effects of competition on great and blue tit reproduction: intensity and importance in relation to habitat quality. *Journal of Animal Ecology* 79: 257-265.

EMBRAPA. 1997. Manual de Métodos de Análises de Solos. Centro Nacionalde Pesquisas de Solo. SBLCS. Rio de Janeiro.

Engelbrecht B.M.J. and Herz H.M. 2001. Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 17: 207-224.

Fearnside P.M. and Leal-Filho N. 2001. Soil and development in Amazonia: Lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragments Project. Yale University Press, New Haven, Connecticut, U.S.A.

Feinsinger P., Tiebout H.M. and Young B.E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions -field experiments. *Ecology* 72: 1953-1963.

Finzi A.C. and Canham C.D. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management* 131: 153-165.

Frazer G., Lertzman K.P. and Trofymow J.A. 1997. A method for estimating canopy openness, effective leaf area index, and photosynthetically active photon flux density using hemispherical photography and computerized image analysis techniques. Pacific Forestry Centre.

Frazer G.W., Fournier R.A., Trofymow J.A. and Hall R.J. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology* 109: 249-263.

Gascon C. and Bierregaard R.O., Jr. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: The study site, experimental design, and research activity. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest.*: 31-42.

Gentry A.H. and Emmons L.H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19: 216-227.

Girdler E.B. and Radtke T.A. 2006. Conservation implications of individual scale spatial pattern in the threatened dune thistle, *Cirsium pitcheri*. *American Midland Naturalist* 156: 213-228.

Hermans, C., Hammond, J.P., White, P.J. & Verbruggen, N. (2006) How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science*, **11**, 610-617.

Hubbell S.P., Ahumada J.A., Condit R. and Foster R.B. 2001. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecological Research* 16: 859-875.

Iversen M., Brathen K.A., Yoccoz N.G. and Ims R.A. 2009. Predictors of plant phenology in a diverse high-latitude alpine landscape: growth forms and topography. *Journal of Vegetation Science* 20: 903-915.

John R., Dalling J.W., Harms K.E., Yavitt J.B., Stallard R.F., Mirabello M., Hubbell S.P., Valencia R., Navarrete H., Vallejo M. and Foster R.B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 864-869.

Jones M.M., Tuomisto H. and Olivas P.C. 2008. Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a sampling effect? *Journal of Ecology* 96: 367-377.

Kaspari M., Garcia M.N., Harms K.E., Santana M., Wright S.J. and Yavitt J.B. 2008. Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecology Letters* 11: 35-43.

Laurance W.F. 1999. Ecology and management of fragmented tropical landscapes - Introduction and synthesis. *Biological Conservation* 91: 101-107.

Lecorff J. 1993. Effects of Light and Nutrient Availability on Chasmogamy and Cleistogamy in an Understory Tropical Herb, *Calathea-Micans* (Marantaceae). *American Journal of Botany* 80: 1392-1399.

Levey D.J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.

Liang L. and Schwartz M. 2009. Landscape phenology: an integrative approach to seasonal vegetation dynamics. *Landscape Ecology* 24: 465-472.

McCarthy-Neumann S. and Ibanez I. 2013. Plant-soil feedback links negative distance dependence and light gradient partitioning during seedling establishment. *Ecology* 94: 780-786.

McLachlan S.M., Murphy S.D., Tollenaar M., Weise S.F. and Swanton C.J. 1995. Light Limitation of Reproduction and Variation in the Allometric Relationship between Reproductive and Vegetative Biomass in *Amaranthus-Retroflexus* (Redroot Pigweed). *Journal of Applied Ecology* 32: 157-165.

Nicotra A.B., Chazdon R.L. and Iriarte S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.

Pacala S.W. and Deutschman D.H. 1995. Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos* 74: 357-365.

Pascarella J.B. 1998. Hurricane disturbance, plant-animal interactions, and the reproductive success of a tropical shrub. *Biotropica* 30: 416-424.

Pitelka L.F., Stanton D.S. and Peckenhams M.O. 1980. Effects of Light and Density on Resource-Allocation in a Forest Herb, *Aster-Acuminatus* (Compositae). *American Journal of Botany* 67: 942-948.

Queenborough S.A., Burslem D., Garwood N.C. and Valencia R. 2007. Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology* 88: 2248-2258.

R Development Core Team. 2008. *R: A Language and Environment for Statistical Computing, Vienna, Austria.*

- Sagnard F., Oddou-Muratorio S., Pichot C., Vendramin G.G. and Fady B. 2011. Effects of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genetics & Genomes* 7: 37-48.
- Samson D.A. and Werk K.S. 1986. Size-Dependent Effects in the Analysis of Reproductive Effort in Plants. *American Naturalist* 127: 667-680.
- Scariot A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76.
- Schleuning M., Huaman V. and Matthies D. 2008. Flooding and canopy dynamics shape the demography of a clonal Amazon understory herb. *Journal of Ecology* 96: 1045-1055.
- Schleuning M., Huaman V. and Matthies D. 2009. Experimental Assessment of Factors Limiting Seedling Recruitment of an Amazonian Understory Herb. *Biotropica* 41: 57-65.
- Schneider M.K., Law R. and Illian J.B. 2006. Quantification of neighbourhood-dependent plant growth by Bayesian hierarchical modelling. *Journal of Ecology* 94: 310-321.
- Silander J.A. and Pacala S.W. 1985. Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* 66: 256-263.
- Skidds D.E., Golet F.C., Paton P.W.C. and Mitchell J.C. 2007. Habitat correlates of reproductive effort in wood frogs and spotted salamanders in an urbanizing watershed. *Journal of Herpetology* 41: 439-450.
- Smith-Ramirez, C., Armesto, J.J. & Figueroa, J. (1998) Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology*, **136**, 119-131.
- Stiles F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some costarican *Heliconia species*. *Ecology* 56: 285-301.
- Stoll P. and Newbery D.M. 2005. Evidence of species-specific neighborhood effects in the dipterocarpaceae of a Bornean rain forest. *Ecology* 86: 3048-3062.
- Stoll P. and Weiner J. 2000. A neighborhood view of interactions among individual plants. The geometry of ecological interactions: Simplifying spatial complexity: 11-27.
- Stouffer P.C., Bierregaard R.O., Strong C. and Lovejoy T.E. 2006. Long-term landscape change and bird abundance in Amazonian rainforest fragments. *Conservation Biology* 20: 1212-1223.

Thorsted M.D., Weiner J. and Olesen J.E. 2006. Above- and below-ground competition between intercropped winter wheat *Triticum aestivum* and white clover *Trifolium repens*. *Journal of Applied Ecology* 43: 237-245.

Torang P., Ehrlen J. and Agren J. 2010. Habitat quality and among-population differentiation in reproductive effort and flowering phenology in the perennial herb *Primula farinosa*. *Evolutionary Ecology* 24: 715-729.

Tully K.L., Wood T.E., Schwantes A.M. and Lawrence D. 2013. Soil nutrient availability and reproductive effort drive patterns in nutrient resorption in *Pentaclethra macroloba*. *Ecology* 94: 930-940.

Uriarte M., Bruna E.M., Rubim P., Anciaes M. and Jonckheere I. 2010. Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation. *Ecology* 91: 1317-1328.

Uriarte M., Condit R., Canham C.D. and Hubbell S.P. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* 92: 348-360.

Weiner J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*: 228-245.

Whigham D.E. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 583-621.

Wijesinghe D.K. and Hutchings M.J. 1997. The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: An experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 85: 17-28.

Wright S.J. and Calderon O. 2006. Seasonal, El Nino and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters* 9: 35-44.

Apêndices:

Apêndice A: Métodos de extração de componentes do solo.

Um total de 12 atributos de amostras de solo foram coletados na camada superior do solo (0-10 cm) juntos a zona das raízes de cada indivíduo focal de *H. acuminata*. A descrição detalhada dos solos da região é encontrada em PDBFF (Fearnside & Leal-Filho, 2001), e um breve resumo aqui descrito. As análises texturais e químicas foram realizadas na Embrapa (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). As amostras foram secas para remover as raízes e, subsequentemente, passada através de um peneiro de 2 milímetros. O método do densímetro foi usado para estimar a percentagem de areia, sedimentos e argila (0,05 a 2 mm, e, 0,02-0,05 < 0,002, respectivamente) (Mathieu & Pielain, 1998). Para quantificar sua acidez, o solo foi diluído com uma quantidade de água com o medidor de Potencial de Hidrogênio - pH. A disponibilidade de fósforo foi determinada pelo ácido ascórbico - molibdato de amônio (Murphy & Riley, 1986). Os elementos do complexo de cor formada por fotometria a 712nm (Fe, K⁺, Cu, Zn, Mn) foram extraídos por meio do método de Mehlich 1 (Nelson *et al.*, 1953) e medida pelo método de espectrometria de absorção atômica de Ca²⁺ e Mg²⁺. Detalhes dos métodos podem ser encontrados em (EMBRAPA, 1997).

Apêndice B: O solo da zona de raiz de cada indivíduo focal nas três populações analisadas têm características distintas segundo ordenação EMNM. O valor final das ordenações de duas dimensões apresentou *Stress* = 0.07, com o primeiro eixo explicando metade da variância dos dados ($r^2_{\text{eixo 1}} = 0.50$, $r^2_{\text{eixo 2}} = 0.21$).

	TOTAL	
	EMNM 1	EMNM 2
Ca ²⁺ (cmol/dm ³)	-0.022	-0.329
Mg ²⁺ (cmol/dm ³)	0.151	-0.397
Al ³⁺ (cmol/dm ³)	-0.001	-0.685
K ⁺ (cmol/dm ³)	-0.005	-0.511
P (mg/dm ³)	-0.057	-0.127
Fe (mg/dm ³)	0.911	0.094
Zn (mg/dm ³)	-0.139	-0.451
Mn (mg/dm ³)	0.118	-0.243
Areia (%)	-0.118	0.932
Silte (%)	0.101	-0.923
Argila (%)	0.094	-0.234
pH	0.176	0.407

