



**DANIELLA VINHA**

**DINÂMICA DA REGENERAÇÃO NATURAL VIA SEMENTES EM UMA  
FLORESTA MONTANA NO PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**

**DYNAMICS OF SEED NATURAL REGENERATION IN A TROPICAL  
MONTANE FOREST IN THE SERRA DO MAR STATE PARK**

**CAMPINAS  
2015**





**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**DANIELLA VINHA**

**DINÂMICA DA REGENERAÇÃO NATURAL VIA SEMENTES EM UMA FLORESTA**  
**MONTANA NO PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**

**DYNAMICS OF SEED NATURAL REGENERATION IN A TROPICAL MONTANE**  
**FOREST IN THE SERRA DO MAR STATE PARK**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos exigidos para obtenção do Título de Doutor em Biologia Vegetal.

Doctorate thesis presented to the Biology Institute of the University of Campinas to obtain the Ph.D. grade in Plant Biology.

**Orientador: Dr. Carlos Alfredo Joly**

**Coorientador: Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos**

ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE À VERSÃO FINAL  
DA TESE DEFENDIDA PELA ALUNA DANIELLA VINHA  
E ORIENTADA PELO PROF. DR. CARLOS ALFREDO JOLY

  
\_\_\_\_\_  
ASSINATURA DO ORIENTADOR

CAMPINAS, 2015

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas  
Biblioteca do Instituto de Biologia  
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

V759d Vinha, Daniella, 1978-  
Dinâmica da regeneração natural via sementes em uma floresta montana no  
Parque Estadual da Serra do Mar / Daniella Vinha. – Campinas, SP : [s.n.], 2015.

Orientador: Carlos Alfredo Joly.

Coorientador: Flavio Antonio Maës dos Santos.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Chuva de sementes. 2. Bancos de sementes. 3. Sementes - Dispersão. 4. Regeneração natural. 5. Floresta ombrófila densa montana. 6. Ecologia vegetal - Parque Estadual da Serra do Mar (SP). I. Joly, Carlos Alfredo, 1955-. II. Santos, Flavio Antonio Maës dos, 1958-. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em outro idioma:** Dynamics of seed natural regeneration in a tropical montane forest in the Serra do Mar State Park

**Palavras-chave em inglês:**

Seed rain

Soil seed banks

Seeds - Dispersal

Natural regeneration

Montane dense ombrophilous forest

Plant ecology - Parque Estadual da Serra do Mar (Brazil)

**Área de concentração:** Biologia Vegetal

**Titulação:** Doutora em Biologia Vegetal

**Banca examinadora:**

Carlos Alfredo Joly [Orientador]

Marcelo Tabarelli

Sergius Gandolfi

Queila de Souza Garcia

Maurício Bonesso Sampaio

**Data de defesa:** 12-02-2015

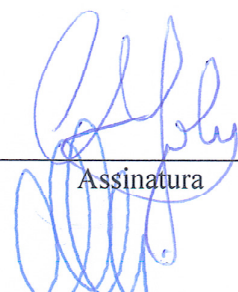
**Programa de Pós-Graduação:** Biologia Vegetal



Campinas, 12 de fevereiro de 2015

**BANCA EXAMINADORA**

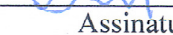
Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly (orientador)



