



Universidade Federal de Uberlândia – Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade
Campus Umuarama – Bloco 2D – Sala 26 – Uberlândia (MG) – CEP: 38405-320

☎ (034) 3225-8641 🌐 www.ppgeco.ib.ufu.br ✉ ecologia@umuarama.ufu.br



Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia

**POTENCIAIS EFEITOS DA NUCLEAÇÃO E DE
FILTROS ECOLÓGICOS EXERCIDOS POR ÁRVORES
EMERGENTES SOBRE O RECRUTAMENTO DE
PLÂNTULAS NO CERRADO DENSO**

SIMONY MONTEIRO DOS SANTOS

2023

SIMONY MONTEIRO DOS SANTOS

**POTENCIAIS EFEITOS DA NUCLEAÇÃO E DE
FILTROS ECOLÓGICOS EXERCIDOS POR ÁRVORES
EMERGENTES SOBRE O RECRUTAMENTO DE
PLÂNTULAS NO CERRADO DENSO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia,
como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em
Ecologia, Biodiversidade e Conservação.

Orientador

Prof. Dr. Alan Nilo da Costa

UBERLÂNDIA-MG
Setembro - 2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

S237p Santos, Simony Monteiro dos, 1984-
2023 Potenciais efeitos da nucleação e de filtros ecológicos exercidos por
árvores emergentes sobre o recrutamento de plântulas no cerrado denso
[recurso eletrônico] / Simony Monteiro dos Santos. - 2023.

Orientador: Alan Nilo da Costa.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e
Biodiversidade.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2023.8096>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

1. Ecologia. I. Costa, Alan Nilo da, 1979-, (Orient.). II. Universidade
Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
Conservação e Biodiversidade. III. Título.

CDU: 574

André Carlos Francisco
Bibliotecário - CRB-6/3408



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
 Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e
 Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
 Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 337, PPGECB				
Data:	trinta de outubro de dois mil e vinte e três	Hora de início:	09:10	Hora de encerramento:	11:45
Matrícula do Discente:	12122ECR011				
Nome do Discente:	Simony Monteiro dos Santos				
Título do Trabalho:	POTENCIAIS EFEITOS DA NUCLEAÇÃO E DE FILTROS ECOLÓGICOS EXERCIDOS POR ÁRVORES EMERGENTES SOBRE O RECRUTAMENTO DE PLÂNTULAS NO CERRADO DENSO				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia aplicada e conservação				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Interações herbívoro-planta e seus impactos sobre a estrutura e dinâmica da vegetação do Cerrado: subsídios para recomposição de ambientes alterados				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Alessandra Bartimachi Neves; Helen Carla Belan - IFC e Alan Nilo da Costa - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Alan Nilo da Costa, apresentou a Comissão Examinadora e o(a) candidato(a), agradeceu a presença do público e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o(a) senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Alan Nilo da Costa, Professor(a) do Magistério Superior**, em 30/10/2023, às 11:48, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Alessandra Bartimachi Neves, Usuário Externo**, em 30/10/2023, às 14:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Helen Carla Belan, Usuário Externo**, em 30/10/2023, às 14:56, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **4888081** e o código CRC **63D6E1EC**.

AGRADECIMENTO

Agradeço a Deus, por aguentar todas as minhas reclamações e pedidos e por colocar as coisas lindas e belas em minha vida. Ao meu pai (Zezinho) por sempre me apoiar e me ensinar o certo, minha mãe (Cibelinha) que sempre torceu por mim, mesmo distante, minha irmã querida, Cris, pela amizade e pelo apoio. Agradeço também minha prima querida Graccita e a todos os meus familiares, que estão aqui e os que não estão (in memoriam), pelo amor e o carinho. Não poderia deixar de agradecer a Alan Costa por ter me ensinado, orientado e apoiado e toda sua dedicação a esse trabalho. A minha querida Ana Elizabeth Iannini por me ajudar de tantas formas desde a graduação até aqui. Enfim agradeço a todos que me ajudaram de alguma forma.

ÍNDICE

Introdução geral	01
Referências bibliográficas	03
Capítulo 1: Árvores emergentes modificam os padrões da chuva sementes e da emergência de plântulas no cerrado denso?	06
Introdução	06
Metodologia	10
Resultados	15
Discussão	19
Referências bibliográficas	23
Capítulo 2: A diversidade da comunidade arbórea é produto da nucleação e dos filtros ecológicos?	30
Introdução	30
Metodologia	32
Resultados	33
Discussão	39
Referências bibliográficas	42
Conclusão geral	50

RESUMO

Diversos processos podem afetar a estrutura, composição, crescimento, mortalidade e regeneração da assembleia de plantas de uma comunidade biológica. Entre estes processos, a dispersão de sementes é uma das etapas fundamentais para a estruturação e regeneração da vegetação, pois é a partir dela que as espécies vegetais buscam novas áreas para o estabelecimento de novas plantas. Por sua vez, diversos fatores (intrínsecos e extrínsecos) podem influenciar o processo de dispersão de sementes e, conseqüentemente, podem afetar o perfil da assembleia de plantas na comunidade. Mediante disso, algumas espécies de plantas são consideradas engenheiras ecológicas ou de ecossistemas por possibilitar mudanças consideráveis no ambiente local. Por isso, muitas pesquisas vêm focando seus estudos nestas espécies e principalmente em árvores de grande proporção que se destaque na paisagem. É o caso das árvores emergentes que são plantas de grande porte que superam o dossel formado pelas plantas do seu entorno, podendo possuir papéis ecológicos consideráveis, regulando o funcionamento da floresta e fornecendo efeitos significativos na distribuição e abundância de muitos organismos. Porém, a compreensão de como as árvores de grande porte influenciam a comunidade, facilitando ou restringindo o recrutamento de outros indivíduos vegetais, ainda é limitada. Por isso, o mecanismo de nucleação e facilitação tem um papel fundamental em ambientes de savana, uma vez que sob as copas das árvores as condições microclimáticas e edáficas são mais favoráveis para as plântulas do que áreas plenamente abertas. Porém, como as informações de como estes efeitos funcionam em savanas fechadas ainda é escasso, necessita-se de mais estudos para compreender melhor este processo em áreas de cerrado denso. Assim, a pesquisa tem a proposta de avaliar as influências dos efeitos da nucleação e dos filtros ecológicos exercidos por árvores emergentes sobre o recrutamento de plântulas no cerrado denso. Os resultados deste estudo demonstram que as plantas emergentes podem desempenhar um papel importante no cerrado denso, alterando a composição, sem o adensamento de sementes e plantas zoocóricas, característico do processo de nucleação provocado por árvores isoladas em áreas abertas. Em síntese, podemos constatar que os microambientes de plantas emergentes produzem padrões complexos que irão restringir ou ampliar, em momentos distintos e contínuo, o estabelecimento de plantas, resultando no perfil florísticos sob as copas emergentes. Por conseguinte, essa pesquisa apresenta importantes resultados que tem potencial para contribuir com a compreensão da dinâmica comunitária, o manejo e a conservação do cerrado.

Palavras-chaves: nucleação, filtros ecológicos, facilitação, chuva de sementes, cerrado denso, sobrevivência de plântulas, árvores emergentes, sementes zoocóricas, serrapilheira, perfil florístico.

ABSTRACT

Several processes can affect the structure, composition, growth, mortality and regeneration of the plant assemblage of a biological community. Among these processes, seed dispersal is one of the fundamental steps for the structuring and regeneration of vegetation, as it is from there that plant species seek new areas to establish new plants. In turn, several factors (intrinsic and extrinsic) can influence the seed dispersal process and, consequently, can affect the profile of the plant assemblage in the community. Therefore, some plant species are considered ecological or ecosystem engineers because they enable considerable changes in the local environment. Therefore, many researches have focused their studies on these species and especially large trees that stand out in the landscape. This is the case of emerging trees, which are large plants that surpass the canopy formed by the plants in their surroundings, and can have considerable ecological roles, regulating the functioning of the forest and providing significant effects on the distribution and abundance of many organisms. But understanding how large trees influence their community, within the range of facilitating or restricting the recruitment of plant species, is still limited. Therefore, the nucleation and facilitation mechanism play a fundamental role in savanna environments, since under the canopy the microclimatic and soil conditions are more favorable for seedlings than in fully open areas. However, how these effects work in closed savannas is still scarce, requiring further studies to better understand the process in dense savannah areas. Thus, the research aims to evaluate the influences of the effects of nucleation and ecological filters exerted by emerging trees on the recruitment of seedlings in the dense cerrado. The results of this study demonstrate the performance of emerging plants in dense cerrado, providing evidence that the nucleation of zoochoric seeds is not predominant, different in isolated trees, and despite this, the emergence of zoochoric seedlings is greater than in the surrounding vegetative stratum. However, even with greater emergence, the vegetation density of adult individuals is lower compared to the surrounding area. In summary, we can see that the emerging microenvironments produce complex patterns that will restrict or expand, at different and continuous moments, the plant establishment, resulting in the floristic profile under the emerging canopies. Therefore, this research presents important results that have the potential to contribute to the understanding of community dynamics, management and conservation of the cerrado.

Key-words: nucleation, ecological filters, facilitation, seed rain, dense savanna, seedling survival, emerging trees, zoochoric seeds, litter, floristic profile.

INTRODUÇÃO GERAL

Diferentes processos podem afetar a estrutura, a composição, o crescimento, a mortalidade e a regeneração da assembleia de plantas de uma comunidade biológica. Em relação a estes processos, a dispersão de sementes é uma das etapas fundamentais para a estruturação e regeneração da vegetação, é nesse momento que as espécies vegetais buscam novas áreas para o estabelecimento de novas plantas. Portanto, diversos fatores (intrínsecos e extrínsecos) podem influenciar o processo de dispersão de sementes e, conseqüentemente, afetando o perfil da assembleia de plantas na comunidade (Snell et al., 2019).

Normalmente, limitações ecológicas dificultam ou mesmo impedem a observação de certos padrões, assim a estrutura e a composição de uma comunidade são guiadas por pressões do ambiente abiótico associadas as interações bióticas que por sua vez podem facilitar ou dificultar de certas espécies estabelecerem no local. Por isso, a associação entre o ambiente físico e as interações bióticas produz um fator importante sobre estruturação da comunidade (Armas & Pugnaire, 2005; Brooker, 2006; Brooker & Kikvidze, 2008; Callaway & Walker, 1997; Jeffers et al., 2015; Lortie et al., 2004; Rigg et al., 2002).

Desta maneira, as condições abióticas estabelecem os filtros ambientais que direciona as espécies e sendo adaptadas às circunstâncias locais, definindo pool de espécies regional (Münkemüller et al., 2020). As interações bióticas selecionam as espécies que podem coexistir dentro do conjunto de espécies do pool local (Chesson, 2000; Münkemüller et al., 2020). De certa forma, assume que diversos filtros ecológicos podem conduzir a padrões distintos e previsíveis na diversidade e composição (Münkemüller et al., 2020).

Mediante disso, algumas espécies de plantas são consideradas engenheiras ecológicas ou de ecossistemas por possibilitar mudanças consideráveis no ambiente local (Begon, et al. 2007). Por esse motivo, as pesquisas vêm focando os estudos nestas espécies e principalmente

as árvores de grande proporção que sobressai na paisagem. Sendo assim, as árvores emergentes que são plantas de grande porte que predominam o dossel formado pelas plantas do seu entorno, possuindo papéis ecológicos preponderante, regulando o funcionamento da floresta (Pugnaire et al., 1996) e fornecendo efeitos significativos na distribuição e abundância de muitos organismos (Lindenmayer & Laurance, 2017). Porém, a compreensão de como as árvores de grande porte influenciam sua comunidade, dentro da amplitude de facilitar ou restringir o recrutamento de espécies vegetais, ainda é escasso (Oliveira-Neto et al., 2022).

Atualmente, sabe-se que árvores e arbustos isolados ou em destaque tornam poleiros naturais para aves que poderão depositar sementes de várias espécies, gerando “focos de recrutamento” no processo de regeneração natural (Herrera et al., 1994; Jordano & Schupp, 2000). Elas ainda podem contribuir com mudanças nas condições do ambiente auxiliando germinação das sementes e estabelecimento de plântulas (estabilizando e acrescentando nutrientes no solo, diminuindo a temperatura e reduzindo a intensidade da luz) (Yarranton & Morrison, 1974). Contudo, não é claro se em ambientes florestais com árvores em destaque (emergentes) seguem o mesmo padrão das isoladas, aglomerando sementes sob suas copas e permitindo emergência de plântulas (Abreu et al., 2021).

Sabemos que mesmo com forte efeito da nucleação provocado pelo aumento da chuva de sementes, não se tem garantias de maior germinação e a emergência de novas plantas. Afinal, existe uma gama de fatores que podem atuar positivamente e negativamente na emergência de plântulas. Ademais, é observado que cobertura vegetal sob a copas tem um papel crucial na germinação e emergência por influenciar na umidade, intensidade de luz solar, barreira físicas, entre outros (Molofsky & Augspurger, 1992). Por conseguinte, os dois estágios (germinação e emergência) são vulneráveis a presença de serrapilheira.

O bioma Cerrado é um mosaico vegetacional, formando um gradiente estrutural entre florestas e savanas, possuindo alta variação nos fatores ambientais, como a disponibilidade de

nutrientes no solo e a água que, conseqüentemente, influenciam a estrutura da vegetação desse ambiente (Gonçalves et al., 2021; Stevens et al., 2017). Nesse bioma, a estrutura vegetacional apresenta mudanças consideráveis na cobertura da copa das árvores, na densidade e no tamanho das árvores ao longo de gradientes, variando de savanas fechadas com uma densidade alta de árvores (com até 20 m) e de savanas abertas com poucas árvores pequenas (média de 8 m) (Salazar et al., 2012a).

Por isso, o mecanismo de nucleação e facilitação tem papel fundamental em ambientes de savana, uma vez que sob as copas as condições microclimáticas e edáficas são mais favoráveis para as plântulas do que áreas plenamente abertas (Belsky, 1994; Callaway & Walker, 1997). Porém, como as informações de como estes efeitos funcionam em savanas fechadas são ainda escassos, necessita-se de mais estudos para compreender melhor o processo em áreas de cerrado denso.