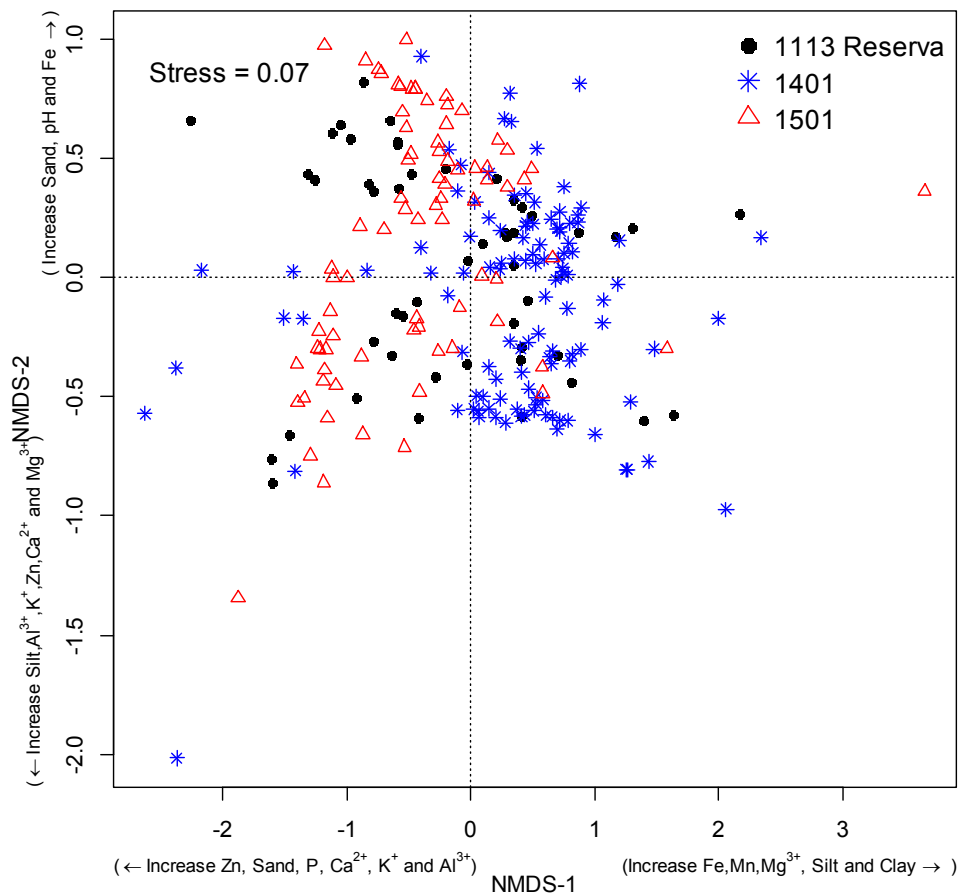
Apêndice C: O solo na região da raiz de cada indivíduo focal nas três populações analisadas segundo EMNM. O primeiro eixo explicou metade da variação para os três áreas: Reserva # 1113 ($r^2_{\text{eixo 1}} = 0.59$, $r^2_{\text{eixo 2}} = 0.19$), Reserva # 1401 ($r^2_{\text{eixo 1}} = 0.53$, $r^2_{\text{eixo 2}} = 0.19$) e Reserva # 1501 ($r^2_{\text{eixo 1}} = 0.50$, $r^2_{\text{eixo 2}} = 0.24$).

	Reservas					
	# 1113		# 1401		# 1501	
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2
Ca ²⁺ (cmol/dm ³)	-0.056	-0.287	0.060	-0.232	-0.231	-0.272
Mg ²⁺ (cmol/dm ³)	0.185	-0.266	0.095	-0.532	-0.275	-0.200
Al ³⁺ (cmol/dm ³)	-0.032	-0.398	0.024	-0.659	-0.351	-0.672
K ⁺ (cmol/dm ³)	0.233	-0.580	0.000	-0.472	-0.209	-0.382
P (mg/dm ³)	0.066	-0.124	-0.088	-0.296	0.086	-0.080
Fe (mg/dm ³)	0.963	-0.022	0.927	0.172	-0.865	0.309
Zn (mg/dm ³)	0.153	-0.405	0.012	-0.330	-0.237	-0.083
Mn (mg/dm ³)	0.185	-0.577	0.039	-0.123	-0.365	-0.194
Areia (%)	-0.089	0.949	-0.171	0.833	0.446	0.869
Silte (%)	0.041	-0.949	0.147	-0.841	-0.444	-0.858
Argila (%)	0.160	-0.197	0.117	-0.060	-0.174	-0.371
pH	0.303	0.098	0.025	0.287	0.010	0.548

Apêndice D: Média e desvio padrão dos componentes do solo entre as reservas amostradas.

	Reservas			F
	# 1113 (mean ± SD)	# 1401 (mean ± SD)	# 1501 (mean ± SD)	
Ca ²⁺ (cmol/dm ³)	0.124 ± 0.118	0.075 ± 0.047	0.0836 ± 0.032	9.823***
Mg ²⁺ (cmol/dm ³)	0.103 ± 0.080	0.116 ± 0.060	0.116 ± 0.055	0.836*
Al ³⁺ (cmol/dm ³)	1.729 ± 0.607	1.452 ± 0.491	1.645 ± 0.556	5.678***
K ⁺ (cmol/dm ³)	0.060 ± 0.025	0.059 ± 0.027	0.072 ± 0.017	0.426*
P (mg/dm ³)	3.749 ± 1.618	3.942 ± 1.475	4.068 ± 3.237	0.313*
Fe (mg/dm ³)	305.98 ± 155.59	384.22 ± 135.90	264.98 ± 192.23	13.604***
Zn (mg/dm ³)	0.78 ± 0.307	0.529 ± 0.459	1.112 ± 0.361	49.13***
Mn (mg/dm ³)	1.668 ± 1.794	5.566 ± 12.81	2.63 ± 1.165	4.409**
Areia (%)	38.838 ± 18.901	43.386 ± 22.134	35.373 ± 23.191	3.198 *
Silte (%)	51.52 ± 17.647	46.66 ± 21.54	53.77 ± 21.5	2.897 *
Argila (%)	9.641 ± 5.966	9.94 ± 5.45	10.85 ± 4.572	1.009*
pH	3.949 ± 0.268	4.062 ± 0.303	3.921 ± 0.294	6.033***

*** $P \leq 0.001$, ** $P \leq 0.01$, * $P \leq 0.05$



Apêndice E: Gráfico apresentando resultado do Escalonamento Multidimensional Não Métrico das propriedades físicas e químicas do solo e nas três reservas amostradas.

Referências

EMBRAPA. 1997. Manual de Métodos de Análises de Solos. Centro Nacional de Pesquisas de Solo. SBLCS. Rio de Janeiro.

Fearnside, P. M., and N. Leal-Filho. 2001. Soil and development in Amazonia: Lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragments Project. Yale University Press, New Haven, Connecticut, U.S.A.

Mathieu, C., and F. Pieltain. 1998. Analyse physique des sols: méthodes choisies. Lavoisier, Paris.

Murphy, J., and J. P. Riley. 1986. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural-waters. *Current Contents/Agriculture Biology & Environmental Sciences*:16-16.

Nelson, W. L., A. Mehlich, and E. Winters. 1953. The development, evaluation and use of soil tests for phosphorus availability. In: Pierre, W.H., Norman, A.F. (Eds.), *Soil and Fertilizers, Phosphorus in Crop Nutrition*. Aponany Monographs. Academic Press, New York.

Capítulo III

Alta densidade potencializa dispersão de herbácea amazônica

Paulo Rubim^{1,2,*}, Dalva Matos¹, Maria Uriarte³ and Emilio Bruna^{2,4}

¹ Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, CP 676, CEP 13565-905, São Carlos, SP, Brazil

² Biological Dynamics of Forest Fragments Project, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia and Smithsonian Tropical Research Institute, CP 478, 69011-970, Manaus, AM, Brazil

³ Department of Ecology, Evolution and Environmental Biology, Columbia University, 1200 Amsterdam Avenue, New York, New York 10027 USA.

⁴ Department of Wildlife Ecology and Conservation and Center for Latin American Studies, University of Florida, Gainesville, Florida 32611-0430 USA

* E-mail: rubimpaulo@gmail.com

Artigo a ser submetido à revista Landscape Ecology

Abstract:

The spatial distribution of plant species has intrigued researchers, but the factors that may influence the site occupancy it is still poorly understood for tropical rain forests. Here, we use data from continuous forests at the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP) in Central Amazonia which allowed us to assess the effects of geographic distance, soil features, topography demographic predictors on the spatial distribution and occupancy of an understory herbaceous species, *Heliconia acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae). Data were collected within 60 permanent 20 X 20-m plots distributed across a large (~ 500 km²) landscape in four different sites. We used Generalized Additive Models (GAM) including all predictor variables on the dependent function containing the spatial component. The variation in soil components and altimetry governing its distribution, and individual growth rate, generating greater number of reproductive individuals, arising only at the landscape scale. The seedling emergence spatial pattern overlaps with the density in breeding and reproductive individuals number, increase in occupancy around these individuals, independent of sample scale. The soil components and the altitude define individual growth rate that can contribute to the interpretation of the patterns of distribution in the landscape scale.

Key-words: altimetry, distribution pattern, *Heliconia acuminata*, occupancy, understory, soil.

Introdução

O padrão de distribuição espacial de populações de plantas terrestres depende da escala espacial considerada. Após sua definição, a abundância por unidade de área modifica-se em relação às condições de heterogeneidade e produtividade do ambiente (Brown, 1984; Waide *et al.*, 1999; Tuomisto *et al.*, 2003a). Vários modelos teóricos de processos de dispersão tentam definir os padrões de distribuição, como as relações de dinâmica de fonte-dreno (Kadmon & Shmida, 1990), metapopulações (Tilman, 1994; Turnbull *et al.*, 2000) ou modelos baseados em Efeitos de Allee (Courchamp *et al.*, 2008). O que sabemos é que os padrões de dispersão de propágulos são geralmente muito restritos (Willson, 1993; Nathan & Muller-Landau, 2000), especialmente para herbácea de subosque cujas sementes são dispersas, a poucos metros, por aves (Uriarte *et al.*, 2011).

Para as florestas úmidas das regiões neotropicais os tipos de solos derivados de diferentes estruturas geológicas podem definir o padrão de distribuição da composição florística na escala da paisagem $> 20\text{km}^2$ (Tuomisto *et al.*, 2003b; Jones *et al.*, 2013). Por outro lado, em mesoescala $< 10\text{km}^2$ (Clark *et al.*, 1995; Svenning & Skov, 2002; Costa, 2006) o padrão de distribuição na comunidade de plantas é definido principalmente pela variação granulométrica e fertilizadade do solo associado a mudanças altimétricas (Costa *et al.*, 2005; Bohlman *et al.*, 2008; Drucker *et al.*, 2008). É sabido que cada espécie apresenta necessidades nutricionais específicas para se desenvolver nas fases ontogenéticas (Abrahamson & Caswell, 1982; Tully *et al.*, 2013), efeito que não é capturado em análises considerando apenas a presença ou ausência de determinada espécie no respectivo local.

Embora os limitantes abióticos definam parte dos padrões de distribuição em plantas, processos ecológicos específicos também possuem importante contribuição. Entre os principais estão: as relações de competição e predação de sementes que regulam as taxas de recrutamento (Steffan-Dewenter *et al.*, 2001), limitações durante processo de dispersão de semente (Muller-Landau, 2002) e a capacidade de crescimento individual até a chegada à

fase adulta (Waide *et al.*, 1999; Gagnon *et al.*, 2011). Com poucos indivíduos adultos há redução na abundância de sementes (Bruna & Kress, 2002), enfraquecendo a capacidade de ocupação de novas áreas por uma população (Crawley, 2000). Todos esses efeitos que agem simultaneamente moldando a densidade populacional são inquantificáveis se interpretados em nível de comunidade. A própria definição de população apta à reprodução é dificultada, dada a grande longevidade das plantas das florestas tropicais. Assim, os estudos em nível populacional de longa duração podem refinar o entendimento dos reais condicionantes no processo de ocupação de novos habitats (Eriksson & Ehrlen, 1992; Horvitz & Schemske, 1995).