---

Assinatura

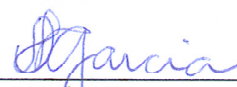
Prof. Dr. Marcelo Tabarelli



---

Assinatura


Profa. Dra. Queila de Souza Garcia



---

Assinatura

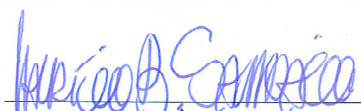
Prof. Dr. Sergius Gandolfi



---

Assinatura

Dr. Maurício Bonesso Sampaio



---

Assinatura

Dra. Maria Tereza Grombone Guaratini

---

Assinatura

Dr. Leonardo Dias Meireles

---

Assinatura

Dr. André Luis Casarin Rochelle

---

Assinatura



## RESUMO

Estudos prévios demonstraram baixa sazonalidade na frutificação em florestas tropicais não-sazonais, o que poderia influenciar o padrão temporal e espacial da chuva de sementes e do banco de sementes. Entretanto, esses processos não são conhecidos. O objetivo desse estudo foi determinar como ocorre a regeneração natural via sementes em uma floresta tropical Montana no Parque Estadual da Serra do Mar. Foram testadas as hipóteses: (1) a sazonalidade na chuva de sementes é fraca ou ausente e esse padrão não se diferencia dentro dos modos de dispersão; (2) o banco de sementes é floristicamente relacionado com a chuva de sementes e espacialmente acoplado; (3) o banco de sementes apresenta baixa sazonalidade e esse padrão não difere dentro dos modos de dispersão. Em 2 hectares de floresta, nós registramos o total de 29959-62904 diásporos na chuva de sementes (104-106 spp.), 1029-2999 diásporos no banco de sementes da serapilheira (36-38 spp.) e 6288-7824 plântulas no banco de sementes do solo (74-82 spp.) ao longo de dois anos. Asteraceae, Urticaceae e Melastomataceae foram abundantes na chuva de sementes (63-81%), no banco de sementes da serapilheira (70-73%) e no banco de sementes do solo (77-84%). A maior riqueza de espécies foi de arbóreas na chuva de sementes (59-61%) e banco de sementes da serapilheira (72-68%), e de herbáceas no banco de sementes do solo (*ca.* 55%). Houve maior proporção de sementes arbóreas em todas as vias de regeneração, assim como maior riqueza de espécies zoocóricas (mais de 50%). Entretanto, a anemocoria contribuiu com a maior proporção do total de sementes no banco de sementes do solo (*ca.* 75%) e da chuva de sementes de uma das áreas (64%). Houve sazonalidade na chuva de sementes com um único pico na abundância (Out-Nov). Esse padrão foi reforçado pela sazonalidade na abundância e riqueza de espécies da chuva de sementes anemocórica e zoocórica, ambas ocorrendo no período de maior precipitação. A chuva de sementes influenciou a composição de espécies das sementes contidas na serapilheira e no solo. Entretanto, o acoplamento espacial entre as vias de regeneração ocorreu somente em uma das áreas. O banco de sementes não apresentou variações na composição florística e houve fraca variação temporal na densidade e riqueza de espécies, repercutindo igualmente dentro dos modos de dispersão. Esse estudo demonstrou que a chuva de sementes pode ser sazonal em condições de baixa sazonalidade ambiental, independente do modo de dispersão das sementes. A relação entre composição da chuva de sementes e das sementes contidas na serapilheira e no solo revela que essas vias são interligadas e dependentes entre si, resultando em padrões espaciais agrupados. Como resultado, a baixa variação temporal do banco de sementes não pode ser atribuída à baixa sazonalidade na chuva de sementes. O fato de não haver acúmulo de sementes no solo após o período de dispersão sugere o baixo tempo de permanência das sementes. Por outro lado, a falta de acoplamento espacial em uma das áreas sugere processos de pós-dispersão atuando na reestruturação espacial do banco de sementes.



## ABSTRACT

Previous studies have demonstrated low seasonality in the fruiting phenology in aseasonal tropical forests, which could influence the spatial and temporal pattern of seed rain and seed bank. However, these processes are poorly known. The aim of this study was to determine seed natural regeneration in an Atlantic tropical Montane forest located in southeast of Brazil, Serra do Mar State Park. The hypotheses were tested: (1) seasonality of seed rain is weak or absent and this pattern is no different within the dispersal modes; (2) the floristic composition of seed bank is closely related with seed rain and there is a spatial association between them; (3) the seed bank has a low seasonality and this pattern is the same within the dispersal modes. In two hectares of forest we recorded total of 29959-62904 seeds in the seed rain (104-106 spp.), 1029-2999 seeds in the litter seed bank (36-38 spp.) and 6288-7824 seedlings in the soil seed bank (78-82 spp.) over two years. Asteraceae, Urticaceae and Melastomataceae were abundant in the seed rain (63-81%), litter seed bank (70-73%) and soil seed bank (77-84%). Trees accounted to higher species richness in the seed rain (59-61%) and litter seed bank (72-68%). Herbaceous were most important to the species richness of soil seed bank (*ca.* 55%). There were more of tree seeds in all regeneration modes, as well as greater zoochorous species richness (more than 50%). However, anemochory had the largest proportion of total seeds in the soil seed bank (*ca.* 75%) as well as one of the areas where the seed rain was sampled (64%). There was seasonality of seed rain with a single peak in abundance (Oct-Nov). This pattern was reinforced by seasonality in the anemochorous and zoochorous abundance and species richness of seed rain, both occurring in the period of greatest rainfall. Seed rain influenced the species composition of the seeds in the litter and soil. However, the spatial coupling between the regeneration modes occurred in only one area. The soil seed bank showed no changes in the floristic composition and there was a weak temporal variation in density and species richness reflecting also within in the dispersal syndromes. This study demonstrated that seasonality in seed rain can occur even in tropical forests where environmental seasonality is low, regardless of the manner in which the seeds are dispersed. The relationship between seed rain and seed bank composition (litter and soil) reveals that these pathways are interconnected and dependent on each other, resulting in clustered spatial patterns. As a result, the low temporal variation of soil seed bank can not be attributed to the low seasonality of seed rain. Since there is no seed accumulation in the soil after a period of seed dispersal, short residence time of the seed in the soil is suggested. On the other hand, the lack of spatial association between seed rain and seed bank in one of the areas suggests post-dispersal processes acting in the spatial restructuring of the seed bank.