Assim, a pesquisa tem a proposta de avaliar as influências dos efeitos da nucleação e dos filtros ecológicos exercidos por árvores emergentes sobre o recrutamento de plântulas no cerrado denso.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, R.C.R.; Durigan, G.; Melo, A.C.G.; Pilon, N.A.L.; Hoffmann, W.A. (2021). Facilitation by isolated trees triggers woody encroachment and a biome shift at the savanna–forest transition. **Journal of Applied Ecology**, 58 (11): 2650–2660. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13994>
- Armas, C.; Pugnaire, F.I. (2005). Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. **Journal of Ecology**, 93 (5): 978–989. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01033.x>
- Begon, M.; Townsend, C.; Harper, J. (2007) **Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas**. Tradução de Paulo Luiz de Oliveira. 4 ed. Porto Alegre: Artmed.
- Belsky, A. J. (1994). Influences of Trees on Savanna Productivity: Tests of Shade, Nutrients, and Tree-Grass Competition. **Ecology**, 75 (4): 922–932. <https://doi.org/10.2307/1939416>

- Brooker, R.W. (2006). Plant-plant interactions and environmental change: Tansley review. **New Phytologist**, 171 (2): 271–284. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01752.x>
- Brooker, R.W.; Kikvidze, Z. (2008). Importance: An overlooked concept in plant interaction research. **Journal of Ecology**, 96 (4): 703–708. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01373.x>
- Callaway, R.M.; Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. **Ecology**, 78 (7): 1958–1965. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2)
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31: 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Gonçalves, R.V.S.; Cardoso, J.C.F.; Oliveira, P.E.; Oliveira, D.C. (2021). Changes in the Cerrado vegetation structure: insights from more than three decades of ecological succession. **Web Ecology**, 21 (1): 55–64. <https://doi.org/10.5194/we-21-55-2021>
- Herrera, C.M.; Jordano, P.; Lopez-Soria, L.; Amat, J.A.; Lopez-Soria, L. (1994). Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. **Ecological Monographs**, 64 (3): 315–344. <https://doi.org/10.2307/2937165>
- Jeffers, E.S.; Bonsall, M.B.; Froyd, C.A.; Brooks, S.J.; Willis, K.J. (2015). The relative importance of biotic and abiotic processes for structuring plant communities through time. **Journal of Ecology**, 103 (2): 459–472. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12365>
- Jordano, P.; Schupp, E.W. (2000). Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs**, 70 (4): 591–615. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0591:SDETQC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0591:SDETQC]2.0.CO;2)
- Lindenmayer, D.B.; Laurance, W.F. (2017). The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. **Biological Reviews**, 92 (3): 1434–1458. <https://doi.org/10.1111/brv.12290>
- Lortie, C.J.; Brooker, R.W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Michalet, R.; Pugnaire, F.I.; Callaway, R.M. (2004). Rethinking plant community theory. **Oikos**, 107 (2): 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Molofsky, J.; Augspurger, C.K. (1992). The Effect of Leaf Litter on Early Seedling Establishment in a Tropical Forest. **Ecology**, 73 (1): 68–77. <https://doi.org/10.2307/1938721>
- Münkemüller, T.; Gallien, L.; Pollock, L.J.; Barros, C.; Carboni, M.; Chalmandrier, L.; Mazel, F.; Mokany, K.; Roquet, C.; Smyčka, J.; Talluto, M.V.; Thuiller, W. (2020). Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, 29 (7): 1212–1229. <https://doi.org/10.1111/geb.13098>
- Oliveira-Neto, N.E.; Raymundo, D.; Altomare, M.; Martini, V.; Oliveira, D.C.; Prado-Júnior, J. (2022). Large trees driving neighbourhood assembly through simultaneous facilitative and competitive effects in a woodland savanna. **Journal of Tropical Forest Science**, 34 (3): 267–273. <https://doi.org/10.26525/jtfs2022.34.3.267>

- Pugnaire, F.I.; Haase, P.; Puigdefábregas, J.; Cueto, M.; Clark, S.C. (1996). Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. **Oikos**, 76 (3): 455–464. <https://doi.org/10.2307/3546339>
- Rigg, L.S.; Enright, N.J.; Perry, G.L.W.; Miller, B. P. (2002). The role of cloud combing and shading by isolated trees in the succession from maquis to rain forest in New Caledonia. **Biotropica**, 34 (2): 199–210. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00531.x>
- Salazar, A.; Goldstein, G.; Franco, A.C.; Miralles-Wilhelm, F. (2012a). Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. **Journal of Ecology**, 100 (6): 1411–1421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02028.x>
- Snell, R.S.; Beckman, N.G.; Fricke, E.; Loiselle, B.A.; Carvalho, C.S.; Jones, L.R., Lichti, N.I., Lustenhouwer, N., Schreiber, S. J., Strickland, C., Sullivan, L.L., Cavazos, B.R.; Giladi, I.; Hastings, A.; Holbrook, K.M.; Jongejans, E.; Kogan, O.; Montaña-Centellas, F.; Rudolph, J.; ... Schupp, E.W. (2019). Consequences of intraspecific variation in seed dispersal for plant demography, communities, evolution and global change. **AoB Plants**, 11 (4): 1–19. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz016>
- Stevens, N., Lehmann, C.E.R., Murphy, B.P.; Durigan, G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, 23 (1): 235–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>
- Yarranton, G.A.; Morrison, R.G. (1974). Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. **Journal of Ecology**, 62 (2): 417–428. <https://doi.org/10.2307/2258988>

CAPÍTULO 1

ÁRVORES EMERGENTES MODIFICAM OS PADRÕES DE CHUVA SEMENTES E DA EMERGÊNCIA DE PLÂNTULAS NO CERRADO DENSO?

INTRODUÇÃO

A dinâmica da vegetação possui diversos processos que podem afetar a estrutura, composição, crescimento, mortalidade e regeneração da assembleia de plantas de uma comunidade biológica. Entre estes processos, a dispersão de sementes é uma das etapas fundamentais para a estruturação e regeneração da vegetação, pois é a partir dela que as espécies vegetais buscam novas áreas para o estabelecimento de novas plantas. Por sua vez, diversos fatores (intrínsecos e extrínsecos) podem influenciar o processo de dispersão de sementes e, conseqüentemente, podem afetar o perfil da assembleia de plantas na comunidade. Podemos citar alguns exemplos de fatores intrínsecos que podem ser importantes na dispersão como o tamanho do fruto ou da semente, a presença de estruturas específicas para auxiliar na dispersão, entre outros (Snell et al., 2019).

No caso de espécies zoocóricas (dispersão realizada por animais), com relação aos fatores extrínsecos, podemos citar o comportamento do animal dispersor e sua interação com outras plantas da comunidade, o que pode ter impactos na probabilidade e distância de

dispersão (Blendinger et al., 2008; Carlo & Morales, 2008). Além disso, a fragmentação do habitat e defaunação são fatores muito importantes hoje em paisagem antropizada (Holbrook & Loiselle, 2009; Levey et al., 2005; Snell et al., 2019). Desta forma, os fatores intrínsecos e extrínsecos têm consequências significativas na composição da assembleia de plantas, impactando o número de sementes dispersadas e a distância alcançada (Snell et al., 2019). Por isso, compreender os processos de dispersão é fundamental para analisar sua influência na vegetação.

Nas regiões tropicais, 70-90% das espécies de plantas lenhosas são dispersas por animais. Além disso, em florestas tropicais e subtropicais, 50%-75% das espécies arbóreas produzem frutos carnosos, que são fontes de alimentos para animais e facilitadores da dispersão para suas sementes (Dennis & Westcott, 2006; Vissoto et al., 2019). Sendo assim, os animais frugívoros e granívoros possuem um papel relevante no estabelecimento de grande parte das espécies vegetais e, conseqüentemente, na dinâmica da vegetação. Nesse tipo de disseminação, as aves representam uns dos mais importantes dispersores de sementes pela sua grande abundância, frequência com que se alimentam de frutos, sua alta capacidade de deslocarem e ocuparem diferentes ambientes (Herrera et al., 1994; Jordano & Schupp, 2000; Pizo et al., 2010.). Muitas espécies de aves podem usar as plantas, principalmente árvores, não somente com fonte de alimento, mas também como poleiro para descanso ou como local de abrigo e nidificação (Debussche, 1994). Em ambas as situações, as aves podem defecar sementes de outras espécies que se alimentam, tornando as áreas abaixo dos seus poleiros como núcleos de estabelecimento de espécies vegetais (Debussche, 1994; McDonnell & Stiles, 1983). Portanto, espera-se que sob a copa de espécies zoocóricas existam maior riqueza de sementes devido à intensa chuva de sementes favorecida pela derrubada, regurgitação ou defecação de sementes pelas aves (McDonnell & Stiles, 1983).

Em síntese, as árvores e seus dispersores possuem relações ecológicas extremamente

importante para comunidade. Além disso, algumas espécies de plantas são consideradas engenheiras de ecossistemas por possibilitar mudanças consideráveis no ambiente local (Begon, et al. 2007). Por isso, muitas pesquisas vêm focando seus estudos nestas espécies e principalmente as árvores de grande proporção que se destaque na paisagem. É o caso das árvores emergentes que são plantas de grande porte que superam o dossel formado pelas plantas do seu entorno, podendo possuir papéis ecológicos consideráveis, regulando o funcionamento da floresta (Brooker, 2006; Pugnaire et al., 1996) e tendo efeitos significativos na distribuição e abundância de muitos organismos (Lindenmayer & Laurance, 2017). Porém, a compreensão de como as árvores de grande porte influenciam sua comunidade, dentro da amplitude de facilitar ou restringir o recrutamento de espécies vegetais, é ainda limitada (Oliveira-Neto et al., 2022).

No caso da nucleação, os estudos existentes focaram nos efeitos provocados pelas plantas isoladas em áreas sem vegetação e que a literatura demonstra alto índice de acúmulo de sementes sob as copas desses indivíduos (Wunderle Jr. 1997; Toh et al. 1999; Slocum 2001; Jordano et al. 2006). Portanto, essas árvores criam “núcleos de recrutamento” formando ilhas que sucessivamente crescem e reconstituem uma formação vegetal densa (Slocum 2001; Guevara et al. 2004), caracterizando o processo de “nucleação” (Begnini 2011). Estes núcleos vegetativos são resultados das árvores e dos arbustos isolados ou em destaque que tornam poleiros naturais para aves que poderão depositar sementes de várias espécies, gerando “focos de recrutamento” no processo de regeneração natural (Herrera et al., 1994; Jordano & Schupp, 2000; Münkemüller et al., 2020). Estas plantas também podem contribuir com a melhoria das condições do ambiente auxiliando germinação das sementes e estabelecimento de plântulas, por exemplo, estabilizando e acrescentando nutrientes no solo, diminuindo a temperatura e reduzindo a intensidade da luz (Yarranton & Morrison, 1974). Entretanto, não está claro

se em ambientes florestais com árvores em destaque (emergentes) seguem o mesmo padrão das isoladas, acumulando sementes sob suas copas e permitindo emergência de plântulas.

Ademais, é observado que a cobertura vegetal sob a copas tem um papel crucial na germinação e emergência por influenciar na umidade, intensidade de luz solar, barreira físicas, entre outros (Molofsky & Augspurger, 1992). Sendo assim, esses dois estágios (germinação e emergência) são sensíveis a presença de serrapilheira. A influência positiva da serrapilheira ocorre na manutenção da umidade, moderação da temperatura, disponibilização de nutrientes do solo durante a decomposição e redução da competição intra e interespecífica (Facelli, 1994; Hastwell & Facelli, 2000). Entretanto, a serrapilheira pode também inibir a emergência através da disponibilidade reduzida de luz e principalmente como barreiras mecânicas à emergência (Molofsky & Augspurger, 1992; Salazar et al., 2012a). Portanto, o acúmulo de serrapilheira pode influenciar fortemente a dinâmica da comunidade (Facelli, 1994; Facelli & Pickett, 1991).

O bioma savânico do Brasil central, conhecido como Cerrado, é o maior ecossistema tropical depois da floresta amazônica, cobrindo originalmente 2 milhões de km², quase 23% do território do país (Haridasan & Haridasan, 2008). Esse bioma consiste em um mosaico vegetacional, formando um gradiente estrutural entre campos, savanas e florestas, com alta variação nos fatores ambientais, como a disponibilidade de nutrientes e de água no solo que, conseqüentemente, influenciam a estrutura da vegetação desse ambiente (Gonçalves et al., 2021; Stevens et al., 2017). A diversidade de plantas lenhosas no cerrado é significativa, alguns estudos relatam que número de espécies lenhosas em todo o bioma é aproximadamente de 2.000, podendo chegar a 70 ou mais espécies lenhosas por hectare em algumas regiões (Haridasan & Haridasan, 2008; Hur et al., 2005).

A estrutura da vegetação apresenta mudanças considerável na cobertura da copa das árvores, na densidade e no tamanho das árvores ao longo de gradientes, variando de savanas abertas, com relativamente poucas árvores pequenas, até savanas fechadas com uma densidade relativamente alta de grandes árvores (até 20 m) (Salazar et al., 2012b). Por conter uma dinâmica estrutural marcante, a literatura tem discutido sobre a importância de grandes árvores isoladas em ambientes de savanas abertas que podem modificar o clima e aglomerar sementes. Dessa maneira, o mecanismo de nucleação e facilitação tem papel fundamental em ambientes de savana, uma vez que sob as copas as condições microclimáticas e edáficas são mais favoráveis para as plântulas do que áreas plenamente abertas (Callaway & Walker, 1997a; Maestre et al., 2009). Porém, como estes efeitos funcionam em savanas fechadas é ainda escasso, necessitando de mais estudos para compreender melhor o processo em áreas de cerrado denso.