Concomitantemente, o padrão de distribuição das variáveis bióticas e abióticas podem ocorrer espacialmente disjuntas, conforme se aumenta a distância geográfica, principalmente para espécies dependentes de animais dispersores de sementes e polinizadores. As taxas de sementes dispersas, predadas e recrutadas, por exemplo, podem ser definidas pelos padrões de forrageio de seus dispersores, predadores (Wenny, 2000) ou polinizadores (Cranmer *et al.*, 2012). Já os componentes do solo podem mudar drasticamente em função do relevo em poucas dezenas de metros nessa região estudada (Fearnside & Leal-Filho, 2001). Se tais processos ecológicos ocorrerem na mesma escala das variações dos solos e relevos, as taxas de crescimento individual, emergência de plântulas e mortalidade podem ser determinadas pela combinação desses dois componentes.

Dentro desse contexto, nesse estudo nós investigamos o padrão de distribuição de uma espécie herbácea de subosque de floresta tropical focando em analisar as seguintes questões: (1) Como a distribuição de *H.acuminata* é afetada pelos componentes do solo e topografia na paisagem? (2) Quais variáveis preditoras ambientais e ecológicas mensuradas melhor contribuem para efetivação de sítios pouco ocupados?

Métodos

Área de estudo e espécie focal

Realizamos este estudo em quatro sítios do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) localizado aproximadamente 80 km ao norte de Manaus, Brasil. A topografia acidentada das reservas do PDBFF varia entre 50 e 150 m de altitude coberta por florestas com dossel próximos de 45m (Gascon & Bierregaard, 2001; Laurance *et al.*, 2002), com solos ácidos de cor amarela, pobres em nutrientes e com pouca capacidade de retenção de água (Fearnside & Leal-Filho, 2001). A média de temperatura anual é de 26 ° C (faixa de 19-39°C), e precipitação variando de 1.900 a 2.300 mm anuais (dados do PDBFF), com uma estação seca pronunciada que se estende de junho a outubro. A precipitação (2007-2010) não diferiu entre as áreas ($F = 0,172$, $DF = 3$, $p = 0,915$). O resumo completo com as características e histórico das reservas é encontrado em (Gascon & Bierregaard, 2001). A população amostrada está localizada em área de floresta contínua, sem corte seletivo, baixa pressão de caça ou extração de qualquer produto florestal, distribuída em parcelas nas seguintes coordenadas: reserva 25 (2° 19'S, 59° 56' O), reserva 35 (2° 20' S, 59°57' S), reserva 1113 (2° 23' S, 59 ° 51' O) e reserva 1501 (2° 26 ' S, 59° 46'N).

Heliconia acuminata L. C. Richard (Heliconiaceae) é espécie herbácea de subosque com distribuição ampla na Amazônia central (Costa, 2004), incluindo todas as reservas do PDBFF. Nessa região, floresce e frutifica uma vez por ano no período de janeiro a março, produzindo de 1 a 2 inflorescências com uma de média de 25 flores (Bruna & Kress, 2002; Bruna *et al.*, 2004). Suas flores são polinizadas essencialmente por beija-flores (Bruna *et al.*, 2004) e as sementes dispersas por aves do gênero *Turdus sp.* e *Pipra sp.* (Uriarte *et al.*, 2011).

Amostra populacional na paisagem

Quatro grades em mesoescala foram arranjadas na direção Oeste-Leste com a distância entre as mesmas: reservas 25 - 35 = 17,5 Km, 25 - 1113 = 33,5 Km e 25 – 1501 = 47 Km. Toda área coberta pelas grades em mesoescala abrange área em escala da

paisagem conforme revisão sobre o tema realizado por (Kollmann, 2000). Em cada grade foram selecionados, aleatoriamente, 15 ha entre 225 ha (1.5 Km²), onde instalamos uma parcela com dimensão de (20 x 20 m) ao centro do hectare. Assim, as trilhas foram abertas e as parcelas mensuradas com utilização de fita métrica de 100 metros em floresta contínua. Posterior à instalação das parcelas, quantificamos todos os indivíduos medindo sua altura, nos atentando a reconhecer as plântulas nascidas naquele ano e identificando os indivíduos reprodutivos em janeiro de 2011 e 2012. Todos os indivíduos de *H. acuminata* foram marcados com placas de alumínio numeradas para posterior mensuração durante os censos. O mesmo procedimento foi repetido após um ano para recenseamento onde quantificamos: taxa de crescimento individual (número de rebrotos), número de plantas reprodutivas, germinadas e mortas durante esse intervalo em cada parcela.

As variáveis dependentes

Densidade total: A soma de todos os indivíduos de *Heliconia*, independente de sua classe demográfica durante os dois censos.

Taxa individual de crescimento: É a variação no número de rebrotos de cada planta durante o censo (tempo t) para o próximo (tempo t + 1), como $G = N_{t+1} / N_t$ [doravante G]; (Gagnon *et al.*, 2011). Os valores de $G > 1$ indicam as plantas que cresceram de um ano para o outro ; valores de $G = 1$ indicam as plantas que permaneceram com o mesmo tamanho; valores de $G < 1$ indicam as plantas que reduziram em número de rebrotos.

Número de indivíduos reprodutivos: É a soma do número de plantas reprodutivas (2011 + 2012) em cada parcela.

Emergência de plântulas: É a soma das plântulas emergentes durante duas estações de germinação (durante anos de 2011 e 2012) em cada parcela.

Mortalidade anual: número de plantas mortas até o segundo censo (2012).

Um sumário apresentando a média e desvio padrão das variáveis acima descritas em cada área amostrada são encontrados na Tabela 1.

Tabela 1: Sumário com os resultados das densidades processos demográficos de *Heliconia acuminata* em quatro áreas da Amazônia central.

	Reservas			
	45	35	1113	1501
Densidade total	13.9 ± 9.7	20.3 ± 13.5	50.1 ± 35.8	76 ± 39.7
Taxa individual de crescimento (G)	6.64 ± 0.29	-4.85 ± 0.31	2.5 ± 0.34	0.91 ± 0.43
Número de reprodutivos	7 ± 6.9	10.6 ± 8.6	28.6 ± 21.1	42 ± 25.1
Emergência de plântulas	39.11 ± 1.35	33.7 ± 1.48	131.5 ± 3.49	172.4 ± 4.42
Mortalidade anual	12.4 ± 0.74	5.33 ± 0.56	56.88 ± 2.03	104.8 ± 4.31
Média + desvio padrão / hectare				

Variáveis preditoras demográficas

Aptos à reprodução: Definição da altura mínima que um indivíduo poderia tornar-se reprodutivo, a partir de 565 plantas reprodutivas encontradas nas quatro reservas entre 2007 e 2010.

Reprodutivos de 2011: Plantas que reproduziram no ano anterior ao segundo censo.

Plântulas de 2011: Plantas germinadas na coorte do primeiro censo.

Variáveis preditoras ambientais

Distância geográfica: As diferenças biológicas e ecológicas aumentam com a distância geográfica (Burnham & Anderson, 2002; Condit *et al.*, 2002; Fortin & Dale, 2005). Para obter as coordenadas geográficas de cada parcela utilizamos um GPS (Garmin eTrex Vista Hcx) ao centro de cada parcela para posteriores cálculos das distâncias geográficas entre as mesmas. Como resultado, houve diferença na abundância entre as áreas ($F = 15,68$, $gl = 3$, p

<0,001), onde parcelas a leste apresentaram grande variância na abundância em relação às localizadas a oeste (Fig. 1).

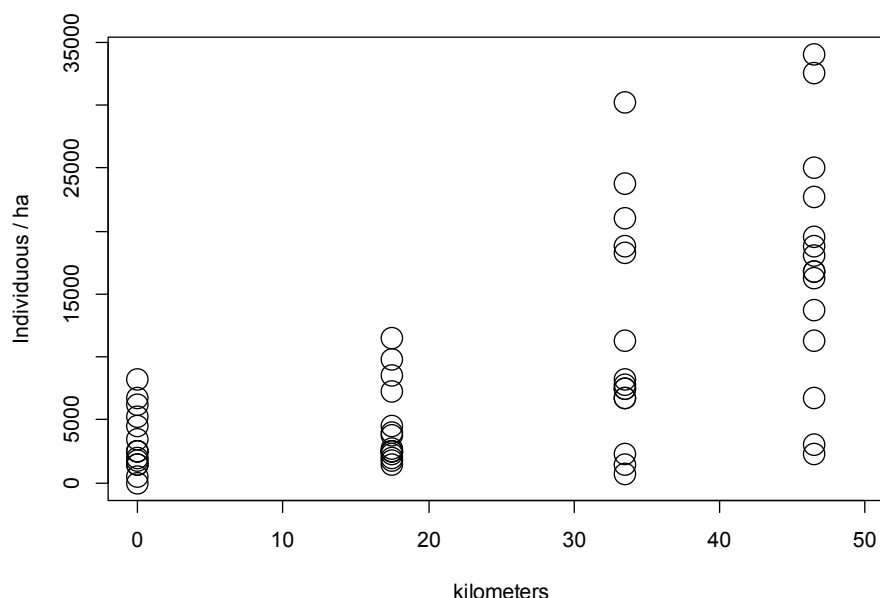


Fig. 1: Distribuição de *H. acuminata* ao longo ~ 50km na direção leste-oeste na Amazônia Central.

Altimetria: Apesar da topografia acidentada da Amazônia central possuir amplitudes inferiores às do escudo das Guianas e Andinos, essa pequena variação condiciona habitats diferentes com espécies típicas (Ribeiro *et al.*, 1999) e confina processos ecológicos particulares (de Toledo *et al.*, 2012). A altimetria foi obtida juntamente com as coordenadas geográficas.

Componentes do solo: Coletamos uma amostra de solo no centro de cada parcela (0 a 10 cm de profundidade) para quantificar os seguintes parâmetros texturais e químicos: percentagem de areia, silte e argila, Fe, K⁺, P, Mg²⁺, Al³⁺, Ca²⁺, Mn, Zn e pH. As unidades dos componentes do solo foram Ca²⁺, Mg²⁺, Al, K⁺ (cmolc/dm³) e P, Fe, Zn, Mn (mg dm⁻³). As amostras de solo foram analisadas no laboratório da Empresa Brasileira de Pesquisa

Agropecuária (EMBRAPA, 1997) utilizando protocolos padronizados. Os métodos de extração e a lista de componentes entre as áreas são encontrados no Apêndice A.

Estruturação dos modelos

Utilizamos os resíduos dos Modelos Aditivos Generalizados (MAG) para testar como as variáveis preditoras afetam as variáveis dependentes assumindo erros com distribuição normal. Incorporamos as coordenadas geográficas nos modelos GAM que resultaram em curvas suavizadas ou “*smooths*” significativos como melhores preditores da distância geográfica em mesoescala e escala da paisagem. Esse procedimento foi utilizado para coletar os efeitos da distância em diferentes escalas sobre os mesmos parâmetros populacionais.