## SUMÁRIO

---

|  |     |
|--|-----|
| RESUMO .....                             | vii |
| ABSTRACT .....                           | ix  |
| INTRODUÇÃO GERAL .....                   | 1   |
| OBJETIVO GERAL & ESTRUTURA DA TESE ..... | 5   |
| REFERÊNCIAS .....                        | 6   |

### **CAPÍTULO 1 - Seasonal Variation of Seed Rain of an Aseasonal Atlantic Montane Tropical Forest of Brazil**

|  |    |
|--|----|
| Abstract .....   | 13 |
| 1. Introduction .....  | 15 |
| 2. Material and Methods .....                                  | 17 |
| 2.1. Study Site .....  | 17 |
| 2.2. Environmental Data Collection .....                       | 18 |
| 2.3. Seed Rain Data Collection .....                           | 18 |
| 2.4. Data Analysis .....                                       | 19 |
| 3. Results .....   | 21 |
| 3.1. General Characterization of Seed Rain .....               | 21 |
| 3.2. Seasonality in Climatic Variables and Seed Rain .....     | 23 |
| 3.3. Influence of Climate on Seed Rain .....                   | 28 |
| 4. Discussion .....  | 29 |
| 4.1. Seasonality in Climatic Variables and Seed Rain .....     | 29 |
| 4.2. Seasonality of Dispersal Syndromes of the Seed Rain ..... | 30 |
| 4.3. Influence of Climate on Seed Rain .....                   | 33 |
| 5. Conclusions .....   | 35 |
| 6. References .....  | 36 |
| Supplementary Material .....                                   | 43 |

### **CAPÍTULO 2 - Influência da Chuva de Sementes na Composição de Espécies e na Estrutura Espacial do Banco de Sementes em uma Floresta Tropical Montana**

|                     |    |
|---------------------|----|
| Resumo .....        | 51 |
| 1. Introdução ..... | 53 |

|   |    |
|---|----|
| 2. Métodos .....  | 56 |
| 2.1. Área de Estudo .....   | 56 |
| 2.2. Coleta de Dados .....  | 57 |
| 2.3. Análise de Dados .....   | 60 |
| 2.3.1. Análise da Composição Florística .....                                     | 60 |
| 2.3.2. Análises Espaciais .....   | 62 |
| 3. Resultados .....   | 64 |
| 3.1. Composição Florística entre as Etapas de Regeneração .....                   | 64 |
| 3.2. Estrutura Espacial e Associações Espaciais entre Etapas de Regeneração ..... | 68 |
| 4. Discussão .....  | 72 |
| 4.1. Padrão Espacial nas Etapas de Regeneração .....                              | 72 |
| 4.2. Associação Espacial .....  | 74 |
| 5. Conclusão .....  | 76 |
| 6. Referências .....  | 77 |
| Material Suplementar .....  | 84 |

### **CAPÍTULO 3 – Dinâmica do Banco de Sementes do Solo em uma Floresta Tropical Montana**

|  |     |
|--|-----|
| Resumo .....   | 93  |
| 1. Introdução .....  | 95  |
| 2. Métodos .....   | 97  |
| 2.1. Área de Estudo .....                                      | 97  |
| 2.2. Amostragem do Banco de Sementes .....                     | 98  |
| 2.2. Análise de Dados .....                                    | 100 |
| 3. Resultados .....  | 102 |
| 3.1. Densidade de Sementes no Solo e Riqueza de Espécies ..... | 102 |
| 3.2. Composição Florística do Banco de Sementes do Solo .....  | 106 |
| 4. Discussão .....   | 108 |
| 5. Literatura Citada .....                                     | 114 |
| Material Suplementar .....                                     | 121 |
| Plântulas do Banco de Sementes .....                           | 129 |
| CONCLUSÕES GERAIS .....  | 145 |