Sendo assim, esse estudo teve como objetivo avaliar a chuva de sementes e a emergência de plântulas abaixo de árvores emergentes de três diferentes espécies em uma área de cerrado sentido restrito denso. Mais precisamente, o presente estudo buscou determinar se abaixo das árvores emergentes ocorre uma maior chegada de sementes zoocóricas, potencialmente dispersadas por aves, e maior germinação das mesmas, quando comparada com área do entorno destas árvores, a exemplo do fenômeno de nucleação observado sob árvores isoladas estabelecidas em ambientes abertos (Callaway & Walker, 1997a; Maestre et al., 2009). Além disso, objetivou-se determinar qual a influência da serapilheira na taxa de emergência.

METODOLOGIA

Áreas de estudo

O trabalho foi desenvolvido Reserva Ecológica do Panga (REP), um remanescente do Cerrado de aproximadamente 405 ha localizado em Uberlândia-MG (19°10'56"S e 48°23'36"O; Figura 1). O clima regional é classificado como tropical Aw segundo a classificação de Köppen, com a estação chuvosa ocorrendo de outubro a abril e a estação seca entre maio e setembro. A temperatura média anual é de 22°C e a pluviosidade anual acumulada varia entre 1500 e 1900 mm. Na reserva ocorre diversas fisionomias típicas do cerrado, que variam de ambientes campestres a florestais (Gonçalves et al., 2021). O presente estudo foi conduzido em área de cerrado sentido restrito denso, sendo essa uma fisionomia de savana arborizada com dossel do estrato lenhoso atingido mais de 60% de cobertura, com árvores de altura média entre 3-5 m e quase ausência de gramíneas e outras herbáceas.



FIGURA 1. Reserva Ecológica do Panga (REP), um remanescente do Cerrado de aproximadamente 405 ha localizado em Uberlândia-MG.

Espécies de árvores emergentes estudadas

Como é de comum ocorrência em outras áreas, no cerrado denso é possível observar a presença de inúmeras árvores emergentes. Em geral, estas enormes plantas são de espécies de porte que varia de médio a grande, podendo atingir facilmente entre 12 e 18 m de altura, por isso destacando-se da vegetação do seu entorno, que em geral nesta fisionomia não ultrapassa os 5 a 6 m de altura. No cerrado denso da REP, as árvores emergentes mais comuns registradas foram de três espécies: *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae), *Tachigali paniculata* Aubl. (Fabaceae) e *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae; doravante mencionadas pelo seu gênero). Essas três espécies de árvores são comuns nas fisionomias de savana com vegetação fechada ou florestais, com seus indivíduos podendo atingir grandes alturas (entre 12-15 m), tendo copas globosas bastante ramificadas e folhagem semidecídua.

As árvores de *Copaifera* podem atingir até 35 metros de altura, diâmetro de até 4 metros, possuem casca aromática, folhagem densa, flores pequenas, frutos secos e sementes com arilos atrativos para insetos e aves (Rigamonte-Azevedo et al., 2004; Lorenzi, 1998). Suas folhas são compostas e de coloração bem verde, além disso, nos meses de estiagem parte das folhas são perdidas e posteriormente substituídas por novas (de Freitas et al., 2020; Lorenzi, 1998). As árvores de *Tachigali* são de porte médio, alcançando posição de dossel superior das florestas secundárias, com altura entre 8 e 20 m de altura e com DAP entre 30 a 70 cm, podendo atingir até 30 m de altura e 100 cm de DAP, na idade adulta. Sua copa é arredondada e mais ou menos densa, possuindo o tronco tortuoso e cilíndrico e sua casca rugosa e com cicatrizes. A coloração da casca é branco-acinzentada externamente e arroxeadada internamente. O fruto tipo legume disperso pelo vento. É uma espécie semidecídua e heliófita, iniciando a sucessão secundária em áreas abertas (Souza, 2004). As árvores de *Tapirira* são perenifólias, pioneiras e heliófitas, medindo entre 8 e 14 m de altura, ocorrendo em todo o território brasileiro. Possui copa ampla e regular, tronco reto ou tortuoso, casca cinza-escura ou marrom, rugosa e com fendas

longitudinais (fissuras) e folhas compostas e dispostas de forma alternada. Inflorescência amarelo-esverdeada, com flores pequenas e fruto com uma semente ovoide, apresentando coloração roxa quando maduros e são avidamente consumidos por aves (Lorenzi, 1998).

As três espécies apresentam folhas compostas que as diferem na quantidade e tamanho dos seus folíolos. Copaíba possui folhas com 3 a 5 folíolos relativamente pequenos (2-3 cm de largura por 4-5 cm de comprimento), enquanto o Carvoeiro possui folhas com 8 a 12 folíolos maiores (2-4 cm de largura por 5-10 cm de comprimento) e Cupiúva folhas com 5 a 11 folíolos maiores (7-15 cm de largura por 4-7 cm de comprimento; Lorenzi, 1998).

Medição chuva de sementes

Para desenvolvimento deste estudo foram selecionadas 12 árvores emergentes, 4 indivíduos por espécie na área de estudo, sendo consideradas emergentes as árvores com altura 12-15 m, com copa se destacando no mínimo 5 m acima do limite do dossel estabelecido pelas demais árvores do entorno. Com a finalidade de medir a chuva de sementes foram utilizados funis de tecido (malha de 0,5 mm) com diâmetro e profundidade de 25 cm e posicionados a 50 cm do solo. Foram instalados 6 coletores de sementes por árvore (total de 72 coletores), metade embaixo da copa, posicionados equidistantes ao redor do tronco, enquanto a outra metade foi instalada a distância de 8 a 10 m do limite da copa, também separadas por distâncias iguais ao redor da árvore. As sementes coletadas foram contabilizadas, separadas em morfoespécies e classificadas segundo sua síndrome de dispersão (e.g., zoocórica, anemocórica, etc.). As coletas ocorreram entre agosto de 2022 e abril de 2023.

Medição da emergência

Para medir a emergência de plântulas foram estabelecidas seis parcelas (1 m²) por árvore (total de 72 parcelas). Em cada árvore, foram organizados dois blocos contendo cada três

parcelas adjacentes, sendo que um bloco foi instalado embaixo da copa da árvore emergente e o outro bloco na área entorno (8-10 m distância do limite da copa, onde existia densa vegetação arbustiva e arbórea não emergente). Adicionalmente, para se determinar o impacto da presença da serapilheira sobre emergência, foi realizado um experimento com a manipulação da quantidade de serapilheira entre as parcelas que constituíam cada bloco. Para tanto as parcelas dentro do bloco foram marcadas aleatoriamente (sorteando entre os tratamentos em cada bloco/indivíduo/espécie) entre três tratamentos: i. sem serapilheira (com remoção), ii. controle (sem manipulação), e iii. muita serapilheira (com adição). Para elaborar os tratamentos, a serapilheira removida na parcela sem serapilheira foi adicionada a sua contraparte dentro do bloco com muita serapilheira. A serapilheira foi peneira para evitar a transposição de sementes junto com folhas e galhos.

A emergência de plântulas dentro das parcelas foi monitorada mensalmente entre os meses de outubro de 2022 e abril de 2023 (estação chuvosa). Cada plântula emergida foi marcada e identificada ao menor nível taxonômico possível (espécie ou morfoespécie), sendo mantida na parcela até final do experimento. Durante o levantamento não foram registradas as gramíneas emergidas dentro das parcelas.

Análise estatística

Para avaliar a quantidade de sementes depositada nos coletores entre os tratamentos foi utilizado análise de variância de dois fatores (Two-way ANOVA), utilizando como variáveis preditoras a espécie de árvore emergente e os tratamentos (debaixo da copa da árvore e na área entorno da copa). O mesmo procedimento foi realizado para a análise do número de plântulas emergentes, utilizando como variáveis preditoras a espécie de árvore emergente, os tratamentos (debaixo da copa da árvore e na área entorno da copa) e a quantidade de serapilheira depositada na parcela (pouca, muita ou controle). Para comparação da composição de morfoespécies de

sementes e plântulas emergentes foi utilizado o teste de ordenação multidimensional não métrico (nMDS) com base no índice de similaridade de Bray-Curtis. Todos os testes e figuras foram realizados no programa estatístico Systat 12.

RESULTADOS

Ao fim dos nove meses de monitoramento da chuva de sementes, foram coletados um total de 6.566 propágulos. Foi registrada diferença significativa na chuva de sementes acumulada entre os tratamentos ($F_{1,66} = 9,160$ e $P = 0,004$), sendo que este resultado não dependeu da espécie de árvore ($F_{2,66} = 0,169$ e $P = 0,845$; Figura 2). Sendo assim, o acumulado de sementes registrada debaixo da copa da árvore emergente (48,9 sementes \pm 55,4; média \pm DP) foi cerca de 10 vezes menor do que aquele observado na área entorno da planta (498,3 sementes \pm 815,9). Além disso, a composição de morfoespécies da chuva de sementes diferiu entre tratamentos, mas esse resultado dependeu da espécie de árvore. Em *Tachigali* e *Tapirira* foi observada uma diferença marcante na composição de sementes acumulada debaixo das árvores emergentes em relação ao seu entorno, enquanto o mesmo padrão não foi observado para *Copaifera* (Figura 3).

Do total sementes coletadas, a grande maioria (91,1%) foram identificadas como zoocóricas e o restante (8,9%) foram anemocóricas ou autocóricas. Encontrou-se diferença significativa na chuva de sementes zoocóricas entre os tratamentos e este resultado foi dependente da espécie de árvore ($F_{2,66} = 3,534$ e $P = 0,035$). Nas árvores de *Copaifera* e *Tapirira*, a abundância relativa de sementes zoocóricas foi menor debaixo da copa do que na área entorno da planta, enquanto para as árvores de *Tachigali* foi observado o padrão inverso (Figura 4).

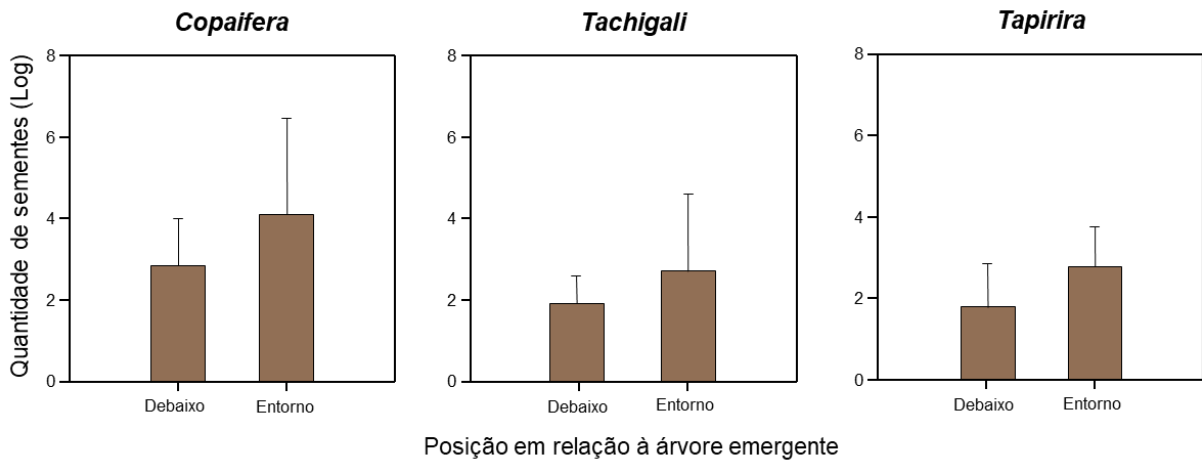


FIGURA 2. Chuva de sementes acumulada ao final de nove meses (agosto de 2022 a abril de 2023) em coletores posicionados abaixo da copa e na área do entorno (distância de 8 a 10 m do limite da copa) de 12 árvores emergentes de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

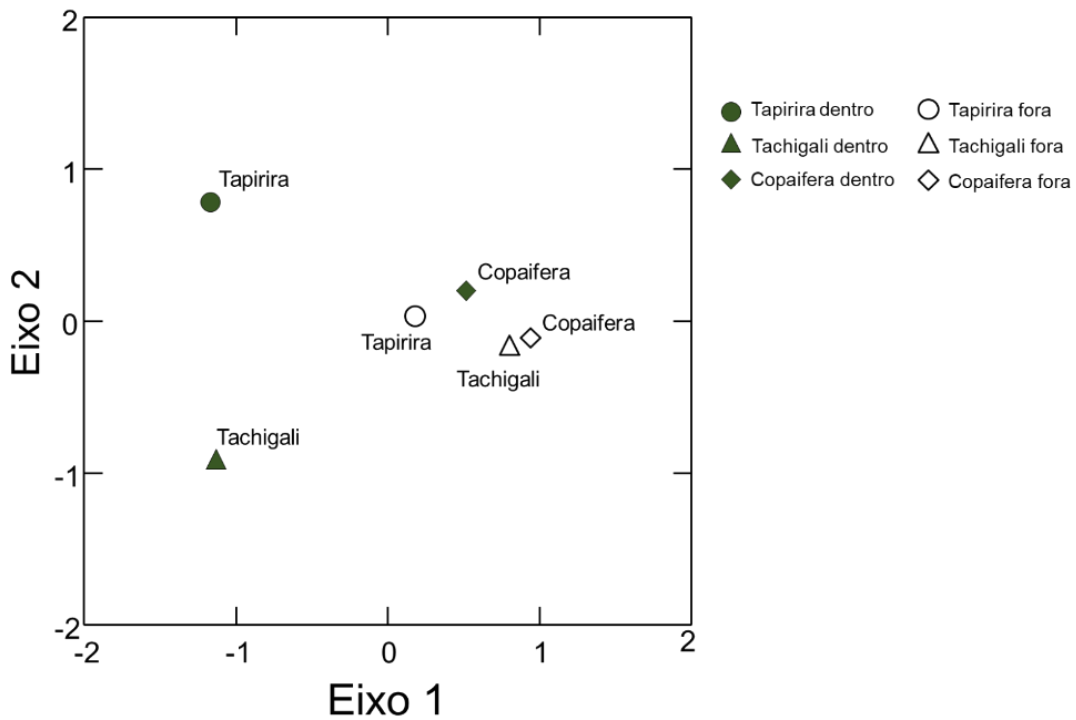


FIGURA 3. Ordenação multidimensional não métrica (nMDS) da composição da chuva de sementes (morfoespécies) acumulada ao final de nove meses (agosto de 2022 a abril de 2023) em coletores posicionados abaixo da copa e na área do entorno (distância de 8 a 10 m do limite da copa) de árvores emergentes de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