Para a estruturação dos modelos, as variáveis preditoras ambientais (distância geográfica, altimetria e componentes do solo) foram combinadas para responder as variáveis dependentes (densidade total, taxa individual de crescimento, reprodutivas, emergência de plântulas e mortalidade anual) compondo modelos com uma a duas variáveis preditoras listadas na Tabela 2. No entanto, devido à relação de dependência entre duas variáveis repostas - a emergência de plântulas e a mortalidade anual – variáveis preditoras demográficas foram incorporadas em modelos com as variáveis preditoras ambientais.

Posteriormente, as variáveis dependentes e preditoras que compõem cada modelo do MAG foram selecionadas pelo Critério de Seleção de Akaike (AIC) e comparadas seguindo (Burnham & Anderson, 2002). Por fim, os modelos foram arranjados em ordem ascendente/descendente segundo $\Delta AICc$ usando a função *ICtab* () do pacote *bbmle* que estima a diferença entre o maior $\Delta AICc$ de cada modelo e o menor valor $\Delta AICc$, portanto, o melhor modelo tem $\Delta AIC = 0$ (Bolker, 2008). Dessa forma, os modelos com $\Delta AICc \leq 2$ e $\geq 0,10 AICcw$ foram considerados plausíveis para explicar hierarquicamente a variação do conjunto de dados (Burnham & Anderson, 2002). O MAG foi produzido com função *gam* () no

pacote “*mgcv*”. As mesmas combinações de modelos com respectivos valores de $\Delta AICc/AICw$ foram calculados para mesoescala e escala da paisagem.

Para a análise de solo utilizamos Escalonamento Multidimensional Não Métrico (EMNM) para quantificar a possível diferença de seus componentes entre as áreas. O EMNM é uma técnica de ordenação espacial robusta para ajustes integrativos sobre suas diferenças. Usamos distância métrica de Sorensen (Bray-Curtis) com diferenças resultantes de 1.000 randomizações para o acesso a sua importância. O melhor eixo explanatório do EMNM foi incorporado nos Modelos Aditivos Generalizados. As cargas de correlação nos dois principais eixos de ordenações para todas as áreas e as quatro reservas são encontradas nos Apêndices B e C. Todos os modelos e gráficos foram executados utilizando o programa R (R Development Core Team, 2008).

Resultados

Um total de 2407 indivíduos de *Heliconia acuminata* foi monitorado ao longo do primeiro e segundo censos. Os valores dos *smooths* resultantes do GAM demonstram que sua densidade, taxa individual de crescimento e a densidade de indivíduos reprodutivos são fortemente determinados pela distância geográfica em escala da paisagem da Amazônica central, o mesmo não demonstrado em mesoescala (Tabela 2).

Tabela 2: Resultados dos Modelos Aditivos Generalizados considerando as combinações das variáveis ambientais e demográficos que influenciam as variáveis independentes em duas escalas na Amazônia central. Rep11=reprodutivas no ano de 2011, Aptos = Número de aptos a reprodução, PI_11 = plântulas nascidas no primeiro censo. Em negrito são os valores significativos.

	Preditores ambientais		Preditores demográficos			<i>Smooths (p)</i>		$\Delta AICc / wAICc$	
	Solo	Altimetria	Rep 11	Aptos	PI_11	Mesoescala	Paisagem	Mesoescala	Paisagem
Densidade total ~	X	X				0.38	< 0.001	2.0/0.16	0.00 / 0.42
		X				0.36	< 0.001	0.0/0.45	0.1 / 0.40
	X					0.3	< 0.001	0.4/0.38	1.8 / 0.17
Taxa anual de crescimento (G) ~	X					0.08	0.011	0.0 / 0.43	0.0 / 0.45
		X				0.09	0.006	0.3/0.37	0.6 / 0.33
	X	X				0.11	0.11	1.6/0.19	1.5 / 0.21
Número de reprodutivos ~		X				0.4	0.001	0.0 / 0.44	0.0 / 0.45
	X					0.42	0.001	0.0 / 0.43	0.1 / 0.43
	X	X				0.4	0.001	2.7 / 0.11	2.8 / 0.11
Emergência de plântulas ~	X			X		0.17	0.194	0.0/0.30	0.0 / 0.32
				X		0.07	0.067	0.0/0.30	0.5 / 0.26
	X	X		X		0.8	0.189	1.6/0.13	1.5 / 0.15
	X			X	X	0.14	0.086	2.5/0.09	2.2 / 0.10
				X	X	0.58	0.07	2.3/0.09	2.6 / 0.08
Mortalidade anual ~					X	0.34	0.058	0.0/0.71	0.0 / 0.69
	X				X	0.23	0.02	3.5/0.12	3.5 / 0.11
		X			X	0.35	0.053	4.2/0.89	4.0 / 0.09
	X					0.08	< 0.001	5.4/0.04	4.8 / 0.06
		X				0.05	< 0.001	7.9/0.01	7.7 / 0.01

Os modelos de parcimônia, incluindo os componentes do solo explicam, com ajuste moderado, o crescimento individual, a presença de indivíduos reprodutivos e a emergência de plântulas, que podem moldar o padrão de ocupação de *Heliconia* no subosque da floresta tropical (Tabela 2). De fato, os componentes do solo têm distribuição heterogênea na paisagem da Amazônia central (Fearnside & Leal-Filho, 2001) confirmado pelo valor do Stress do EMNM de nossas amostras de solo que apresentou valor com representação satisfatória = 0,11 (Fig. 2) .

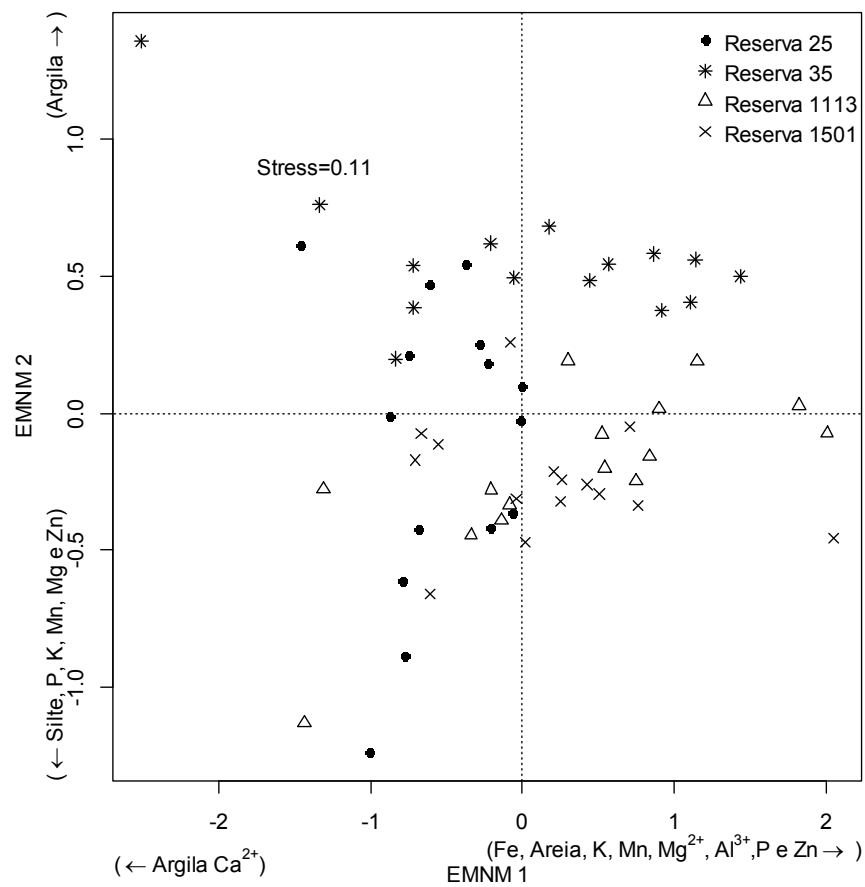


Fig. 2: Ordenação de 60 parcelas usando Escalonamento Multidimensional Não-Métrico com base em 12 variáveis de solo. O primeiro EMNM 1 explicou 48% e segundo EMNM 2 18% de variação. Símbolos representam solo ao longo 50 km sentido leste-oeste em 4 localidades da região da Amazônia central.

Varição na densidade em escala da paisagem

A densidade de *H. acuminata* variou drasticamente entre as parcelas em sentido leste-oeste na Amazônia central (variação de 1-145). As parcelas mais a oeste apresentaram menor amplitude de variação na densidade: 1-33 para a reserva 25; 6-47 para reserva 35; 7-122 para reserva 1113 e 12-145 para a reserva 1501 (Tabela 1).

Áreas com alta densidade também apresentaram regiões com baixa densidade, contudo, o contrário não ocorreu (Fig. 1). Já a altimetria não variou significativamente com o aumento da distância geográfica ($F=2.092$, $DF=3$, $p= 0.112$), enquanto que os solos apresentaram evidente heterogeneidade confirmada pelos valores do *Stress*. Mais especificamente, a quantidade de Fe no solo variou positivamente em relação ao número de indivíduos ($R^2 = 0.34$). O modelo que melhor explicou a densidade total de *H. acuminata* foi a soma dos efeitos do eixo 1 do solo compartilhado com a altimetria em escala da paisagem (Tabela 2).

Taxa de crescimento anual (G)

A taxa de crescimento anual também é alterada significativamente com o aumento da distância geográfica em escala da paisagem, e em menor proporção em mesoescala. Os melhores modelos foram compostos pelas mudanças dos componentes dos solos seguidos pela altimetria em mesoescala e escala da paisagem (Tabela 2). Em grades com menor densidade, as taxas de crescimento dos indivíduos podem ser mais inconstantes quando comparadas com as taxas de crescimento com altas densidades (Fig. 3).

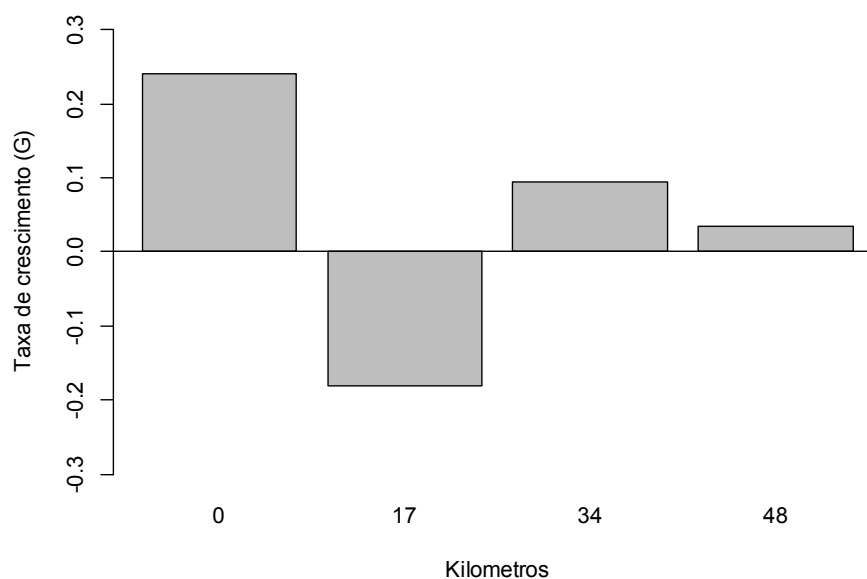


Fig.3: Taxa individual de crescimento (G) de *H. acuminata* nas quatro áreas amostradas na Amazônia central.