*Mexe  
Com a mão na terra  
Sobe essa serra  
Corta esse chão*

*Planta  
Que a planta aponte  
Por esses montes  
Lã de algodão*

*Chega  
Tanta incerteza  
A alma presa  
Quer se soltar*

*Luta  
Luta sozinho  
Qual o caminho de libertar?*

Vital Farias

*À minha avó **Isa Maria de Carvalho Rocha** (in memoriam),  
meu grande exemplo de amor, paciência e entrega.  
Dedico.*



## AGRADECIMENTOS

Esse estudo não teria sido possível sem o financiamento da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP, que me concedeu a bolsa de doutorado (Processo 2011/02390-5) e o auxílio técnico fundamental para a coleta de dados no campo.

Muitas pessoas foram essenciais no desenvolvimento desse trabalho, desde sua concepção inicial até a finalização. Agradeço à Dra. Lilian Zaidan, Dra. Maria Tereza Grombone-Guaratini, Dra. Luciana Alves e aos amigos Aldo Rezende, Márcio Pereira e Karina Sacardo por terem me incentivado a cursar o doutorado na UNICAMP. Aos amigos Bruno Rosado, Pedro Cavalin, Lucas Kaminski, Éwerton Manarin, Cláudia Santa e Tarcísio Torres pelo apoio durante as estadias iniciais em Campinas.

Agradeço ao Prof. Dr. Carlos Joly pela orientação e apoio no projeto e pela oportunidade de trabalhar nas parcelas do projeto Biota Gradiente Funcional com toda a infraestrutura necessária para a realização do estudo.

Ao Prof. Dr. Flavio Santos pela coorientação, paciência e dedicação que sempre estiveram presentes, além da admirável precisão em seus ensinamentos científicos que muito acrescentaram à minha formação, ajudando a transformar minha visão idealizada da ciência em uma visão mais realista.

Ao diretor do Núcleo Santa Virgínia, do Parque Estadual da Serra do Mar, João Paulo Villani, agradeço a acolhida do projeto e todo apoio imprescindível para seu desenvolvimento e viabilização.

Às pessoas que me ajudaram nas coletas de campo, em especial ao Renato Belinello (Pezão) e Wagner de Toledo, pela ótima companhia e apoio logístico no campo. Também aos funcionários do Núcleo Santa Virgínia pelo apoio estrutural e excelente recepção dos pesquisadores: Wanderlei, Paulo, César, Valdair, Luiz, D. Cida, Zaira, Fernanda, Andressa, Will, Cristiano, Hélio e Luciano.

À Ellen Amaral e Alexandre Mingoti pelo inestimável auxílio na coleta de dados.

Aos doutores Leonardo Meireles, André Rochelle e Arildo Dias, por suas dicas e ensinamentos que muito acrescentaram e contribuíram para que eu pudesse encontrar o caminho certo.

Aos professores Carlos Joly, Fernando Martins, Flavio Santos, Simone Teixeira, Rafael Oliveira, Thomas Lewinshon, Thiago Rangel, Gustavo Carvalho, Danilo Muniz, Sérgio Rosso, Fernando Silveira, Carol e Jerry Baskin por seus ensinamentos e dedicação durante as disciplinas.

Aos professores Sérgio Rosso e Pedro Einsenlohr pelo auxílio com análises multivariadas, à Dra. Valéria Martins e Dra. Julia Sfair pela ajuda com as análises de dados espaciais e circulares, ao Dr. Humberto Ribeiro da Rocha por fornecer os dados da torre climática do Núcleo Santa Virgínia e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo por viabilizar os projetos nos quais os dados meteorológicos foram e continuam sendo levantados: FAPESP 2012/51872-05, 2008/51120-03, 2007/57465-04, 2003/12595-07.

Ao Dr. Helber de Freitas pelas críticas e sugestões com o uso de dados meteorológicos e aos especialistas que ajudaram com a identificação de plântulas e sementes: Jorge Y. Tamashiro, Geraldo A. Daher C. Franco, João Semir, João Renato Stehmann, Gustavo Shimizu, Marcelo Monge, Rubens Queiroz, Ana Paula Fortuna, João A. Martins do Carmo, Marcela Firens, Fabrício Meyer, Leonardo Meireles, Rafael Louzada, Tiago Barbosa, Angela Martins, Ana Tozzi, Sergio Romaniuc, Tarciso Filgueiras, André Olmos, Maria do Carmo Amaral, Luis Bernacci, Marcos Assis, Rosangela Bianchini e João Batista Baitello.