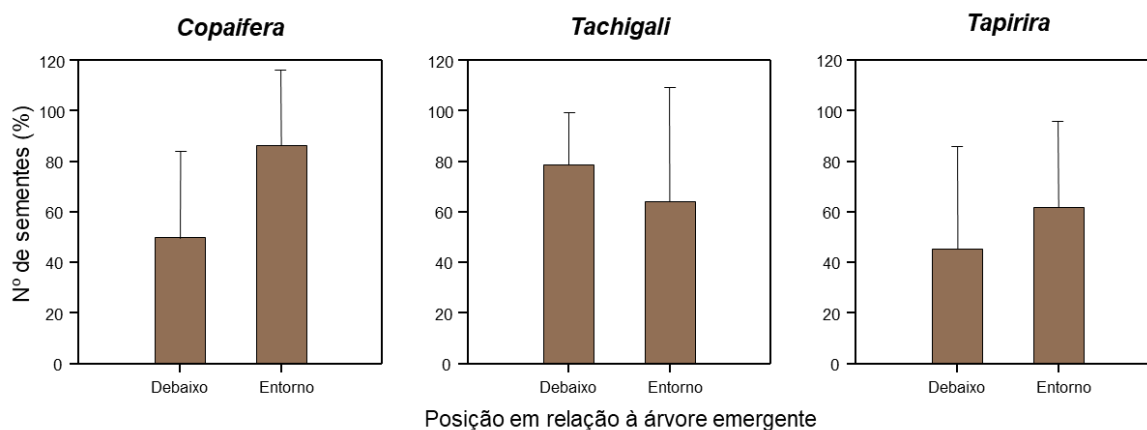


FIGURA 4. Contribuição relativa de sementes zoocóricas para a chuva de sementes acumulada ao final de nove meses (agosto de 2022 a abril de 2023) em coletores posicionados abaixo da copa e na área do entorno de 12 árvores emergentes de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

Durante os sete meses de monitoramento (outubro 2022 a abril de 2023), foi registrada a emergência de 836 plântulas de 85 morfoespécies. Em média, foi registrada uma emergência de 11,8 plântulas por parcela, não sendo observado efeito significativo da posição da parcela em relação a árvore emergente ($F_{1,65} = 1,283$ e $P = 0,262$; Figura 5) ou da quantidade de serapilheira presente na parcela ($F_{2,65} = 0,477$ e $P = 0,623$; Figura 6). Contudo, observou-se que a composição de plântulas emergentes não diferiu entre os tratamentos (Figura 7).

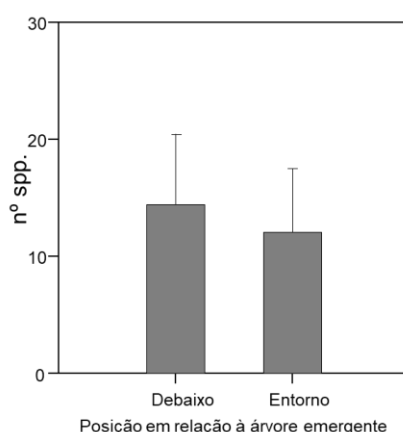


FIGURA 5. Comparativo de número espécies de plântulas emergidas, acumulada ao final de sete meses em parcelas posicionadas abaixo da copa e na área do entorno de 12 árvores emergentes de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

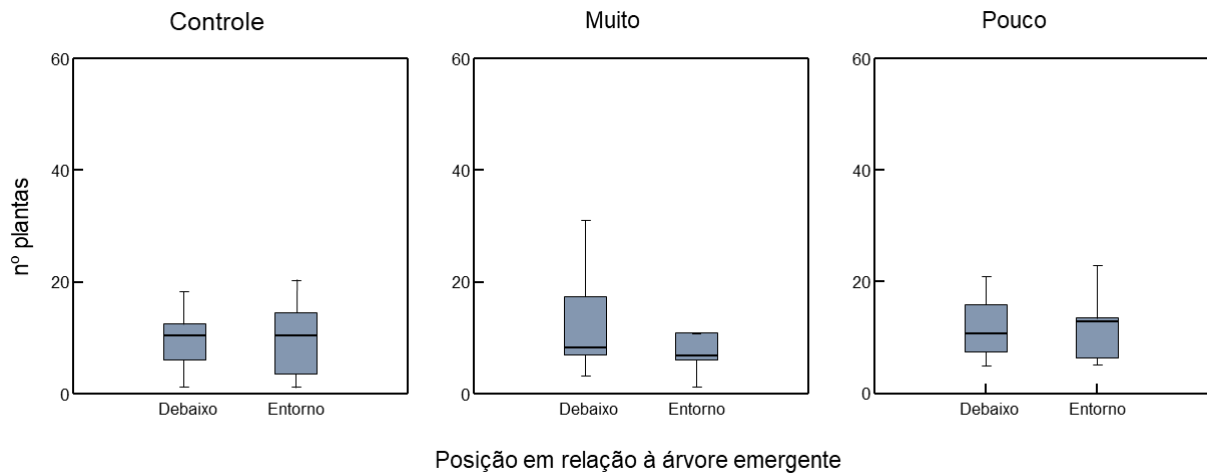


FIGURA 6. Emergência de plântulas acumulada ao final de sete meses em parcelas divididas em três tratamentos de quantidade de serapilheira e posicionados abaixo da copa e na área do entorno de 12 árvores emergentes de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

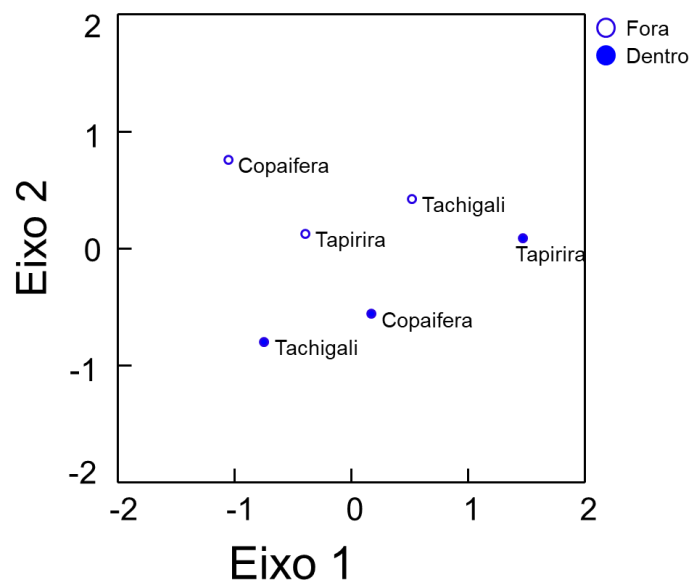


FIGURA 7. Ordenação multidimensional não métrica (nMDS) da composição de plântulas emergidas acumuladas ao final de sete meses em parcelas de embaixo da copa e do entorno de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

DISCUSSÃO

Diversos fatores podem influenciar nos processos de dispersão de sementes, germinação e emergência de mudas conseqüentemente, podem afetar o perfil da assembleia de plantas na comunidade. Por sua vez, o papel da facilitação é preponderante para guiar esses processos. Os dados mostraram que árvores emergentes em ambiente florestal não necessariamente irão predominar a nucleação de sementes zoocóricas, uma vez que sob as copas as sementes zoocóricas foram 10 vezes menores do que no entorno da planta. Hipotetizamos, inicialmente, que deveria ter uma tendência de acumulação de sementes zoocóricas sob árvores emergentes em ambientes florestais, seguindo o mesmo padrão de nucleação de árvores emergentes isoladas, entretanto, não foi o padrão encontrado.

Determinados estudos relatam que em floretas úmidas, a maior parte de espécies lenhosa têm frutos carnosos nas quais são dispersas no intestino por vertebrados, enquanto em florestas tropicais secas, uma fração maior de espécies lenhosas é anemocórica (dispersa pelo vento) ou autocórica (dispersa por meios próprios) (Almeida-Neto et al., 2008; Jordano & Schupp, 2000). O mesmo padrão foi encontrado por Almeida-Neto et al. (2008) em floresta de Mata Atlântica, observando que vertebrados como dispersores de sementes aumentam em comunidades florestais localizadas em áreas com maior pluviosidade. Sendo assim, existe uma relação entre maior pluviosidade e maior número de sementes zoocóricas. Por isso, considerando que ambientes do entorno mantém umidade semelhante à da copa das espécies do estudo e a REP possui pluviosidade anual acumulada entre 1500 e 1900 mm, podemos deduzir, quando se analisa o efeito focal da emergente em áreas florestais com umidade considerável, que o efeito de nucleação das emergentes não seja tão diferente em relação ao ambiente do entorno que possui vegetação.

Desta forma, justificaria o efeito encontrado na pesquisa, demonstrando que em ambientes do entorno da copa apresentaram uma abundância relativa maior de sementes zoocóricas do que sob a copa emergente. Entretanto, quando comparamos a quantidade de sementes zoocóricas por espécies, foi evidenciado que dependendo da espécie o padrão é modificado. Isso foi apresentado na *Tachigali*, na qual a quantidade de sementes zoocóricas foi maior sob a copa do que no entorno e poderia ser uma consequência do tamanho da copa e da altura da árvore que é uma característica marcante nessa espécie quando comparada com as outras duas espécies.

Analisando os dados da emergência de plântulas, observa-se que não teve resultado significativo entre os tratamentos (embaixo e entorno da copa da árvore emergente). Apesar da literatura descrever que a cobertura do dossel pode facilitar a emergência de mudas, uma vez que as condições nesse microambiente mitigam os fatores ambientais estressantes provocadas por alta irradiância, temperatura e déficits de água no solo no decorrer da germinação ou logo após quando as mudas são mais sensíveis à seca (Hoffmann, 1996; Salazar et al., 2012a), esses resultados foram encontrados quando comparados entre ambientes emergentes e estressantes (sem vegetação arbórea ou arbustivas). Efeitos semelhantes foi encontrado por Salazar e colaboradores (2012a) quando estudaram estabelecimento de plantas lenhosas ao longo de um gradiente de densidade de árvores em savanas neotropicais. Seus resultados evidenciaram maior estabelecimento de árvores em savana florestal sob cobertura de copa em comparação com savanas abertas e pastagens. Assim como, os resultados encontrados por Rosa (2013) que sugerem que manchas de vegetação arbórea em áreas de cerrado aberto facilitam o estabelecimento e promovem o processo de sucessão, exercendo um efeito positivo tanto sobre os fatores abióticos (nutrientes, umidade do solo e temperatura) quanto bióticos (competição com gramíneas, limitação na dispersão e a predação/remoção de sementes). Contudo, podemos induzir que o resultado não significativo da emergência poderia ter relação ao ambiente florestal

que não possui efeito tão discrepante (alta irradiância, temperatura e déficits de água no solo) entre a área sob a copa e no seu entorno.

Quando analisamos a quantidade de serrapilheira, associando aos tratamentos (embaixo e entorno), não encontramos efeitos significativos. Esses dados divergem de algumas pesquisas realizadas sobre emergência de plântulas que encontraram efeitos significativos, os quais dizem que serrapilheira pode ser uma barreira física, especificamente as mudas que originaram de sementes pequenas. Assim, essas plântulas não possuem as reservas essenciais para desenvolver satisfatoriamente rápido e atingir o solo através da camada de serrapilheira (Salazar et al., 2012b; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1993). Além disso, a serrapilheira poderia atuar em outras modificações ambientais, como os níveis de luz ao redor das sementes (Facelli & Pickett, 1991). Isso pode ser evidenciado em estudos que as plântulas da maioria das espécies lenhosas foram fortemente inibidas sob 0% de plena luz solar, podendo ser positivamente fotoblásticas e necessitando de luz para germinar (Carreira et al., 2007). Possivelmente, para entender melhor o efeito da serrapilheira associado ao sombreamento das 3 espécies em questão são necessários pesquisas que tenham número de parcelas maiores, conseqüentemente, obtenha algum resultado associado aos dois fatores em questão.

No momento que associamos os dados da chuva de semente com os dados das emergências torna-se evidente que apesar da chuva de semente ter baixa dispersão sob a copa, as condições nesse microambiente beneficiam a emergência, desta forma, apresentado número maior de plântulas do que no entorno. Este resultado está de acordo com outros estudos os quais demonstraram que facilitação é um fator importante para o desenvolvimento de plantas jovens em determinados ambientes (Ali et al., 2019; Hoffmann, 1996; Lindenmayer & Laurance, 2017; Salazar et al., 2012a).

Na análise do perfil florísticos de plantas emergidas entre os tratamentos, mostrou uma tendência marcante do que germina sob a copa e do entorno, ou seja, a diversidade tem

divergências entre os tratamentos. Isso evidencia, mais uma vez, os papéis ecológicos das árvores emergentes, regulando o funcionamento da comunidade vegetal (Brooker, 2006; Pugnaire et al., 1996). É evidente que quando analisamos árvores emergentes em ambientes florestais existe uma predominância de maior efeito na emergência de plântulas do que a nucleação em si. Em virtude disso, o efeito da nucleação em áreas florestais é reduzido, possivelmente, porque no seu entorno possuía vegetação com recursos abundante que as aves também utilizam diferentemente das árvores isoladas. Além disso, no que diz respeito a emergência de plântulas no entorno, mesmo que microambiente seja semelhante ao embaixo da copa, as emergentes garantem uma estabilidade nas condições ambientais do que no entorno na qual possuem árvores menores, conseqüentemente, copas menores. Apesar disso, sabemos que apresentará uma gama de fatores que irão restringir ou facilitar germinação, emergência e desenvolvimento de mudas, além da particularidade de cada semente que chegará nesse ambiente. Assim, é um ambiente dinâmico que se torna difícil determinar qual efeito é mais predominante.