Número de indivíduos reprodutivos

Os resultados obtidos evidenciaram que a altimetria, seguida pelo eixo dos solos, formaram os dois modelos independentes com melhores ajustes explicativos ao número de indivíduos reprodutivos encontrados nas parcelas, onde essa relação foi explicada em 45%. Entretanto, existe uma tendência de sobreposição espacial na quantidade de indivíduos reprodutivos nos anos subsequentes ($R^2 = 0.51$), indicando grande probabilidade de ocorrer áreas propícias de reprodução com o aumento da distância geográfica segundo a escala da paisagem (Tabela 2). Complementarmente, há $R^2 = 0.76$ de correlação entre número de indivíduos reprodutivos com as densidades de indivíduos aptos à reprodução entre as parcelas.

Emergência e mortalidade de plantas

Em relação à emergência de plântulas, o modelo com o número de indivíduos aptos a reprodução, combinado com o solo em cada parcela, responderam por 30% de sua

variação (Tabela 2) produzindo modelo com forte ajuste ($R^2 = 0.65$), entretanto, os valores de *Smooths* não significativos indicam que a quantidade de parcelas com plântulas emergindo não ocorre linearmente no espaço amostrado (Fig. 4, Tabela 2).

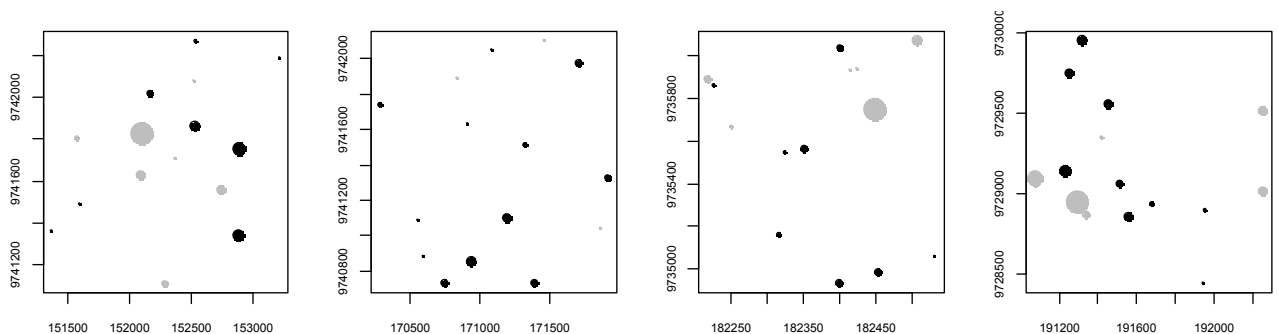


Fig. 4: Distribuição espacial das parcelas apresentando as relações entre a emergência de plântulas de *H. acuminata* com densidade de indivíduos reprodutivos via MAG. O tamanho do círculo indica a magnitude da diferença, cor negra relações negativas e cinza positivas em relação a densidade média em cada parcela. Os eixos x e y indicam as coordenadas geográficas em UTM.

No caso da mortalidade anual, as parcelas em que nasceram mais plântulas no ano anterior apresentaram maior número de mortas ($R^2 = 0.51$), Tabela 2. Esse resultado, conhecido na literatura da ecologia do recrutamento de espécies florestais (Augsburger, 1984), parece não ser afetado pela escala amostral. Por esse motivo, todos os outros modelos considerando variáveis ambientais não apresentaram significância ($\Delta AICc > 2$).

Discussão

Estudos que avaliam os fatores responsáveis pela distribuição de populações de plantas em diferentes escalas da paisagem amazônica são raros, apesar de sabido que as mudanças na paisagem moldam adaptações às típicas plantas que ali ocorrem (Ricklefs, 1977; Brousseau *et al.*, 2013). A maioria dos trabalhos abordam nível de comunidade de espécies arbóreas ou licófitas considerando apenas a presença ou ausência das espécies

num determinado local (Costa *et al.*, 2005; Jones *et al.*, 2008; Jones *et al.*, 2013), apesar de sabermos que os efeitos limitantes ocorrem em nível populacional (Horvitz & Schemske, 1995). Nossos resultados indicaram que sua distribuição e capacidade de ocupação possuem diferentes magnitudes em relação à escala mensurada.

Os efeitos que produzem a distribuição na paisagem

Os elementos do solo são um dos principais determinantes da distribuição da riqueza de plantas tropicais, independente de seu hábito (Jones *et al.*, 2013). Os resultados demonstram que o solo não determinou a distribuição em mesoescala, oposto ao encontrado para comunidade (Costa *et al.*, 2005; Costa, 2006), sendo necessário aumentar a amostragem para tal percepção em *H. acuminata*. De fato, a heterogeneidade dos componentes do solo fica mais evidente na escala da paisagem (Chauvel *et al.*, 1987; Gascon & Bierregaard, 2001). Nossas análises apresentaram que a densidade de *Heliconia* aumenta em solos com maiores níveis de Fe e areia na escala da paisagem. Cada espécie de planta possui suas necessidades específicas para o crescimento (Tully *et al.*, 2013) e, provavelmente, deve existir essa relação, todavia, somente em trabalhos considerando sua fisiologia confirmam tal suposição.

Na escala da paisagem, a distribuição de *Heliconia* também foi determinada pela altimetria. Essas plantas são muito dependentes de água e, por isso, as áreas de fundo de vale beneficiam seu estabelecimento devido à retenção de água. Opostamente, as regiões com platôs possuem solos mais arenosos, que conduzem a baixa reserva de água, o que compromete seu recrutamento. A mortalidade de espécies arbóreas também varia com a altimetria (de Toledo *et al.*, 2012). Regiões com densidade limitada pelo solo e altimetria confinam pequenas populações de adultos e reduz a quantidade de propágulos, tornando a capacidade de ocupação mais lenta e com diferentes taxas de crescimento populacional distribuídas no espaço, conforme conhecido para plantas tropicais (Horvitz & Schemske, 1995).

Efeitos que conduzem a ocupação

Estudos sugerem que a quantidade de nutrientes no solo motiva maior crescimento nas plantas (Vitousek *et al.*, 1993), como evidenciado em nossos resultados. Tal efeito foi selecionado por modelos significativos somente em escala da paisagem em *H. acuminata*, onde os gradientes entre Fe e areia, associados à altimetria, estimularam seu crescimento individual. Esse pequeno incremento no crescimento é capaz de determinar a capacidade de estabelecimento de indivíduos que, potencialmente, podem crescer mais rapidamente tornando-se reprodutivos. Um indício desse fato foi que o número de indivíduos reprodutivos aumentou com a distância geográfica na escala da paisagem. Após o crescimento, a frequência e intensidade reprodutiva aumentam proporcionalmente com a luz recebida em cada indivíduo (ver capítulo II). Além disso, taxas reprodutivas maiores tendem a aumentar com a densidade e, conseqüentemente, ampliar a probabilidade de ocupação de novas áreas (Sagnard *et al.*, 2011). Como a quantidade de plântulas de *H. acuminata* é diretamente proporcional à quantidade de brácteas produzidas pelos adultos (Uriarte *et al.*, 2010), a emergência de plântulas e ocupação de novas áreas pode acontecer de maneira lenta e gradativa, conforme se aumenta o número de adultos reprodutivos emissores de propágulos na escala da paisagem.

Se existe maior ocupação em sentido oeste pra leste em escala da paisagem, ou mesmo entre as parcelas em cada grade de parcelas em mesoescala, a velocidade de ocupação pode ser lenta devido à pequena distância de dispersão de seus propágulos, geralmente inferiores a 5 metros (Uriarte *et al.*, 2011). Porém, a maioria das espécies de plantas possui dispersão localizada, com distância média inferior a 20 metros (Horvitz & Schemske, 1994; Clark *et al.*, 1999a), assim, esse padrão encontrado pode não ser incomum na natureza. As taxas de mortalidade sobrepõem espacialmente às taxas de emergência, embora de maneira não linear, e isso se deve, provavelmente, a herbívoros,

patógenos, questões fisiológicas e inimigos naturais em escala local (Moles & Westoby, 2004; Swamy & Terborgh, 2010).

Montando um cenário de ocupação, os componentes de solo e altimetria regulam as taxas de crescimento individual que conduzem a áreas com maior número de indivíduos à fase reprodutiva em grande escala. Num segundo cenário, o padrão de distribuição espacial da densidade de indivíduos reprodutivos incrementa o número de indivíduos emergentes na população, regulados pelas propriedades de ocupação típicas dos Efeitos de Allee (Courchamp *et al.*, 2008).

Agradecimentos

Nós agradecemos ao PDBFF pelo suporte logístico e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico CNPQ e a National Science Foundation pelo apoio financeiro.

Referências

- Abrahamson, W.G. & Caswell, H. (1982) On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology*, **63**, 982-991.
- Augspurger, C.K. (1984) Seedling survival of tropical tree species - interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, **65**, 1705-1712.
- Bohlman, S.A., Laurance, W.F., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M., Fearnside, P.M. & Ana, A. (2008) Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 863-874.
- Bolker, B. (2008) Ecological Models and Data in R. Princeton University Press.
- Brousseau, L., Bonal, D., Cigna, J. & Scotti, I. (2013) Highly local environmental variability promotes intrapopulation divergence of quantitative traits: an example from tropical rain forest trees. *Annals of Botany*, **112**, 1169-1179.
- Brown, J.H. (1984) On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *American Naturalist*, **124**, 255-279.
- Bruna, E.M. & Kress, W.J. (2002) Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology*, **16**, 1256-1266.
- Bruna, E.M., Kress, W.J., Marques, F. & Silva, O.F.d. (2004) *Heliconia acuminata* reproductive success is independent of local floral density. *Acta Amazonica*, **34**, 467-471.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model Selection and Multi-Model Inference A Practical Information-Theoretic Approach.
- Chauvel, A., Lucas, Y. & Boulet, R. (1987) On the Genesis of the Soil Mantle of the Region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, **43**, 234-241.

- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, R. & Castro, M.V. (1995) Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain-forest palms. *Ecology*, **76**, 2581-2594.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. & HilleRisLambers, J. (1999) Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, **80**, 1475-1494.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Nunez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E. & Hubbell, S.P. (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666-669.
- Costa, F.R.C. (2004) Structure and composition of the ground-herb community in a terra-firme Central Amazonian forest. *Acta Amazonica*, **34**, 53-59.
- Costa, F.R.C. (2006) Mesoscale gradients of herb richness and abundance in central Amazonia. *Biotropica*, **38**, 711-717.
- Costa, F.R.C., Magnusson, W.E. & Luizao, R.C. (2005) Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, **93**, 863-878.
- Courchamp, F., Berek, L. & Gascoigne, J. (2008) Allee effects in ecology and conservation. *Allee effects in ecology and conservation.*, pp. 266. Oxford University Press, New York.
- Cranmer, L., McCollin, D. & Ollerton, J. (2012) Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos*, **121**, 562-568.
- Crawley, M.J. (2000) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*.
- de Toledo, J.J., Magnusson, W.E., Castilho, C.V. & Nascimento, H.E.M. (2012) Tree mode of death in Central Amazonia: Effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *Forest Ecology and Management*, **263**, 253-261.
- Drucker, D.P., Costa, F.v.R.C. & Magnusson, W.E. (2008) How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology*, **24**, 65-74.
- EMBRAPA (1997) Manual de Métodos de Análises de Solos. Centro Nacionalde Pesquisas de Solo. SBLCS. Rio de Janeiro.
- Eriksson, O. & Ehrlen, J. (1992) Seed and Microsite Limitation of Recruitment in Plant-Populations. *Oecologia*, **91**, 360-364.
- Fearnside, P.M. & Leal-Filho, N. (2001) *Soil and development in Amazonia: Lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragments Project*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, U.S.A.
- Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*, Cambridge University Press edn., Cambridge.
- Gagnon, P.R., Bruna, E.M., Rubim, P., Darrigo, M.R., Littell, R.C., Uriarte, M. & Kress, W.J. (2011) Growth of an understory herb is chronically reduced in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, **144**, 830-835.
- Gascon, C. & Bierregaard, R.O., Jr. (2001) The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: The study site, experimental design, and research activity. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest.*, 31-42.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. (1994) Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology*, **75**, 1949-1958.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. (1995) Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb - projection matrix analysis. *Ecological Monographs*, **65**, 155-192.
- Jones, M.M., Ferrier, S., Condit, R., Manion, G., Aguilar, S. & Perez, R. (2013) Strong congruence in tree and fern community turnover in response to soils and climate in central Panama. *Journal of Ecology*, **101**, 506-516.
- Jones, M.M., Tuomisto, H. & Olivas, P.C. (2008) Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a sampling effect? *Journal of Ecology*, **96**, 367-377.
- Kadmon, R. & Shmida, A. (1990) Spatiotemporal demographic-processes in plant-populations - an approach and a case-study. *American Naturalist*, **135**, 382-397.

- Kollmann, J. (2000) Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 29-51.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G. & Sampaio, E. (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16**, 605-618.
- Moles, A.T. & Westoby, M. (2004) What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos*, **106**, 193-199.
- Muller-Landau, H.C., Wright, S. J., Calderon, O., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. Pp 35–54 in (2002) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278-285.
- R Development Core Team (2008) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vincentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M. & Procópio, L.C. (1999) Flora da Reserva Ducke - Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. INPA / DFID, Manaus. 800 p.
- Ricklefs, R.E. (1977) Environmental heterogeneity and plant species-diversity - hypothesis. *American Naturalist*, **111**, 376-381.
- Sagnard, F., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., Vendramin, G.G. & Fady, B. (2011) Effects of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genetics & Genomes*, **7**, 37-48.
- Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U. & Tschardtke, T. (2001) Pollination, Seed Set and Seed Predation on a Landscape Scale. *Proceedings: Biological Sciences*, **268**, 1685-1690.
- Svenning, J.C. & Skov, F. (2002) Mesoscale distribution of understorey plants in temperate forest (Kalo, Denmark): the importance of environment and dispersal. *Plant Ecology*, **160**, 169-185.
- 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. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.
- Tully, K.L., Wood, T.E., Schwantes, A.M. & Lawrence, D. (2013) Soil nutrient availability and reproductive effort drive patterns in nutrient resorption in *Pentaclethra macroloba*. *Ecology*, **94**, 930-940.
- Tuomisto, H., Poulsen, A.D., Ruokolainen, K., Moran, R.C., Quintana, C., Celi, J. & Canas, G. (2003) Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications*, **13**, 352-371.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241-244.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J. & Rees, M. (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, **88**, 225-238.
- Uriarte, M., Anciaes, M., da Silva, M.T.B., Rubim, P., Johnson, E. & Bruna, E.M. (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, **92**, 924-937.
- Uriarte, M., Bruna, E.M., Rubim, P., Anciaes, M. & Jonckheere, I. (2010) Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation. *Ecology*, **91**, 1317-1328.
- Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whiteaker, L.D. & Matson, P.A. (1993) Nutrient limitations to plant-growth during primary succession in hawaii-volcanos-national-park. *Biogeochemistry*, **23**, 197-215.

- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P. & Parmenter, R. (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**, 257-300.
- Wenny, D.G. (2000) Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, **70**, 331-351.
- Willson, M.F. (1993) Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, **108**, 261-280.

Apêndices:

Apêndice A: Métodos de extração de componentes do solo.

Um total de 12 atributos de amostras de solo foram coletados na camada superior do solo (0-10 cm) juntos a zona das raízes de cada indivíduo focal de *H. acuminata*. A descrição detalhada dos solos da região é encontrada em PDBFF (Fearnside & Leal-Filho, 2001), e um breve resumo aqui descrito. As análises texturais e químicas foram realizadas na Embrapa (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). As amostras foram secas para remover as raízes e, subsequentemente, passada através de um peneiro de 2 milímetros. O método do densiômetro foi usado para estimar a percentagem de areia, sedimentos e argila (0,05 a 2 mm, e, 0,02-0,05 < 0,002, respectivamente) (Mathieu & Pieltain, 1998). Para quantificar sua acidez, o solo foi diluído com uma quantidade de água com o medidor de Potencial de Hidrogênio - pH. A disponibilidade de fósforo foi determinada pelo ácido ascórbico - molibdato de amônio (Murphy & Riley, 1986). Os elementos do complexo de cor formada por fotometria a 712nm (Fe, K⁺, Cu, Zn, Mn) foram extraídos por meio do método de Mehlich 1 (Nelson *et al.*, 1953) e medida pelo método de espectrometria de absorção atômica de Ca²⁺ e Mg²⁺. Detalhes dos métodos podem ser encontrados em (EMBRAPA, 1997).

Apêndice B: Resultado das correlações dois eixo principais do solo ao centro de cada parcela em todas as áreas amostrada. O valor final das ordenações de duas dimensões apresentou 0.11 de *Stress*.

	Eixo 1	Eixo 2
Ca ²⁺ (cmol/dm ³)	-0.020	-0.026
Mg ²⁺ (cmol/dm ³)	0.103	-0.207
Al ³⁺ (cmol/dm ³)	0.085	-0.067
K ⁺ (cmol/dm ³)	0.249	-0.279
P (mg/dm ³)	0.093	-0.335
Fe (mg/dm ³)	0.936	0.048
Zn (mg/dm ³)	0.203	-0.257
Mn (mg/dm ³)	0.190	-0.267
Areia (%)	0.396	0.248
Silte (%)	-0.051	-0.841
Argila (%)	-0.362	0.673
pH	0.045	-0.033

Apêndice C: Os solos em cada parcela das quatro áreas analisadas possuem características distintas segundo ordenação EMNM. O primeiro eixo explica metade da variação dos dados para a reserva 25 ($r^2_{\text{eixo 1}} = 0.53$, $r^2_{\text{eixo 2}} = 0.36$), reserva 35 ($r^2_{\text{eixo 1}} = 0.75$, $r^2_{\text{eixo 2}} = 0.13$), reserva 1113 ($r^2_{\text{eixo 1}} = 0.67$, $r^2_{\text{eixo 2}} = 0.19$) e reserva 1501 ($r^2_{\text{eixo 1}} = 0.65$, $r^2_{\text{eixo 2}} = 0.22$).

	Reservas							
	25		35		1113		1501	
Ca ²⁺ (cmol/dm ³)	0.22	0.07	-0.47	-0.09	-0.13	0.22	0.10	-0.07
Mg ²⁺ (cmol/dm ³)	0.52	-0.17	-0.30	-0.01	-0.05	0.18	0.18	-0.15
Al ³⁺ (cmol/dm ³)	0.49	-0.25	-0.23	-0.01	-0.23	0.24	0.50	-0.70
K ⁺ (cmol/dm ³)	0.57	-0.26	-0.48	0.28	0.15	0.58	0.24	-0.19
P (mg/dm ³)	0.24	-0.15	-0.08	0.11	-0.01	-0.09	-0.37	0.65
Fe (mg/dm ³)	0.66	0.74	-0.95	-0.25	0.96	-0.07	0.99	-0.06
Zn (mg/dm ³)	0.45	-0.26	-0.05	0.19	0.03	0.13	0.32	0.19
Mn (mg/dm ³)	0.28	-0.20	-0.55	-0.35	-0.24	0.45	0.50	0.09
Areia (%)	-0.21	0.63	-0.67	0.06	0.35	-0.90	-0.04	0.93
Silte (%)	-0.87	0.48	0.60	-0.07	-0.36	0.87	0.00	-0.99
Argila (%)	0.83	-0.53	0.63	-0.05	-0.10	0.43	0.11	0.23
pH	-0.32	0.12	-0.24	0.41	0.12	0.15	0.49	0.23

Referências

- Abrahamson, W.G. & Caswell, H. (1982) On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology*, **63**, 982-991.
- 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.
- Anderson, J.T. (2009) Positive density dependence in seedlings of the neotropical tree species *Garcinia macrophylla* and *Xylopia micans*. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 27-36.
- Augsburger, C.K. (1984) Seedling survival of tropical tree species - interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, **65**, 1705-1712.
- Berry, F. & Kress, W.J. (1991) *Heliconia: an identification guide.*, Washington D.C. USA.
- Berven, K.A. (2009) Density Dependence in the Terrestrial Stage of Wood Frogs: Evidence from a 21-Year Population Study. *Copeia*, 328-338.
- Bishop, J.G. & Schemske, D.W. (1998) Variation in flowering phenology and its consequences for lupines colonizing Mount St. Helens. *Ecology*, **79**, 534-546.
- Bohlman, S.A., Laurance, W.F., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M., Fearnside, P.M. & Ana, A. (2008) Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 863-874.
- Bolker, B. (2008) Ecological Models and Data in R. In: Princeton University Press.
- Boyle, W.A. & Bronstein, J.L. (2012) Phenology of tropical understory trees: patterns and correlates. *Revista De Biologia Tropical*, **60**, 1415-1430.
- Brody, A.K. (1997) Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology*, **78**, 1624-1631.
- Brousseau, L., Bonal, D., Cigna, J. & Scotti, I. (2013) Highly local environmental variability promotes intrapopulation divergence of quantitative traits: an example from tropical rain forest trees. *Annals of Botany*, **112**, 1169-1179.
- Brown, J.H. (1984) On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *American Naturalist*, **124**, 255-279.
- Bruna, E.M. (2002) Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*, **132**, 235-243.
- Bruna, E.M. (2003) Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology*, **84**, 932-947.
- Bruna, E.M. & Kress, W.J. (2002) Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology*, **16**, 1256-1266.
- Bruna, E.M., Nardy, O., Strauss, S.Y. & Harrison, S.P. (2002) Experimental assessment of *Heliconia acuminata* growth in a fragmented Amazonian landscape. *Journal of Ecology*, **90**, 639-649.
- Bruna, E.M., Kress, W.J., Marques, F. & Silva, O.F.d. (2004) *Heliconia acuminata* reproductive success is independent of local floral density. *Acta Amazonica*, **34**, 467-471.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) Model Selection and Multi-Model Inference A Practical Information-Theoretic Approach. In:
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306-349.
- Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W. & Burbank, D.H. (1994) Causes and Consequences of Resource Heterogeneity in Forests - Interspecific Variation in Light Transmission by Canopy Trees. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, **24**, 337-349.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 545-570.
- Castillo, J.P., Verdu, M. & Valiente-Banuet, A. (2010) Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology*, **91**, 3656-3663.