Aos membros da banca de qualificação: Dra. Simone Teixeira, Dra. Cláudia Haddad e Dra. Silvana Muniz pelas excelentes contribuições e aos membros da pré-banca: Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues, Dr. Marcelo Tabarelli, Dra. Queila Garcia e Dr. Maurício Bonesso Sampaio, pelas avaliações críticas precisas que muito acrescentaram ao trabalho.

A todos os funcionários do Instituto de Biologia e do Departamento de Botânica, em especial à Maria Lúcia, Fernanda Piccolo e Maria Roseli pela eficiência, profissionalismo e prestatividade.

Aos amigos que ajudaram com traduções de textos e revisões gramaticais: Cristiane Kämpf, Becky Fletcher, Marisol Ríos, Romain Brichet e João Paulo Pimenta.

À minha grande amiga Fernanda Tresmondi, pela indispensável amizade que, mesmo fisicamente distante, sempre esteve forte e presente durante toda essa jornada dando-me apoio e encorajamento.

A todos os amigos de Pós pelo enriquecedor convívio, alegria e colaboração sempre presente, em especial: Mário Marques, Mauro Brum, Gabriela Atique, Marcelo Moro, Larissa Pereira, Maíra Padgurschi, Anna Abraão, Milena Silvestrini, Talita Reis, Gustavo Shimizu, Marcos Scaranello, Gabriel Saez, Zulchnera, Fernanda Ribeiro, Cinthia Silva, Edson Stefani, Carlos Nunes (Coquinho), Vinicius Brito (Duartina), Jefferson Bogoni, Pietro, Suzana, André Rech, Marcelo Monge, Rafael Barbosa, André Rochelle e Arildo Dias.

À García, pelos cuidados e todo o auxílio durante minha participação na ATBC/Austrália.

Aos meus pais, Otávio e Rosa, eu agradeço por indistintamente me apoiarem desde o início da minha profissão e por sustentarem a base para que eu seguisse em frente. Às minhas irmãs, Jussara e Regina, pelo incentivo e por trazerem ao mundo as crianças que me fortalecem: Rafaela e Emanuel.

Ao meu namorado, Guto Bata, pela ajuda com a herborização de material botânico, com a formatação de figuras e tratamento das fotos de plântulas, mas, sobretudo, por compreender minha ausência, pelo companheirismo, pelo carinho insubstituível e o incentivo na minha jornada.



## INTRODUÇÃO GERAL

A regeneração natural pode ser entendida como o conjunto de processos relacionados com a manutenção da estrutura populacional das espécies estabelecidas dentro de uma comunidade, que inclui a dispersão de sementes, a germinação e o estabelecimento de plântulas (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). O recrutamento de espécies vegetais pode ter origem no rebrotamento de raízes e/ou caules, na chuva de sementes, no banco de sementes ou na regeneração avançada que constitui o *pool* de plântulas estabelecidas no local (Simpson *et al.* 1989, Chazdon 2012). Entretanto, as fases do ciclo de vida das plantas relacionadas com sementes, *i.e.*, a chuva de sementes e o banco de sementes, constituem as principais vias de regeneração natural em florestas tropicais (Lawton & Putz 1988, Alvarez-Buylla & García-Barrios 1991, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993, del Castillo & Pérez Ríos 2008, Castillo & Stevenson 2010).

A entrada de sementes na floresta ocorre por meio da chuva de sementes, sendo determinada tanto pela dispersão local (autóctone), quanto pela vinda de sementes de regiões mais distantes da paisagem (alóctone) (Alvarez-Buylla & García-Barrios 1991, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). Assim, a deposição da chuva de sementes forma o molde no qual atuam os processos ecológicos que influenciam as etapas subsequentes da regeneração das plantas e sua estrutura espacial (Jordano & Herrera 1995, Schupp & Fuentes 1995, Wang & Smith 2002). Após a dispersão primária, as sementes de maior tamanho, com maior conteúdo nutricional, podem germinar prontamente sob as condições de sobreamento do dossel e resultar em um banco de plântulas. Por outro lado, as sementes de menor tamanho podem ser facilmente incorporadas ao solo e inibidas em sua germinação devido aos baixos níveis da luminosidade que chega ao sub-bosque. De modo geral, as espécies capazes de manter sementes viáveis no solo por longos períodos ( $> 1$  ano) compõem o banco de sementes (Harper 1977, Garwood 1989, Nathan & Muller-Landau 2000). Desse modo, a chuva de sementes abastece o banco de sementes, enquanto a atividade de patógenos, predação, envelhecimento natural de sementes e o

recrutamento de plântulas reduzem o estoque de sementes no solo. O balanço entre os processos de entrada e saída de sementes no solo determina a dinâmica do banco de sementes (Harper 1977, Garwood 1989, Fenner & Thompson 2005).