Muito estudos buscam encontrar fortes evidências para indicar os fatores predominantes e isso fica visível quando o ambiente tem um desequilíbrio ecológico onde um fator irá predominar. É o que ocorre quando as árvores estão isoladas e a nucleação aumenta quatro vezes a densidade de plantas em comparação com locais sem vegetação, modificando a composição de espécies, conseqüentemente, modificações estruturais da comunidade (Abreu et al., 2021; Stevens et al., 2017). Outros estudos apresentaram que a chuva de sementes pode ser 20 vezes maior sob árvores isoladas do que em áreas abertas (Abreu et al., 2021; Jordano & Schupp, 2000). Também foram observados que a facilitação supera filtros ambientais agindo na comunidade de plantas, particularmente em estágios iniciais de sucessão em habitats estressantes (Abreu et al., 2021; Bruno et al., 2003; Holmgren et al., 1997). Portanto, observamos que podemos considerar que as emergentes executam atribuições ecológicas

significativos, ora em ambientes estressantes ora em ambientes amenos. O que irá modular essas atribuições serão outros fatores (interações harmônicas ou desarmônicas somadas com abióticos) que atuaram sinergicamente com a facilitação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, R.C.R.; Durigan, G.; Melo, A.C.G.; Pilon, N.A.L.; Hoffmann, W.A. (2021). Facilitation by isolated trees triggers woody encroachment and a biome shift at the savanna–forest transition. **Journal of Applied Ecology**, 58 (11): 2650–2660. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13994>
- Ali, A.; Lin, S.L.; He, J.K.; Kong, F.M.; Yu, J.H.; Jiang, H.S. (2019). Big-sized trees overrule remaining trees’ attributes and species richness as determinants of aboveground biomass in tropical forests. **Global Change Biology**, 25 (8): 2810–2824. <https://doi.org/10.1111/gcb.14707>
- Almeida-neto, M.; Campassi, F.; Galetti, M.; Jordano, P.; Oliveira-filho, A. (2008). Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic Forest: Broad-scale patterns and macroecological correlates. **Global Ecology and Biogeography**, 17 (4): 503–513. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00386.x>
- Armas, C.; Pugnaire, F.I. (2005). Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. **Journal of Ecology**, 93 (5): 978–989. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01033.x>
- Barot, S.; Gignoux, J. (2004). Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled. **Oikos**, 106 (1): 185–192). <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13038.x>
- Begon, M.; Townsend, C.; Harper, J. (2007) **Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas**. Tradução de Paulo Luiz de Oliveira. 4 ed. Porto Alegre: Artmed.
- Belsky, A. J. (1994). Influences of Trees on Savanna Productivity: Tests of Shade, Nutrients, and Tree-Grass Competition. **Ecology**, 75 (4): 922-932. <https://doi.org/10.2307/1939416>
- Belyea, L.R.; Lancaster, J. (1999). Assembly Rules within a Contingent Ecology. **Oikos**, 86 (3): 402-416. <https://doi.org/10.2307/3546646>
- Blendinger, P.G.; Loiselle, B.A.; Blake, J. G. (2008). Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the

- Upper Amazon. **Oecologia**, 158 (2): 273–283. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1146-3>
- Breshears, D.D.; Rich, P.M.; Barnes, F.J.; Campbell, K. (1997). Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. **Ecological Applications**, 7 (4): 1201–1215. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[1201:OIHSR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[1201:OIHSR]2.0.CO;2)
- Brooker, R.W. (2006). Plant-plant interactions and environmental change: Tansley review. **New Phytologist**, 171 (2): 271–284. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01752.x>
- Brooker, R.W.; Kikvidze, Z. (2008). Importance: An overlooked concept in plant interaction research. **Journal of Ecology**, 96 (4): 703–708. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01373.x>
- Bruno, J.F.; Stachowicz, J.J.; Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**, 18 (3): 119–125. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
- Cadotte, M.W.; Tucker, C.M. (2017). Should environmental filtering be abandoned? **Trends in Ecology and Evolution**, 32 (6): 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Callaway, R.M.; Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. **Ecology**, 78 (7): 1958–1965. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2)
- Carlo, T.A.; Morales, J. M. (2008). Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation. **Journal of Ecology**, 96 (4): 609–618. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01379.x>
- Carreira, R.C.; Beatriz, L.; Zaidan, P. (2007). Germinação de sementes de espécies de Melastomataceae de Cerrado sob condições controladas de luz e temperatura. **Hoehnea**, 34 (3): 261–269. <https://doi.org/10.1590/S2236-89062007000300001>
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31: 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Debussche, M. (1994). Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy mediterranean vegetation. **Oikos**, 69 (3): 414–426. <https://doi.org/10.2307/3545854>
- Dennis, A.J.; Westcott, D.A. (2006). Reducing complexity when studying seed dispersal at community scales: A functional classification of vertebrate seed dispersers in tropical forests. **Oecologia**, 149(4), 620–634. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0475-3>
- Facelli, J. M. (1994). Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. **Ecology**, 75 (6): 1727–1735. <https://doi.org/10.2307/1939632>

- Facelli, J. M.; Pickett, S. T. A. (1991). Indirect effects of litter on woody seedlings subject to herb competition. **Oikos**, 62 (2): 129–138. <https://doi.org/10.2307/3545257>
- Fang, S.; Cadotte, M. W.; Yuan, Z.; Lin, F.; Ye, J.; Hao, Z.; Wang, X. (2019). Intraspecific trait variation improves the detection of deterministic community assembly processes in early successional forests, but not in late successional forests. **Journal of Plant Ecology**, 12 (4): 593–602. <https://doi.org/10.1093/jpe/rty053>
- Farris-Lopez, K.; Denslow, J. S.; Moser, B.; Passmore, H. (2004). Influence of a common palm, *Oenocarpus mapora*, on seedling establishment in a tropical moist forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, 20 (4): 429–438. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001531>
- de Freitas TC, Guarino ED, Gomes GC, Molina AR, da Luz Real IM, Beltrame R. (2020). The effect of seed ingestion by a native, generalist bird on the germination of worldwide potentially invasive trees species *Pittosporum undulatum* and *Schinus terebinthifolia*. **Acta Oecologica**, 108: 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103639>
- Fukami, T. (2015). Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 46, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>
- Gonçalves, R.V.S.; Cardoso, J.C.F.; Oliveira, P.E.; Oliveira, D.C. (2021). Changes in the Cerrado vegetation structure: insights from more than three decades of ecological succession. **Web Ecology**, 21 (1): 55–64. <https://doi.org/10.5194/we-21-55-2021>
- Götzenberger, L.; de Bello, F.; Bråthen, K.A.; Davison, J.; Dubuis, A.; Guisan, A.; Lepš, J.; Lindborg, R.; Moora, M.; Pärtel, M.; Pellissier, L.; Pottier, J.; Vittoz, P.; Zobel, K.; Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, 87 (1): 111–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Haridasan, M.; Haridasan, M. (2008). Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal Plant Physiology**, 20 (3): 183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>
- Hastwell, G.T.; Facelli, J.M. (2000). Effects of leaf litter on woody seedlings in xeric successional communities. **Plant Ecology**, 148: 225–231. <https://doi.org/10.1023/A:1009834425538>
- Hay, J.D.; Bizerril, M.X.; Calouro, A.M.; Costa, E.M.N.; Ferreira, A.A.; Gastal, M.L.A.; Goes Junior, C.D.; Manzan, D.J.; Martins, C.R.; Mon-Teiro, J.M.G.; Oliveira, S.A.; Rodrigues, M.C.M.; Seyffarth, J.A.S.; Walter, B.M.T. (2000). Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em

- Brasília, DF. **Revista brasileira de botânica**, 23: 341–347.
<https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000300008>
- Herrera, C.M.; Jordano, P.; Lopez-Soria, L.; Amat, J.A.; Lopez-Soria, L. (1994). Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. **Ecological Monographs**, 64 (3): 315–344.
<https://doi.org/10.2307/2937165>
- Hoffmann, W.A. (1996). The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, 84 (3): 383–393. <https://doi.org/10.2307/2261200>
- Holbrook, K.M.; Loiselle, B.A. (2009). Dispersal in a neotropical tree, *Virola flexuosa* (myristicaceae): does hunting of large vertebrates limit seed removal? **Ecology**, 90 (6): 1449–1455. <https://doi.org/10.1890/08-1332.1>
- Holmgren, M.; Scheffer, M.; Huston, M.A. (1997). The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. **Ecology**, 78 (7): 1966–1975.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1966:TIOFAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1966:TIOFAC]2.0.CO;2)
- Hur, B.; Junior, M.; Haridasan, M. (2005). Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerrado e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 19 (4): 913–926.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400026>
- Jeffers, E.S.; Bonsall, M.B.; Froyd, C.A.; Brooks, S.J.; Willis, K.J. (2015). The relative importance of biotic and abiotic processes for structuring plant communities through time. **Journal of Ecology**, 103 (2): 459–472. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12365>
- Jordano, P.; Schupp, E.W. (2000). Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs**, 70 (4): 591–615.
[https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0591:SDETQC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0591:SDETQC]2.0.CO;2)
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, 3 (2): 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Levey, D.J.; Bolker, B.M.; Tewksbury, J.J.; Sargent, S.; Haddad, N.M. (2005). Ecology: Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. **Science**, 309: 146–148.
<https://doi.org/10.1126/science.1111479>
- Lindenmayer, D.B.; Laurance, W.F. (2017). The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. **Biological Reviews**, 92 (3): 1434–1458.
<https://doi.org/10.1111/brv.12290>
- Lorenzi, H. (1998). **Arvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa, Ed. Plantarum. 352p.
- Lortie, C.J.; Brooker, R.W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Michalet, R.; Pugnaire, F.I.; Callaway, R.M. (2004). Rethinking plant community theory. **Oikos**, 107 (2): 433–438.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>

- Maestre, F.T.; Callaway, R.M.; Valladares, F.; Lortie, C.J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, 97 (2): 199–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
- Martens, S. N., Breshears, D. D., Meyer, C. W., & Barnes, F. J. (1997). Scales of aboveground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. **Journal of Vegetation Science**, 8(5): 655–664. <https://doi.org/10.2307/3237370>
- Mcdonnell, M.J.; Stiles, E.W. (1983). The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. **Oecologia**, 56: 109–116. <https://doi.org/10.1007/BF00378225>
- Molofsky, J.; Augspurger, C.K. (1992). The Effect of Leaf Litter on Early Seedling Establishment in a Tropical Forest. **Ecology**, 73 (1): 68–77. <https://doi.org/10.2307/1938721>
- Münkemüller, T.; Gallien, L.; Pollock, L.J.; Barros, C.; Carboni, M.; Chalmandrier, L.; Mazel, F.; Mokany, K.; Roquet, C.; Smyčka, J.; Talluto, M.V.; Thuiller, W. (2020). Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, 29 (7): 1212–1229. <https://doi.org/10.1111/geb.13098>
- Oliveira-Neto, N.E.; Raymundo, D.; Altomare, M.; Martini, V.; Oliveira, D.C.; Prado-Júnior, J. (2022). Large trees driving neighbourhood assembly through simultaneous facilitative and competitive effects in a woodland savanna. **Journal of Tropical Forest Science**, 34 (3): 267–273. <https://doi.org/10.26525/jtfs2022.34.3.267>
- Pizo, M.A.; Galetti, M. (n.d.). Métodos e Perspectivas da Frugivoria e Dispersão de Sementes por Aves. In: Matter S.V., Straube F.C., Accordi I.A., Piacentini V.Q., Cândido-Júnior J.F. (eds.) **Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada**, Técnicas de Pesquisa e Levantamento. Livros Técnicos, Rio de Janeiro, pp 493–504. https://ib.rc.unesp.br/Home/Departamentos47/ecologia/labic/cap.23_pizo_galetti.pdf
- Pugnaire, F.I.; Haase, P.; Puigdefábregas, J.; Cueto, M.; Clark, S.C. (1996). Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. **Oikos**, 76 (3): 455–464. <https://doi.org/10.2307/3546339>
- Rigamonte-Azevedo, O.C.; Wadt, PGS; Wadt, L.D.O. (2004). Copaíba: Ecologia e Produção de Óleo-Resina. **Embrapa Acre**: Rio Branco, Brasil. <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/501674/1/doc91.pdf>

- Rigg, L.S.; Enright, N.J.; Perry, G.L.W.; Miller, B. P. (2002). The role of cloud combing and shading by isolated trees in the succession from maquis to rain forest in New Caledonia. **Biotropica**, 34 (2): 199–210. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00531.x>
- ROSA, J. N. (2013) **Mecanismos promotores e inibidores do estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas em vegetação de cerrado**. 93 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. <https://repositorio.ufu.br/handle/123456789/13275>
- Salazar, A.; Goldstein, G.; Franco, A.C.; Miralles-Wilhelm, F. (2012a). Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. **Journal of Ecology**, 100 (6): 1411–1421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02028.x>
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2012b). Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. **Plant Ecology**, 213 (2): 273–287. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9973-4>
- Smit, C.; Vandenbergh, C.; Den Ouden, J.; Müller-Schärer, H. (2007). Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: Changes in facilitation along a biotic environmental gradient. **Oecologia**, 152 (2): 265–273. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0650-6>
- Snell, R.S.; Beckman, N.G.; Fricke, E.; Loiselle, B.A.; Carvalho, C.S.; Jones, L.R., Lichti, N.I., Lustenhouwer, N., Schreiber, S. J., Strickland, C., Sullivan, L.L., Cavazos, B.R.; Giladi, I.; Hastings, A.; Holbrook, K.M.; Jongejans, E.; Kogan, O.; Montaña-Centellas, F.; Rudolph, J.; ... Schupp, E.W. (2019). Consequences of intraspecific variation in seed dispersal for plant demography, communities, evolution and global change. **AoB Plants**, 11 (4): 1–19. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz016>
- Stevens, N., Lehmann, C.E.R., Murphy, B.P.; Durigan, G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, 23 (1): 235–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>
- Souza, C.R. de; Lima, R.M.B. de; Azevedo, C.P. de; Rossi, L.M.B.. (2004). Taxi-branco (*Sclerolobium paniculatum* Vogel). **Embrapa Amazônia Ocidental**: Manaus, Brasil. <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/675654/1/Doc34.pdf>
- Vazquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 24: 69–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000441>
- Vissoto, M.; Vizontin-Bugoni, J.; Bonnet, O.J.F.; Gomes, G.C.; Dias, R.A. (2019). Avian frugivory rates at an abundant tree species are constant throughout the day and slightly

- influenced by weather conditions. **Journal of Ornithology**, 160 (3): 655–663. <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01663-w>
- Wang, Y.H.; Augspurger, C. (2006). Comparison of seedling recruitment under arborescent palms in two Neotropical forests. **Oecologia**, 147 (3): 533–545. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0279-x>
- Wilson, J.B. (2011). The twelve theories of co-existence in plant communities: The doubtful, the important and the unexplored. **Journal of Vegetation Science**, 22 (1): 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01226.x>
- Yarranton, G.A.; Morrison, R.G. (1974). Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. **Journal of Ecology**, 62 (2): 417–428. <https://doi.org/10.2307/2258988>
- Zobel, M.; Otsus, M.; Liira, J.; Moora, M.; Moõls, A. T.; Moõls, M. (2000). Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? **Ecology**, 81 (12): 3274–3282. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[3274:ISSSRL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[3274:ISSSRL]2.0.CO;2)
- Zwiener, V.P.; Cardoso, F.C.G.; Padiãl, A.A.; Marques, M.C.M. (2014). Disentangling the effects of facilitation on restoration of the Atlantic Forest. **Basic and Applied Ecology**, 15 (1): 34–41. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.11.005>

CAPÍTULO 2

A DIVERSIDADE DA COMUNIDADE ARBÓREA É PRODUTO DA NUCLEAÇÃO E DOS FILTROS ECOLÓGICOS?