- Chaneton, E.J., Mazia, C.N. & Kitzberger, T. (2010) Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology*, **98**, 488-497.
- Chauvel, A., Lucas, Y. & Boulet, R. (1987) On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, **43**, 234-241.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain-forest in Costa-Rica. *Journal of Ecology*, **72**, 553-564.
- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, R. & Castro, M.V. (1995) Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain-forest palms. *Ecology*, **76**, 2581-2594.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. & HilleRisLambers, J. (1999a) Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, **80**, 1475-1494.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J. & Wyckoff, P. (1999b) Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, **86**, 1-16.
- Comita, L.S. & Hubbell, S.P. (2009) Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, **90**, 328-334.
- 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.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Nunez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E. & Hubbell, S.P. (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666-669.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. & Yamakura, T. (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414-1418.
- Costa, F.R.C. (2004) Structure and composition of the ground-herb community in a terra-firme Central Amazonian forest. *Acta Amazonica*, **34**, 53-59.
- Costa, F.R.C. (2006) Mesoscale gradients of herb richness and abundance in central Amazonia. *Biotropica*, **38**, 711-717.
- Costa, F.R.C. & Magnusson, W.E. (2003) Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in a central amazonian forest. *Biotropica*, **35**, 103-114.
- Costa, F.R.C., Magnusson, W.E. & Luizao, R.C. (2005) Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, **93**, 863-878.
- Courchamp, F., Berek, L. & Gascoigne, J. (2008) Allee effects in ecology and conservation. In: *Allee effects in ecology and conservation.*, p. 266. Oxford University Press, New York.
- Cranmer, L., McCollin, D. & Ollerton, J. (2012) Landscape structure influences pollinator movements and directly affects plant reproductive success. *Oikos*, **121**, 562-568.
- Crawley, M.J. (2000) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.*
- Cunningham, S.A. (1997) The effect of light environment, leaf area, and stored carbohydrates on inflorescence production by a rain forest understory palm. *Oecologia*, **111**, 36-44.
- da Cruz, D.D., Mello, M.A.R. & Van Sluys, M. (2006) Phenology and floral visitors of two sympatric Heliconia species in the Brazilian Atlantic forest. *Flora*, **201**, 519-527.
- de Albuquerque, A.W., Rocha, E.S., da Costa, J.P.V., Farias, A.P. & Bastos, A.L. (2010) Production of heliconia Golden Torch as influenced by the mineral and organic manure. *Revista Brasileira De Engenharia Agricola E Ambiental*, **14**, 1052-1058.
- de Castro, A.C.R., Loges, V., da Costa, A.S., de Castro, M.F.A., de Aragao, F.A.S. & Willadino, L.G. (2007) Flower stems postharvest characteristics of heliconia under macronutrients deficiency. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, **42**, 1299-1306.

- de Toledo, J.J., Magnusson, W.E., Castilho, C.V. & Nascimento, H.E.M. (2012) Tree mode of death in Central Amazonia: Effects of soil and topography on tree mortality associated with storm disturbances. *Forest Ecology and Management*, **263**, 253-261.
- Denslow, J.S., Schultz, J.C., Vitousek, P.M. & Strain, B.R. (1990) Growth-responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, **71**, 165-179.
- Dhondt, A.A. (2010) Effects of competition on great and blue tit reproduction: intensity and importance in relation to habitat quality. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 257-265.
- Drucker, D.P., Costa, F.v.R.C. & Magnusson, W.E. (2008) How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology*, **24**, 65-74.
- Dwyer, J.M., Fensham, R.J., Fairfax, R.J. & Buckley, Y.M. (2010) Neighbourhood effects influence drought-induced mortality of savanna trees in Australia. *Journal of Vegetation Science*, **21**, 573-585.
- EMBRAPA (1997) Manual de Métodos de Análises de Solos. Centro Nacional de Pesquisas de Solo. SBLCS. Rio de Janeiro. In:
- Engelbrecht, B.M.J. & Herz, H.M. (2001) Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 207-224.
- Eriksson, O. & Ehrlén, J. (1992) Seed and Microsite Limitation of Recruitment in Plant-Populations. *Oecologia*, **91**, 360-364.
- Fearnside, P.M. & Leal-Filho, N. (2001) *Soil and development in Amazonia: Lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragments Project*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, U.S.A.
- Feinsinger, P., Tiebout, H.M. & Young, B.E. (1991) Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions -field experiments. *Ecology*, **72**, 1953-1963.
- Feuer, E.J. & Kessler, L.G. (1989) Test statistic and sample-size for a 2-sample McNemar test. *Biometrics*, **45**, 629-636.
- Finzi, A.C. & Canham, C.D. (2000) Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management*, **131**, 153-165.
- Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*, Cambridge University Press edn, Cambridge.
- Frazer, G., Lertzman, K.P. & Trofymow, J.A. (1997) *A method for estimating canopy openness, effective leaf area index, and photosynthetically active photon flux density using hemispherical photography and computerized image analysis techniques*. Pacific Forestry Centre.
- Frazer, G.W., Fournier, R.A., Trofymow, J.A. & Hall, R.J. (2001) A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology*, **109**, 249-263.
- Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (2001) Asymmetric competition between plant species. *Functional Ecology*, **15**, 615-623.
- Gagnon, P.R., Bruna, E.M., Rubim, P., Darrigo, M.R., Littell, R.C., Uriarte, M. & Kress, W.J. (2011) Growth of an understory herb is chronically reduced in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, **144**, 830-835.
- Gascon, C. & Bierregaard, R.O., Jr. (2001) The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: The study site, experimental design, and research activity. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest.*, 31-42.
- Gaston, K.J., Borges, P.A.V., He, F.L. & Gaspar, C. (2006) Abundance, spatial variance and occupancy: arthropod species distribution in the Azores. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 646-656.
- Gentry, A.H. & Emmons, L.H. (1987) Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica*, **19**, 216-227.
- Gersani, M., Brown, J.S., O'Brien, E.E., Maina, G.M. & Abramsky, Z. (2001) Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, **89**, 660-669.

- Girdler, E.B. & Radtke, T.A. (2006) Conservation implications of individual scale spatial pattern in the threatened dune thistle, *Cirsium pitcheri*. *American Midland Naturalist*, **156**, 213-228.
- Goldberg, D.E., Turkington, R., Olsvig-Whittaker, L. & Dyer, A.R. (2001) Density dependence in an annual plant community: Variation among life history stages. *Ecological Monographs*, **71**, 423-446.
- Gonzalez, M.A., Roger, A., Courtois, E.A., Jabot, F., Norden, N., Paine, C.E.T., Baraloto, C., Thebaud, C. & Chave, J. (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology*, **98**, 137-146.
- Haffer, J. (1969) Speciation in amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131-&.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderon, O., Hernandez, A. & Herre, E.A. (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, **404**, 493-495.
- Hermans, C., Hammond, J.P., White, P.J. & Verbruggen, N. (2006) How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science*, **11**, 610-617.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. (1994) Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology*, **75**, 1949-1958.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. (1995) Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb - projection matrix analysis. *Ecological Monographs*, **65**, 155-192.
- Hubbell, S.P., Ahumada, J.A., Condit, R. & Foster, R.B. (2001) Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecological Research*, **16**, 859-875.
- Iversen, M., Brathen, K.A., Yoccoz, N.G. & Ims, R.A. (2009) Predictors of plant phenology in a diverse high-latitude alpine landscape: growth forms and topography. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 903-915.
- Jenkins, T.M., Diehl, S., Kratz, K.W. & Cooper, S.D. (1999) Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology*, **80**, 941-956.
- John, R., Dattaraja, H.S., Suresh, H.S. & Sukumar, R. (2002) Density-dependence in common tree species in a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 45-56.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. & Foster, R.B. (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 864-869.
- Jones, M.M., Tuomisto, H. & Olivas, P.C. (2008) Differences in the degree of environmental control on large and small tropical plants: just a sampling effect? *Journal of Ecology*, **96**, 367-377.
- Jones, M.M., Ferrier, S., Condit, R., Manion, G., Aguilar, S. & Perez, R. (2013) Strong congruence in tree and fern community turnover in response to soils and climate in central Panama. *Journal of Ecology*, **101**, 506-516.
- Kadmon, R. & Shmida, A. (1990) Spatiotemporal demographic-processes in plant-populations - an approach and a case-study. *American Naturalist*, **135**, 382-397.
- Kaspari, M., Garcia, M.N., Harms, K.E., Santana, M., Wright, S.J. & Yavitt, J.B. (2008) Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecology Letters*, **11**, 35-43.
- Klironomos, J.N. (2002) Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, **417**, 67-70.
- Kollmann, J. (2000) Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 29-51.
- Koorem, K., Price, J.N. & Moora, M. (2011) Species-Specific Effects of Woody Litter on Seedling Emergence and Growth of Herbaceous Plants. *Plos One*, **6**, 7.
- Korpela, K., Sundell, J. & Ylonen, H. (2010) Density dependence of infanticide and recognition of pup sex in male bank voles. *Behaviour*, **147**, 871-881.
- Laurance, W.F. (1999) Ecology and management of fragmented tropical landscapes - Introduction and synthesis. *Biological Conservation*, **91**, 101-107.

- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G. & Sampaio, E. (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16**, 605-618.
- Lecorff, J. (1993) Effects of Light and Nutrient Availability on Chasmogamy and Cleistogamy in an Understory Tropical Herb, *Calathea-Micans* (Marantaceae). *American Journal of Botany*, **80**, 1392-1399.
- 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.
- Levey, D.J. (1988) Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology*, **69**, 1076-1089.
- Liang, L. & Schwartz, M. (2009) Landscape phenology: an integrative approach to seasonal vegetation dynamics. *Landscape Ecology*, **24**, 465-472.
- Lobon-Cervia, J. (2010) Density dependence constrains mean growth rate while enhancing individual size variation in stream salmonids. *Oecologia*, **164**, 109-115.
- Luo, Z.R., Mi, X.C., Chen, X.R., Ye, Z.L. & Ding, B.Y. (2012) Density dependence is not very prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, **121**, 1239-1250.
- Mahall, B.E. & Callaway, R.M. (1992) Root communication mechanisms and intracommunity distributions of 2 Mojave desert shrubs. *Ecology*, **73**, 2145-2151.
- Mathieu, C. & Pieltain, F. (1998) Analyse physique des sols: méthodes choisies. Lavoisier, Paris. In: Matos, D.M.S., Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*, **80**, 2635-2650.
- McCarthy-Neumann, S. & Ibanez, I. (2013) Plant-soil feedback links negative distance dependence and light gradient partitioning during seedling establishment. *Ecology*, **94**, 780-786.
- McLachlan, S.M., Murphy, S.D., Tollenaar, M., Weise, S.F. & Swanton, C.J. (1995) Light Limitation of Reproduction and Variation in the Allometric Relationship between Reproductive and Vegetative Biomass in *Amaranthus-Retroflexus* (Redroot Pigweed). *Journal of Applied Ecology*, **32**, 157-165.
- 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**, 3675-3685.
- Moles, A.T. & Westoby, M. (2004) What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos*, **106**, 193-199.
- Morschhauser, T., Rudolf, K., Botta-Dukat, Z. & Oborny, B. (2009) Density-dependence in the establishment of juvenile *Allium ursinum* individuals in a monodominant stand of conspecific adults. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **35**, 621-629.
- Muller-Landau, H.C., Wright, S. J., Calderon, O., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. Pp 35-54 in (2002) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford.
- Murphy, J. & Riley, J.P. (1986) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural-waters. *Current Contents/Agriculture Biology & Environmental Sciences*, 16-16.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278-285.
- Nelson, W.L., Mehlich, A. & Winters, E. (1953) The development, evaluation and use of soil tests for phosphorus availability. In: Pierre, W.H., Norman, A.F. (Eds.), *Soil and Fertilizers, Phosphorus in Crop Nutrition*. Aponany Monographs. Academic Press, New York. In:
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. & Iriarte, S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80**, 1908-1926.
- Norghauer, J.M., Malcolm, J.R., Zimmerman, B.L. & Felfili, J.M. (2006) An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. *Oecologia*, **148**, 437-446.
- Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos*, **74**, 357-365.