INTRODUÇÃO

Os ecologistas têm feito grandes esforços para compreender como as comunidades biológicas se estruturam e quais fatores seriam determinantes neste processo. No geral, restrições ecológicas dificultam ou mesmo impedem a observação de certos padrões, mas sabe-se que a formação e manutenção da estrutura da comunidade e sua composição são guiadas por pressões do ambiente abiótico associadas as interações bióticas, as quais podem por sua vez facilitar ou dificultar que certas espécies se estabeleçam no local. Modelos que incorporem as interações diretas entre plantas são difíceis de construir porque essas interações são demasiadamente dependentes do contexto ambiental, levando padrões específicos interação, intensidade (mudanças na taxa de crescimento populacionais) e variáveis ambientais (Armas & Pugnaire, 2005; Bruno et al., n.d.; Callaway & Walker, 1997; Jeffers et al., 2015; Lortie et al., 2004; Maestre et al., 2009; Rigg et al., 2002). Desta forma, a associação entre o ambiente físico e as interações bióticas produz uma interseção importante sobre estruturação da comunidade.

Algumas ideias vêm sendo discutidas sobre como a comunidade de plantas é formada, baseado suposição que os fatores abióticos tanto como os bióticos indicam as capacidades de suporte e/ou taxas de crescimento das espécies, conseqüentemente, influenciam suas ocorrências e abundâncias. Assim, as condições abióticas estabelecem os filtros ambientais que direciona as espécies e sendo adaptadas às condições locais, definindo pool de espécies regional (Münkemüller et al., 2020) al., 2020). As interações bióticas selecionam as espécies que podem coexistir dentro do conjunto de espécies do pool local (Chesson, 2000). De certa forma, observamos que diversos filtros ecológicos podem conduzir a padrões distintos e imprevisíveis na diversidade e composição (Münkemüller et al., 2020).

A diversidade de plantas lenhosas no Cerrado é significativa, alguns estudos relatam que número de espécies lenhosas em todo o bioma é de aproximadamente 2.000 espécies, e em lugares específicos pode chegar até 70 ou mais espécies lenhosas por hectare (Haridasan & Haridasan, 2008; Hur et al., 2005). Além disso, a ausência do fogo pode aumentar a proporção de plantas lenhosa dentro do bioma. Apesar disso, tem sido observado que a reprodução de plantas lenhosas por sementes é considerada um evento raro, assim, assumindo que a propagação clonal seja o principal meio de reprodução (Salazar et al., 2012a, 2012b). Todos esses fatores são determinantes na distribuição das espécies lenhosas na comunidade, influenciando da diversidade regional.

É reconhecido que facilitação é um importante força que impulsiona a sucessão primária e secundária (Clements et al. 1926, Connell e Slatyer 1977). Essas interações foram demonstradas em vários ecossistemas, dando maior ênfase nos ecossistemas que possuem condições estresse severo. Assim, foram observados que o estabelecimento de plantas na maioria das vezes é restrito ao sombreamento sob a copa de outra espécie (Holmgren et al., 1997). O microambiente criado pela facilitação pode contribuir com a melhoria das condições do ambiente estabilizando e acrescentando nutrientes no solo, diminuindo a temperatura e

reduzindo a intensidade da luz (Callaway & Walker, 1997). Entretanto, competições negativas podem ocorrer uma vez que plantas facilitadoras têm efeitos negativos em outros fatores (Holmgren et al., 1997). Existem outros fatores que influenciam negativamente na emergência de mudas como acúmulo de serapilheira, redução da disponibilidade de luz e água no solo limitando crescimento de plântulas, produção substâncias alelopáticas (Callaway & Walker, 1997; Smit et al., 2007). Claramente, interações positivas e negativas provavelmente ocorrerão simultaneamente, determinando a estrutura da comunidade (Holmgren et al., 1997).

Este estudo, tem como objetivo identificar as espécies de plantas lenhosas que utilizam o microambiente de árvores consideradas emergentes e associar com a filtragem ambiental e biótica para compreender o padrão de montagem que essas árvores estabelecem na comunidade do cerrado denso. Combinamos esses mecanismos para abordar os seguintes questionamentos: A distribuição das espécies lenhosas dentro do raio de abrangência de plantas emergentes é similar com ambiente de fora da copa? O sombreamento da planta emergente é determinante na sobrevivência de espécies lenhosa em ambiente florestal (cerrado denso)?

METODOLOGIA

Censo de plantas

Para estimar a diversidade local da área de estudo foram delimitadas quatro parcelas de 1 x 5 m direcionadas para os quatro pontos cardiais no raio de cada árvore focal (tratamento). Da mesma forma, ocorreu para os ambientes do entorno da copa delimitando quatro parcelas de 1 x 5 m, estabelecendo um limite de distância da copa (controle) de 5-10 metros e evitando árvores emergentes próximas. Sendo assim, foram demarcadas 96 parcelas para realizar censo de espécies estabelecida sob e entorno da copa. Padronizamos o início da parcela a 1 metro de

distância do tronco e do limite do fim da copa. As espécies foram registradas contando os indivíduos arbóreos acima de 1,5 metro de altura.

Análise estatística

Avaliamos a densidade e frequência de planta conforme o meio de dispersão utilizado análise de variância de dois fatores (Two-way ANOVA), usando como variáveis preditoras número de indivíduos encontrado por parcela e os tratamentos (debaixo da copa da árvore e na área entorno da copa). Procedimento similar foi realizado para a análise de espécies e mecanismo de dispersão, aplicando como variáveis preditoras número de espécie, os tratamentos (debaixo da copa da árvore e na área entorno da copa) e o tipo de dispersão. Todos os testes e figuras foram realizados no programa estatístico Systat 12.

RESULTADOS

No censo realizado foram registradas 1.526 plantas lenhosas de 80 espécies e 40 famílias (Tabela 1). Densidade de plantas diferiu significativamente entre os tratamentos (abaixo e entorno da copa; $F_{2,23} = 7,055$ e $P = 0,016$; Figura 1). Além disso, a riqueza de espécies também diferiu significativamente ($F_{2,18} = 7,681$ e $P = 0,013$; Figura 2). Em ambos os resultados, a diferença na riqueza e abundância de plantas entre embaixo e entorno da planta emergente não depende da espécie ($P > 0,05$).

TABELA 1: Lista de espécies de plantas lenhosas sob a copas emergentes e no entorno.

FAMÍLIA ESPÉCIE	AMBIENTE	SÍNDROME DISPERSÃO
Anacardiaceae	savana/floresta	zoocórica
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	savana/floresta	zoocórica
Annonaceae		
<i>Annona tomentosa</i> R.E.Fr.	savana/floresta	zoocórica

FAMÍLIA ESPÉCIE	AMBIENTE	SÍNDROME DISPERSÃO
Anacardiaceae	savana/floresta	zoocórica
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schlttdl.	savana/floresta	zoocórica
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	savana/floresta	zoocórica
Apocynaceae		
<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart. & Zucc.	savana	outro
<i>Himatanthus obovatus</i> (Müll.Arg.) Woodson	savana/floresta	outro
Araliaceae		
<i>Didymopanax morototoni</i> (Aubl.) Decne. & Planch.	savana/floresta	zoocórica
Asteraceae		
<i>Gochnatia paniculata</i> (Less.) Cabrera	floresta	outro
Burseraceae		
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	savana/floresta	zoocórica
Calophyllaceae		
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	savana	outro
Caryocaraceae		
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess	savana	zoocórica
Chrysobalanaceae		
<i>Hirtella gracilipes</i> (Hook.f.) Prance	savana/floresta	zoocórica
Connaraceae		
<i>Rourea induta</i> Planch.	savana	zoocórica
Dilleniaceae		
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	savana/floresta	zoocórica
Ebenaceae		
<i>Diospyros burchellii</i> Hiern	savana/floresta	zoocórica
Erythroxylaceae		
<i>Erythroxylum campestre</i> A.St.-Hil.	savana	zoocórica
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	savana/floresta	zoocórica
Euphorbiaceae		
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	savana/floresta	zoocórica
Fabaceae		
<i>Bauhinia brevipes</i> Vogel	savana	outro
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	savana	outro
<i>Bowdichia virgiloides</i> Kunth.	savana/floresta	outro
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	savana/floresta	zoocórica
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	savana/floresta	zoocórica
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	savana/floresta	zoocórica
<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel	savana	outro
<i>Leptolobium elegans</i> Vogel	savana/floresta	outro
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	savana/floresta	outro
<i>Machaerium opacum</i> Vogel	savana	outro

FAMÍLIA ESPÉCIE	AMBIENTE	SÍNDROME DISPERSÃO
Fabaceae		
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	savana/floresta	outro
<i>Senna rugosa</i> (G.Don) H.S.Irwin & Barneby	savana	zoocórica
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	savana/floresta	zoocórica
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	savana/floresta	outro
<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	floresta	outro
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	savana/floresta	outro
Lauraceae		
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	savana/floresta	zoocórica
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	savana/floresta	zoocórica
Lythraceae		
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	savana/floresta	outro
Malpighiaceae		
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	savana/floresta	zoocórica
<i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss.	savana/floresta	zoocórica
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss	savana	zoocórica
<i>Heteropterys campestris</i> A.Juss.	savana	outro
Malvaceae		
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	savana	outro
Melastomataceae		
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	savana/floresta	zoocórica
<i>Miconia fallax</i> DC.	savana	zoocórica
Moraceae		
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	savana	zoocórica
Myristicaceae		
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	savana/floresta	zoocórica
Myrtaceae		
<i>Campomanesia pubescens</i> (Mart. ex DC.) O.Berg	savana/floresta	zoocórica
<i>Eugenia calycina</i> Cambess.	savana	zoocórica
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	savana/floresta	zoocórica
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	savana/floresta	zoocórica
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	savana/floresta	zoocórica
<i>Myrcia variabilis</i> Mart. ex DC	savana	zoocórica
<i>Psidium firmum</i> O.Berg	savana	zoocórica
Nyctaginaceae		
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	savana/floresta	zoocórica
Nyctaginaceae		
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	savana	zoocórica
<i>Neea theifera</i> Oerst.	savana	zoocórica

FAMÍLIA ESPÉCIE	AMBIENTE	SÍNDROME DISPERSÃO
Ochnaceae		
<i>Ouratea hexasperma</i> (A.St.-Hil.) Baill.	savana/floresta	zoocórica
Peraceae		
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	savana/floresta	zoocórica
Polygalaceae		
<i>Bredemeyera floribunda</i> Willd.	savana/floresta	zoocórica
<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	savana/floresta	zoocórica
Proteaceae		
<i>Roupala montana</i> Aubl.	savana/floresta	outro
Rubiaceae		
<i>Cordia myrciifolia</i> (K.Schum.) C.H.Perss. & Delprete	savana/floresta	zoocórica
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze	savana	zoocórica
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> Benth. & Hook.f. ex Müll.Arg.	savana/floresta	zoocórica
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	savana	zoocórica
<i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth.	savana/floresta	zoocórica
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	savana/floresta	zoocórica
Salicaceae		
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	savana/floresta	zoocórica
Sapindaceae		
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	savana/floresta	zoocórica
Sapotaceae		
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	savana	zoocórica
Siparunaceae		
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	savana/floresta	zoocórica
Solanaceae		
<i>Solanum paniculatum</i> L.	floresta	zoocórica
Styracaceae		
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	savana/floresta	zoocórica
Symplocaceae		
<i>Symplocos platyphylla</i> (Pohl) Benth.	savana/floresta	zoocórica
Urticaceae		
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	savana/floresta	zoocórica
Vochysiaceae		
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	savana	outro
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	savana	outro
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	savana	outro
<i>Vochysia elliptica</i> Mart.	savana	outro
Vochysiaceae		
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	savana/floresta	outro

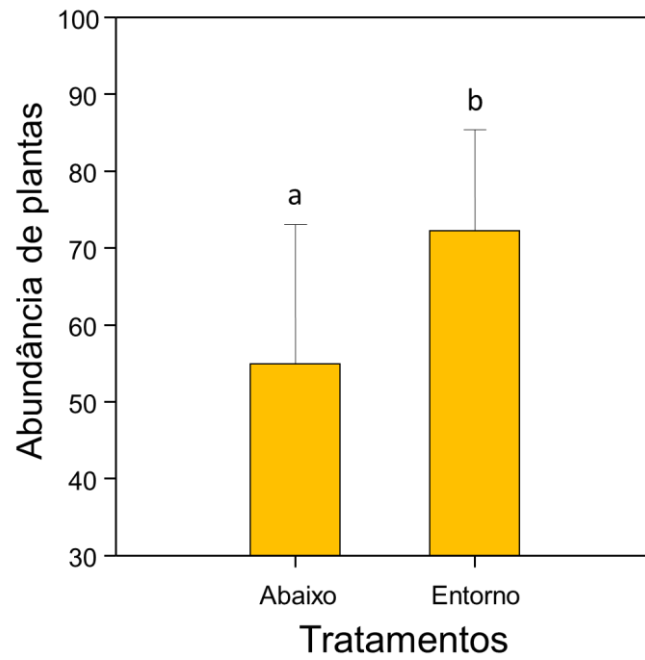


FIGURA 1: Densidade de planta em parcelas posicionados abaixo da copa e na área do entorno de 12 árvores emergentes de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga.