- Packer, A. & Clay, K. (2000) Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, **404**, 278-281.
- Paine, C.E.T., Harms, K.E., Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. (2008) Weak competition among tropical tree seedlings: Implications for species coexistence. *Biotropica*, **40**, 432-440.
- Paine, C.E.T., Norden, N., Chave, J., Forget, P.M., Fortunel, C., Dexter, K.G. & Baraloto, C. (2012) Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters*, **15**, 34-41.
- Pascarella, J.B. (1998) Hurricane disturbance, plant-animal interactions, and the reproductive success of a tropical shrub. *Biotropica*, **30**, 416-424.
- Peters, H.A. (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, **6**, 757-765.
- Piao, T., Comita, L.S., Jin, G.Z. & Kim, J.H. (2013) Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth forest of northeast China. *Oecologia*, **172**, 207-217.
- Pico, F.X. & Retana, J. (2008) Age-specific, density-dependent and environment-based mortality of a short-lived perennial herb. *Plant Biology*, **10**, 374-381.
- Pitelka, L.F., Stanton, D.S. & Peckenhams, M.O. (1980) Effects of Light and Density on Resource-Allocation in a Forest Herb, *Aster-Acuminatus* (Compositae). *American Journal of Botany*, **67**, 942-948.
- Porto, T.J., Carnaval, A.C. & da Rocha, P.L.B. (2013) Evaluating forest refugial models using species distribution models, model filling and inclusion: a case study with 14 Brazilian species. *Diversity and Distributions*, **19**, 330-340.
- Queenborough, S.A., Burslem, D., Garwood, N.C. & Valencia, R. (2007) Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology*, **88**, 2248-2258.
- R Development Core Team (2008) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Ramula, S. & Buckley, Y.M. (2009) Multiple life stages with multiple replicated density levels are required to estimate density dependence for plants. *Oikos*, **118**, 1164-1173.
- Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vincentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M. & Procópio, L.C. (1999) Flora da Reserva Ducke - Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. In: INPA / DFID, Manaus. 800 p.
- Ricklefs, R.E. (1977) Environmental heterogeneity and plant species-diversity - hypothesis. *American Naturalist*, **111**, 376-381.
- Sagnard, F., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., Vendramin, G.G. & Fady, B. (2011) Effects of seed dispersal, adult tree and seedling density on the spatial genetic structure of regeneration at fine temporal and spatial scales. *Tree Genetics & Genomes*, **7**, 37-48.
- Samson, D.A. & Werk, K.S. (1986) Size-Dependent Effects in the Analysis of Reproductive Effort in Plants. *American Naturalist*, **127**, 667-680.
- Scariot, A. (1999) Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology*, **87**, 66-76.
- Schenk, H.J., Callaway, R.M. & Mahall, B.E. (1999) Spatial root segregation: Are plants territorial? *Advances in Ecological Research*, Vol 28, **28**, 145-180.
- Schleuning, M., Huaman, V. & Matthies, D. (2008) Flooding and canopy dynamics shape the demography of a clonal Amazon understory herb. *Journal of Ecology*, **96**, 1045-1055.
- Schleuning, M., Huaman, V. & Matthies, D. (2009) Experimental Assessment of Factors Limiting Seedling Recruitment of an Amazonian Understory Herb. *Biotropica*, **41**, 57-65.
- Schneider, M.K., Law, R. & Illian, J.B. (2006) Quantification of neighbourhood-dependent plant growth by Bayesian hierarchical modelling. *Journal of Ecology*, **94**, 310-321.
- Silander, J.A. & Pacala, S.W. (1985) Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia*, **66**, 256-263.

- Silva, J.C.E., Borralho, N.M.G. & Potts, B.M. (2004) Additive and non-additive genetic parameters from clonally replicated and seedling progenies of *Eucalyptus globulus*. *Theoretical and Applied Genetics*, **108**, 1113-1119.
- Skidds, D.E., Golet, F.C., Paton, P.W.C. & Mitchell, J.C. (2007) Habitat correlates of reproductive effort in wood frogs and spotted salamanders in an urbanizing watershed. *Journal of Herpetology*, **41**, 439-450.
- Sletvold, N. (2005) Density-dependent growth and survival in a natural population of the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *Journal of Ecology*, **93**, 727-736.
- Smith-Ramirez, C., Armesto, J.J. & Figueroa, J. (1998) Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology*, **136**, 119-131.
- Spencer, R.J., Janzen, F.J. & Thompson, M.B. (2006) Counterintuitive density-dependent growth in a long-lived vertebrate after removal of nest predators. *Ecology*, **87**, 3109-3118.
- Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U. & Tschardtke, T. (2001) Pollination, Seed Set and Seed Predation on a Landscape Scale. *Proceedings: Biological Sciences*, **268**, 1685-1690.
- Stiles, F.G. (1975) Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some costa rican *Heliconia* species. *Ecology*, **56**, 285-301.
- Stoll, P. & Weiner, J. (2000) A neighborhood view of interactions among individual plants. *The geometry of ecological interactions: Simplifying spatial complexity*, 11-27.
- Stoll, P. & Newbery, D.M. (2005) Evidence of species-specific neighborhood effects in the dipterocarpaceae of a Bornean rain forest. *Ecology*, **86**, 3048-3062.
- Stouffer, P.C., Bierregaard, R.O., Strong, C. & Lovejoy, T.E. (2006) Long-term landscape change and bird abundance in Amazonian rainforest fragments. *Conservation Biology*, **20**, 1212-1223.
- Svenning, J.C. & Skov, F. (2002) Mesoscale distribution of understorey plants in temperate forest (Kalo, Denmark): the importance of environment and dispersal. *Plant Ecology*, **160**, 169-185.
- 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.
- Terborgh, J. (2012) Enemies Maintain Hyperdiverse Tropical Forests. *American Naturalist*, **179**, 303-314.
- Thorsted, M.D., Weiner, J. & Olesen, J.E. (2006) Above- and below-ground competition between intercropped winter wheat *Triticum aestivum* and white clover *Trifolium repens*. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 237-245.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.
- Torang, P., Ehrlen, J. & Agren, J. (2010) Habitat quality and among-population differentiation in reproductive effort and flowering phenology in the perennial herb *Primula farinosa*. *Evolutionary Ecology*, **24**, 715-729.
- Tsvuura, Z., Griffiths, M.E. & Lawes, M.J. (2012) Density Effects of a Dominant Understorey Herb, *Isoglossa woodii* (Acanthaceae), on Tree Seedlings of a Subtropical Coastal Dune Forest. *Biotropica*, **44**, 163-170.
- Tully, K.L., Wood, T.E., Schwantes, A.M. & Lawrence, D. (2013) Soil nutrient availability and reproductive effort drive patterns in nutrient resorption in *Pentaclethra macroloba*. *Ecology*, **94**, 930-940.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003a) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241-244.
- Tuomisto, H., Poulsen, A.D., Ruokolainen, K., Moran, R.C., Quintana, C., Celi, J. & Canas, G. (2003b) Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications*, **13**, 352-371.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J. & Rees, M. (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, **88**, 225-238.

- Tyree, M.T., Engelbrecht, B.M.J., Vargas, G. & Kursar, T.A. (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, **132**, 1439-1447.
- Uriarte, M., Condit, R., Canham, C.D. & Hubbell, S.P. (2004) A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology*, **92**, 348-360.
- Uriarte, M., Canham, C.D., Thompson, J., Zimmerman, J.K. & Brokaw, N. (2005) Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *Journal of Ecology*, **93**, 291-304.
- Uriarte, M., Bruna, E.M., Rubim, P., Anciaes, M. & Jonckheere, I. (2010) Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation. *Ecology*, **91**, 1317-1328.
- Uriarte, M., Anciaes, M., da Silva, M.T.B., Rubim, P., Johnson, E. & Bruna, E.M. (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, **92**, 924-937.
- Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whiteaker, L.D. & Matson, P.A. (1993) Nutrient limitations to plant-growth during primary succession in hawaii-volcanos-national-park. *Biogeochemistry*, **23**, 197-215.
- Volkov, I., Banavar, J.R., He, F.L., Hubbell, S.P. & Maritan, A. (2005) Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, **438**, 658-661.
- Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & Vasquez, R. (2000) A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography*, **23**, 349-359.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P. & Parmenter, R. (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**, 257-300.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. (1999) Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology*, **80**, 2006-2017.
- Weiner, J. (1988) The influence of competition on plant reproduction. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, 228-245.
- Wenny, D.G. (2000) Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, **70**, 331-351.
- Whigham, D.E. (2004) Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **35**, 583-621.
- Wijesinghe, D.K. & Hutchings, M.J. (1997) The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: An experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, **85**, 17-28.
- Willson, M.F. (1993) Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, **108**, 261-280.
- Wright, S.J. & Calderon, O. (2006) Seasonal, El Nino and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters*, **9**, 35-44.
- Zhu, Y., Mi, X.C., Ren, H.B. & Ma, K.P. (2010) Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, **119**, 109-119.

Conclusão geral

Nossos resultados indicam que os processos ecológicos que moldam o padrão de distribuição em *H. acuminata* variam segundo a escala de abordagem.

O crescimento das plântulas foi determinado positivamente pelo efeito da densidade nas parcelas demográficas, como apresentadas no Capítulo I. Contudo, como a emergência de plântulas segue o número de indivíduos aptos à reprodução, plântulas estabelecidas nessas manchas podem ser beneficiadas, independente da escala de interpretação.

A distribuição dos indivíduos reprodutivos acompanhou a variação dos componentes do solo e altimetria na escala da paisagem, porém, a frequência e a intensidade foram definidas pela quantidade de luz em escala de vizinhança.

Os componentes do solo e altimetria definiram a taxa de crescimento individual que pode contribuir para a interpretação dos padrões de distribuição na escala da paisagem.