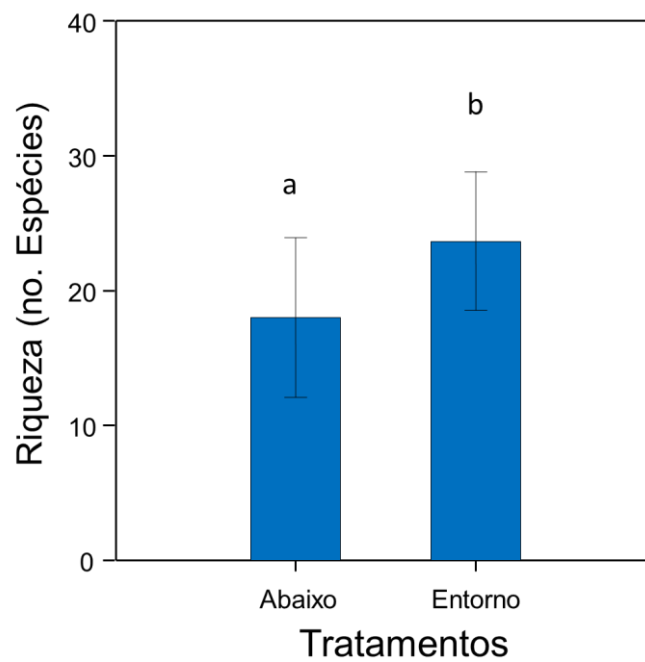


FIGURA 2: Riqueza de espécie entre os tratamentos abaixo da copa e na área do entorno de 12 árvores emergentes de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga.

Existe diferença na composição entre os tratamentos, tendo uma propensão de maior quantidade espécies zoocóricas e menor de espécies de outro tipo de dispersão sob as copas. Já no entorno das copas as espécies zoocóricas diminuem e outro tipo de dispersão aumentam (Figura 3). As cinco espécies mais frequentes sob as copas foram *Virola sebifera* (82 indivíduos), *Matayba guianensis* (70 indivíduos), *Coussarea hydrangeaefolia* (59 indivíduos), *Siparuna guianensis* (59 indivíduos) e *Hirtella gracilipes* (33 indivíduos). As cinco espécies mais frequentes no entorno das copas foram *Virola sebifera* (111 indivíduos), *Matayba guianensis* (91 indivíduos), *Miconia albicans* (85 indivíduos), *Cordia myrciifolia* (69 indivíduos) e *Siparuna guianensis* (40 indivíduos).

Em relação ao tipo de dispersão associado aos tratamentos, foi observado em ambos os tratamentos as cinco espécies mais frequentes são as zoocóricas (Figura 3), sendo que quatro espécies mais frequentes diferiram entre os tratamentos, ou seja, *Coussarea hydrangeaefolia* (59 indivíduos) e *Hirtella gracilipes* (33 indivíduos) foram mais frequentes sob as copas e *Cordia myrciifolia* (69 indivíduos) e *Miconia albicans* (85 indivíduos) foram mais frequentes no entorno das copas. Além disso, *Virola sebifera* e *Matayba guianensis* aumentaram o número de indivíduos quando estavam no entorno da copa, de 82 para 111 e de 70 para 91, respectivamente. *Siparuna guianensis* diminuiu o número de indivíduos quando estavam no entorno da copa, de 59 para 40.

Em outro tipo de dispersão (anemocórica e autocórica) as espécies mais frequentes sob a copas foram *Qualea grandiflora* (19 indivíduos), *Qualea multiflora* (12 indivíduos), *Roupala montana* (10 indivíduos), *Vochysia tucanorum* (5 indivíduos), *Machaerium opacum* e *Qualea parviflora* com números de indivíduos iguais (3 indivíduos). E as espécies mais frequentes no entorno das copas foram *Qualea grandiflora* (39 indivíduos), *Qualea multiflora* (25 indivíduos), *Roupala montana* (11 indivíduos), *Qualea parviflora* (9 indivíduos) e *Vochysia tucanorum* (9 indivíduos). Ademais, as cinco espécies aumentaram quantidade de indivíduos

no entorno da copa, mas obteve maior significância as espécies *Qualea grandiflora* (de 19 para 39 indivíduos), *Qualea multiflora* (de 12 para 25 indivíduos). Entretanto, outro tipo de dispersão é menor sob a copas e maior no entorno das copas (Figura 3).

Obteve diferença significativa entre os tratamentos quanto ao tipo de dispersão ($F_{1,40} = 7,794$ e $P = 0,008$), sendo que espécies zoocóricas são mais frequentes sob a copas e espécies com outro tipo de dispersão são mais frequentes no entorno das copas. Além disso, a dispersão não foi influenciada pelas espécies emergentes ($F_{2,40} = 0,096$ e $P = 0,908$).

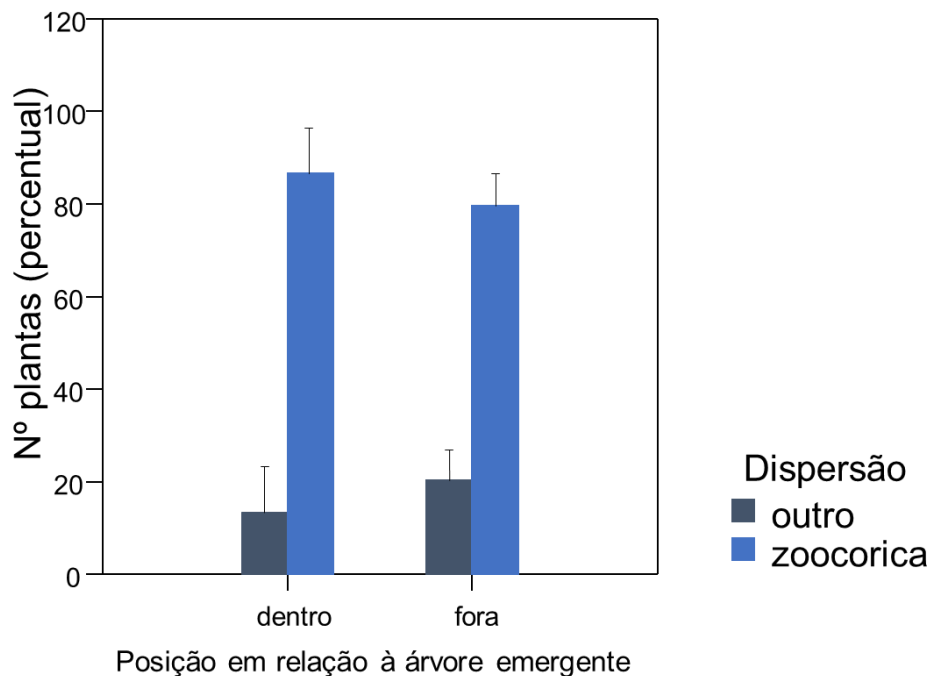


FIGURA 3: Frequência de plantas, relacionada com tipo de dispersão, em parcelas posicionados abaixo da copa e na área do entorno de 12 árvores emergentes de 3 espécies em uma área de cerrado denso na Reserva Ecológica do Panga.

DISCUSSÃO

A estrutura da comunidade está diretamente relacionada com as interações ecológicas e fatores abióticos do ambiente. Por isso, proponha-se que assembleia comunitária se organiza

por restrições com forças potencialmente variadas em diferentes escalas (Belyea & Lancaster, 1999; Götzenberger et al., 2012; Keddy, 1992; Lortie et al., 2004; Zobel et al., 2000). Diante disso, o estudo demonstrou que mesmo em microambiente das plantas emergente em áreas florestais, é possível observar modificações consideráveis na organização da comunidade e a somatória dessas modificações que permite ter variações ao longo de um gradiente vegetacional. Portanto, a dinâmica da vegetação é resultado de uma sucessão de filtros que restringem agrupamentos de espécies potencialmente coexistentes em escalas maiores (Barot & Gignoux, 2004; Chesson, 2000; Wilson, 2011).

É o que se observa quando analisamos a densidade vegetacional presente sob a copa das espécies emergentes (em zonas florestais) do estudo, indicando que abaixo da copa tem menor densidade, desassemelhando do entorno da copa (maior densidade). Presumidamente, ambiente abaixo da copa pode funcionar como filtro ambiental, direcionado a sobrevivência das espécies nesses locais. Determinados estudos discutem algo semelhante quando mostraram que o efeito do sombreamento de plantas lenhosas é decisivo para padrão de vegetação e dos processos ecossistêmicos, modificando espacialmente, possivelmente, mais do que qualquer recurso utilizado pelas plantas. Assim, as características do sub-bosque, particularmente o padrão espacial, a altura e a cobertura das plantas lenhosas modificam a comunidade vegetal, desta forma, variam, simultaneamente, ao longo dos gradientes de vegetação e produzem padrões complexos de luz porque escala espacial e a altura das árvores podem mudar com o aumento da cobertura de plantas lenhosas (Breshears et al., 1997; Martens et al., 1997). Consequentemente, aspectos abióticos e bióticos interferem interativamente no estabelecimento de mudas e determinam o nicho do ambiente que governam a montagem da comunidade (Cadotte & Tucker, 2017; Fang et al., 2019).

Além disso, as espécies que se estabelecem anteriormente na comunidade podem modificar as condições do nicho local, influenciando o sucesso do estabelecimento das espécies

subsequentes (Fukami, 2015; Lortie et al., 2004). Desta forma, podemos inferir que ambientes sob a copa de plantas emergentes, independentemente de estar zonas florestais ou isoladas, influenciam desenvolvimento e no adensamento de novos indivíduos vegetais. Wang e Augspurger (2006) encontraram evidências que a densidade de plântulas lenhosas, em ambientes com e sem interferência da copa de palmeiras, corresponderam as mudanças na percentagem de abertura da copa, modificando riqueza estimada de espécies, ou seja, as plântulas lenhosas foram positivamente correlacionadas com a percentagem de abertura da copa.

Ademais, quando analisamos as espécies presente sob a copa das emergentes e seu entorno conforme o tipo de dispersão, observa-se que maior número de plantas zoocóricas estabelecidas abaixo da copa do que entorno, mas mesmo com essa diferença, o entorno também apresenta a maioria de plantas zoocóricas estabelecidas do que outro tipo de dispersão. Apesar dos resultados do capítulo 1 demonstraram que chuva de sementes zoocóricas, no geral, é menor sob a copa, quando analisamos as plantas estabelecidas, existe evidência que filtragem ambiental está atuando, permitindo que as espécies zoocóricas tenham maior sucesso de sobrevivência das outras espécies. Isso de certa maneira induz que as árvores poderiam ser núcleos de estabelecimento de espécies zoocóricas em ambientes florestais, assim como ocorre em plantas isoladas nos ambientes não florestais. A literatura científica demonstrou que as árvores têm forte relação com animais dispersores, sendo observado que muitas espécies de aves podem usar as plantas, principalmente árvores isoladas, não somente com fonte de alimento, mas também como poleiro para descanso ou como local de abrigo e nidificação (Debussche, 1994). Por conseguinte, podem defecar sementes de outras espécies que se alimentam, tornando as áreas abaixo dos seus poleiros como núcleos de estabelecimento de espécies vegetais (McDonnell & Stiles, 1983). Além disso, quando examinamos esse efeito em

ambientes florestais o padrão modifica, dando maior importância no sucesso de sobrevivência das espécies zoocóricas do que na chuva de sementes em si.

Outros estudos relatam que em floretas úmidas, a maior parte de espécies lenhosa têm frutos carnudos na qual são dispersas no intestino por vertebrados (Almeida-neto et al., 2008; Jordano & Schupp, 2000). O mesmo padrão foi encontrado por Almeida-Neto et al. (2008) em floresta de Mata Atlântica, observando que vertebrados como dispersores de sementes aumentam em comunidades florestais localizadas em áreas com maior pluviosidade. Isso justificaria, parcialmente, a quantidade de plantas zoocóricas sob a copa em comparação com as do entorno. Presumidamente, quando investigamos o efeito das emergentes em ambientes florestais, percebemos que apesar de chegar poucas sementes zoocóricas essas espécies são mais eficientes em desenvolver e sobreviver nesses locais (Figura 4). Isso, provavelmente, está relacionada ao tamanho das sementes, conforme alguns estudos relataram que espécies com sementes maiores em ambientes sombreado irão germinar e estabelecer melhor (Farris-Lopez et al., 2004) e à seleção de nicho local que microambiente irá proporcionar (Fukami, 2015; Lortie et al., 2004). Aliás, o nicho justificaria as diferenças na composição, mesmo quando analisamos somente as plantas zoocóricas. Assim dizendo, houve modificação nas ocorrências e frequências das espécies zoocóricas entre os tratamentos que a estrutura comunitária é afetada pelos microambientes de plantas emergentes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abreu, R.C.R.; Durigan, G.; Melo, A.C.G.; Pilon, N.A.L.; Hoffmann, W.A. (2021). Facilitation by isolated trees triggers woody encroachment and a biome shift at the savanna–forest transition. **Journal of Applied Ecology**, 58 (11): 2650–2660. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13994>

- Ali, A.; Lin, S.L.; He, J.K.; Kong, F.M.; Yu, J.H.; Jiang, H.S. (2019). Big-sized trees overrule remaining trees' attributes and species richness as determinants of aboveground biomass in tropical forests. **Global Change Biology**, 25 (8): 2810–2824. <https://doi.org/10.1111/gcb.14707>
- Almeida-neto, M.; Campassi, F.; Galetti, M.; Jordano, P.; Oliveira-filho, A. (2008). Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic Forest: Broad-scale patterns and macroecological correlates. **Global Ecology and Biogeography**, 17 (4): 503–513. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00386.x>
- Armas, C.; Pugnaire, F.I. (2005). Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. **Journal of Ecology**, 93 (5): 978–989. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01033.x>
- Barot, S.; Gignoux, J. (2004). Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled. **Oikos**, 106 (1): 185–192. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13038.x>
- Belsky, A. J. (1994). Influences of Trees on Savanna Productivity: Tests of Shade, Nutrients, and Tree-Grass Competition. **Ecology**, 75 (4): 922-932. <https://doi.org/10.2307/1939416>
- Belyea, L.R.; Lancaster, J. (1999). Assembly Rules within a Contingent Ecology. **Oikos**, 86 (3): 402-416. <https://doi.org/10.2307/3546646>
- Blendinger, P.G.; Loiselle, B.A.; Blake, J. G. (2008). Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon. **Oecologia**, 158 (2): 273–283. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1146-3>
- Breshears, D.D.; Rich, P.M.; Barnes, F.J.; Campbell, K. (1997). Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. **Ecological Applications**, 7 (4): 1201–1215. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[1201:OIHISR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[1201:OIHISR]2.0.CO;2)
- Brooker, R.W. (2006). Plant-plant interactions and environmental change: Tansley review. **New Phytologist**, 171 (2): 271–284). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01752.x>
- Brooker, R.W.; Kikvidze, Z. (2008). Importance: An overlooked concept in plant interaction research. **Journal of Ecology**, 96 (4): 703–708. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01373.x>

- Bruno, J.F.; Stachowicz, J.J.; Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**, 18 (3): 119–125. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
- Cadotte, M.W.; Tucker, C.M. (2017). Should environmental filtering be abandoned? **Trends in Ecology and Evolution**, 32 (6): 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Callaway, R.M.; Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. **Ecology**, 78 (7): 1958–1965. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2)
- Carlo, T.A.; Morales, J. M. (2008). Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation. **Journal of Ecology**, 96 (4): 609–618. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01379.x>
- Carreira, R.C.; Beatriz, L.; Zaidan, P. (2007). Germinação de sementes de espécies de Melastomataceae de Cerrado sob condições controladas de luz e temperatura. **Hoehnea**, 34 (3): 261–269. <https://doi.org/10.1590/S2236-89062007000300001>
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31: 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Clements, F.E.; Weaver, J.; Hansson, H. (1926). Plant competition: an analysis of the development of vegetation. **Carnegie Institute**, Washington, D.C., USA. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.45.1162.339>
- Connell J.H.; Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **American Naturalist**, 111: 1119–1144. <https://doi.org/10.1086/283241>
- Debussche, M. (1994). Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy mediterranean vegetation. **Oikos**, 69 (3): 414–426. <https://doi.org/10.2307/3545854>
- Dennis, A.J.; Westcott, D.A. (2006). Reducing complexity when studying seed dispersal at community scales: A functional classification of vertebrate seed dispersers in tropical forests. **Oecologia**, 149(4), 620–634. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0475-3>
- Facelli, J. M. (1994). Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. **Ecology**, 75 (6): 1727–1735. <https://doi.org/10.2307/1939632>

- Facelli, J. M.; Pickett, S. T. A. (1991). Indirect effects of litter on woody seedlings subject to herb competition. **Oikos**, 62 (2): 129–138. <https://doi.org/10.2307/3545257>
- Fang, S.; Cadotte, M. W.; Yuan, Z.; Lin, F.; Ye, J.; Hao, Z.; Wang, X. (2019). Intraspecific trait variation improves the detection of deterministic community assembly processes in early successional forests, but not in late successional forests. **Journal of Plant Ecology**, 12 (4): 593–602. <https://doi.org/10.1093/jpe/rty053>
- Farris-Lopez, K.; Denslow, J. S.; Moser, B.; Passmore, H. (2004). Influence of a common palm, *Oenocarpus mapora*, on seedling establishment in a tropical moist forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, 20 (4): 429–438. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001531>
- Fukami, T. (2015). Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 46, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>
- Gonçalves, R.V.S.; Cardoso, J.C.F.; Oliveira, P.E.; Oliveira, D.C. (2021). Changes in the Cerrado vegetation structure: insights from more than three decades of ecological succession. **Web Ecology**, 21 (1): 55–64. <https://doi.org/10.5194/we-21-55-2021>
- Götzenberger, L.; de Bello, F.; Bråthen, K.A.; Davison, J.; Dubuis, A.; Guisan, A.; Lepš, J.; Lindborg, R.; Moora, M.; Pärtel, M.; Pellissier, L.; Pottier, J.; Vittoz, P.; Zobel, K.; Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, 87 (1): 111–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Haridasan, M.; Haridasan, M. (2008). Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal Plant Physiology**, 20 (3): 183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>
- Hastwell, G.T.; Facelli, J.M. (2000). Effects of leaf litter on woody seedlings in xeric successional communities. **Plant Ecology**, 148: 225–231. <https://doi.org/10.1023/A:1009834425538>
- Hay, J.D.; Bizerril, M.X.; Calouro, A.M.; Costa, E.M.N.; Ferreira, A.A.; Gastal, M.L.A.; Goes Junior, C.D.; Manzan, D.J.; Martins, C.R.; Mon-Teiro, J.M.G.; Oliveira, S.A.; Rodrigues, M.C.M.; Seyffarth, J.A.S.; Walter, B.M.T. (2000). Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em

- Brasília, DF. **Revista brasileira de botânica**, 23: 341–347.
<https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000300008>
- Herrera, C.M.; Jordano, P.; Lopez-Soria, L.; Amat, J.A.; Lopez-Soria, L. (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. **Ecological Monographs**, 64 (3): 315–344.
<https://doi.org/10.2307/2937165>
- Hoffmann, W.A. (1996). The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, 84 (3): 383–393. <https://doi.org/10.2307/2261200>
- Holbrook, K.M.; Loiselle, B.A. (2009). Dispersal in a neotropical tree, *Virola flexuosa* (myristicaceae): does hunting of large vertebrates limit seed removal? **Ecology**, 90 (6): 1449–1455. <https://doi.org/10.1890/08-1332.1>
- Holmgren, M.; Scheffer, M.; Huston, M.A. (1997). The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. **Ecology**, 78 (7): 1966–1975.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1966:TIOFAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1966:TIOFAC]2.0.CO;2)
- Hur, B.; Junior, M.; Haridasan, M. (2005). Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 19 (4): 913–926.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400026>
- Jeffers, E.S.; Bonsall, M.B.; Froyd, C.A.; Brooks, S.J.; Willis, K.J. (2015). The relative importance of biotic and abiotic processes for structuring plant communities through time. **Journal of Ecology**, 103 (2): 459–472. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12365>
- Jordano, P.; Schupp, E.W. (2000). Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. **Ecological Monographs**, 70 (4): 591–615.
[https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0591:SDETQC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0591:SDETQC]2.0.CO;2)
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, 3 (2): 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Levey, D.J.; Bolker, B.M.; Tewksbury, J.J.; Sargent, S.; Haddad, N.M. (2005). Ecology: Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. **Science**, 309: 146–148.
<https://doi.org/10.1126/science.1111479>
- Lindenmayer, D.B.; Laurance, W.F. (2017). The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. **Biological Reviews**, 92 (3): 1434–1458.
<https://doi.org/10.1111/brv.12290>

- Lortie, C.J.; Brooker, R.W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Michalet, R.; Pugnaire, F.I.; Callaway, R.M. (2004). Rethinking plant community theory. **Oikos**, 107 (2): 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Maestre, F.T.; Callaway, R.M.; Valladares, F.; Lortie, C.J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, 97 (2): 199–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
- Martens, S. N., Breshears, D. D., Meyer, C. W., & Barnes, F. J. (1997). Scales of aboveground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. **Journal of Vegetation Science**, 8(5): 655–664. <https://doi.org/10.2307/3237370>
- Mcdonnell, M.J.; Stiles, E.W. (1983). The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. **Oecologia**, 56: 109–116. <https://doi.org/10.1007/BF00378225>
- Molofsky, J.; Augspurger, C.K. (1992). The Effect of Leaf Litter on Early Seedling Establishment in a Tropical Forest. **Ecology**, 73 (1): 68–77. <https://doi.org/10.2307/1938721>
- Münkemüller, T.; Gallien, L.; Pollock, L.J.; Barros, C.; Carboni, M.; Chalmandrier, L.; Mazel, F.; Mokany, K.; Roquet, C.; Smyčka, J.; Talluto, M.V.; Thuiller, W. (2020). Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, 29 (7): 1212–1229. <https://doi.org/10.1111/geb.13098>
- Oliveira-Neto, N.E.; Raymundo, D.; Altomare, M.; Martini, V.; Oliveira, D.C.; Prado-Júnior, J. (2022). Large trees driving neighbourhood assembly through simultaneous facilitative and competitive effects in a woodland savanna. **Journal of Tropical Forest Science**, 34 (3): 267–273. <https://doi.org/10.26525/jtfs2022.34.3.267>
- Pizo, M.A.; Galetti, M.; Pizo, M.A.; Galetti, M. (n.d.). Métodos e Perspectivas da Frugivoria e Dispersão de Sementes por Aves. In: Matter S.V., Straube F.C., Accordi I.A., Piacentini V.Q., Cândido-Júnior J.F. (eds.) **Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento**. Livros Técnicos, Rio de Janeiro, pp 493–504. https://ib.rc.unesp.br/Home/Departamentos47/ecologia/labic/cap.23_pizo_galetti.pdf
- Pugnaire, F.I.; Haase, P.; Puigdefábregas, J.; Cueto, M.; Clark, S.C. (1996). Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. **Oikos**, 76 (3): 455–464. <https://doi.org/10.2307/3546339>

- Rigg, L.S.; Enright, N.J.; Perry, G.L.W.; Miller, B. P. (2002). The role of cloud combing and shading by isolated trees in the succession from maquis to rain forest in New Caledonia. **Biotropica**, 34 (2): 199–210. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00531.x>
- Salazar, A.; Goldstein, G.; Franco, A.C.; Miralles-Wilhelm, F. (2012a). Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. **Journal of Ecology**, 100 (6): 1411–1421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02028.x>
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2012b). Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. **Plant Ecology**, 213 (2): 273–287. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9973-4>
- Smit, C.; Vandenberghe, C.; Den Ouden, J.; Müller-Schärer, H. (2007). Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: Changes in facilitation along a biotic environmental gradient. **Oecologia**, 152 (2): 265–273. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0650-6>
- Snell, R.S.; Beckman, N.G.; Fricke, E.; Loiselle, B.A.; Carvalho, C.S.; Jones, L.R., Lichti, N.I., Lustenhouwer, N., Schreiber, S. J., Strickland, C., Sullivan, L.L., Cavazos, B.R.; Giladi, I.; Hastings, A.; Holbrook, K.M.; Jongejans, E.; Kogan, O.; Montaña-Centellas, F.; Rudolph, J.; ... Schupp, E.W. (2019). Consequences of intraspecific variation in seed dispersal for plant demography, communities, evolution and global change. **AoB Plants**, 11 (4): 1–19. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz016>
- Stevens, N., Lehmann, C.E.R., Murphy, B.P.; Durigan, G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global Change Biology**, 23 (1): 235–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>
- Vazquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 24: 69–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000441>
- Vissoto, M.; Vizenin-Bugoni, J.; Bonnet, O.J.F.; Gomes, G.C.; Dias, R.A. (2019). Avian frugivory rates at an abundant tree species are constant throughout the day and slightly influenced by weather conditions. **Journal of Ornithology**, 160 (3): 655–663. <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01663-w>
- Wang, Y.H.; Augspurger, C. (2006). Comparison of seedling recruitment under arborescent palms in two Neotropical forests. **Oecologia**, 147 (3): 533–545. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0279-x>

- Wilson, J.B. (2011). The twelve theories of co-existence in plant communities: The doubtful, the important and the unexplored. **Journal of Vegetation Science**, 22 (1): 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01226.x>
- Yarranton, G.A.; Morrison, R.G. (1974). Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. **Journal of Ecology**, 62 (2): 417–428. <https://doi.org/10.2307/2258988>
- Zobel, M.; Otsus, M.; Liira, J.; Moora, M.; Moõls, A. T.; Moõls, M. (2000). Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? **Ecology**, 81 (12): 3274–3282. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[3274:ISSRL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[3274:ISSRL]2.0.CO;2)
- Zwiener, V.P.; Cardoso, F.C.G.; Padial, A.A.; Marques, M.C.M. (2014). Disentangling the effects of facilitation on restoration of the Atlantic Forest. **Basic and Applied Ecology**, 15 (1): 34–41. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.11.005>

CONCLUSÃO GERAL

A distribuição comunitária está diretamente correlacionada com as interações ecológicas e fatores abióticos do ambiente, por isso, organiza-se por restrições com forças potencialmente variadas em diferentes escalas. Sendo assim, gama fatores podem influenciar nos processos de dispersão de sementes, germinação e emergência de mudas, conseqüentemente, podem afetar o perfil da assembleia de plantas na comunidade. Baseado nisso, os resultados deste estudo demonstram o desempenho das plantas emergentes em cerrado denso, dando evidências que a nucleação de sementes zoocóricas não é predominante, diferente em árvores isoladas, e apesar disso a emergência de plântulas zoocóricas é maior do que no estrato vegetativo circundante. Entretanto, mesmo com maior emergência a densidade vegetacional de indivíduos adultos é menor em comparação com circunvizinhança. Em síntese, podemos constatar que os microambientes de emergentes produzem padrões complexos que irão restringir ou ampliar, em momentos distintos e contínuo, estabelecimento de plantas, resultando no perfil florísticos sob as copas emergentes. Por conseguinte, essa pesquisa apresenta importantes resultados que tem potencial para contribuir com a compreensão da dinâmica comunitária, o manejo e a conservação do cerrado.