Uma grande parte dos processos bióticos relacionados com a dinâmica da regeneração natural, como a produção, dispersão, germinação e dormência de sementes, estabelecimento e crescimento de plântulas, além das características e comportamento dos polinizadores e dispersores, são, direta ou indiretamente, influenciados pelas condições ambientais (Nathan & Muller-Landau 2000).

Em florestas tropicais, a sazonalidade na precipitação e em outros parâmetros ambientais, como o fotoperíodo e temperatura, direciona a produção de frutos (van Schaik *et al.* 1993, Zimmerman *et al.* 2007, Günter *et al.* 2008) para períodos em que há maior probabilidade de sucesso no recrutamento, estabelecimento e sobrevivência de plântulas (Garwood 1983, Rathcke & Lacey 1985). Como consequência, a frutificação massiva de espécies no mesmo período resulta em maior competitividade por dispersores (Wright & Calderón 1995), podendo afetar a distribuição espacial das sementes e, finalmente, aumentar os efeitos dependentes da densidade, como a predação, a atividade de patógenos e a competição intraespecífica (Janzen 1970, Connell 1971, Howe *et al.* 1985). Por outro lado, a falta de sazonalidade nos parâmetros ambientais, especialmente em relação à precipitação, tem sido um importante fator que explica a baixa sincronia na frutificação em florestas tropicais (Hilty 1980, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Martin-Gajardo & Morellato 2003, Günter *et al.* 2008), o que potencialmente influencia diversos aspectos da dinâmica de regeneração natural nessas condições (Fornara & Dalling 2005).

Em florestas tropicais sazonais as variações temporais na densidade e composição de espécies do banco de sementes têm sido relacionadas com os períodos de dispersão da chuva de sementes (Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002, Fornara & Dalling 2005), o que sugere uma dependência florística e estrutural entre essas fases, além da baixa permanência das sementes no solo (Dalling *et al.* 1998, Murray & Garcia-C 2002). Por outro lado, em florestas tropicais não-sazonais, a fraca



sazonalidade na frutificação poderia resultar em grande disponibilidade de diferentes frutos sendo dispersos ao longo do ano, reduzindo a competição entre espécies por agentes dispersores e, conseqüentemente, influenciando a estrutura espacial e a dinâmica do banco de sementes (Wright & Calderón 1995).

Muito da informação disponível sobre a regeneração natural vem dos estudos realizados em florestas tropicais sazonais (*e.g.* Saulei & Swaine 1988, Rico-Gray & García-Franco 1992, Dalling & Denslow 1998, Dalling *et al.* 1998, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002). Embora diversos estudos tenham abordado o estudo da chuva de sementes e do banco de sementes em florestas tropicais com baixa sazonalidade nas condições ambientais (Jackson 1981, Cheke *et al.* 1979, Lawton & Putz 1988, Williams-Linera 1993, Baider *et al.* 1999, Murray & Garcia-C 2002, Ingle 2003, Alvarez-Aquino *et al.* 2005, Fornara & Dalling 2005, del Castillo & Pérez Ríos 2008, Marques & Oliveira 2008), informações sobre a dinâmica da regeneração natural nesses ambientes são incipientes. Aspectos temporais e espaciais das etapas de regeneração por sementes, bem como sua integração, raramente têm sido investigados, o que poderia revelar o grau de dependência entre as etapas e, finalmente, sua estrutura dinâmica (Nathan & Muller-Landau 2000).

Dentro dessa perspectiva, as florestas tropicais Montanas representam um modelo adequado para a avaliação dos processos dinâmicos da regeneração natural nas condições de baixa sazonalidade ambiental. Essa fitofisionomia é caracterizada pela alta pluviosidade bem distribuída ao longo do ano, alta frequência de nevoeiros e nebulosidade, além de temperaturas baixas (Körner 2007). Adicionalmente, essas características físicas associadas com a altitude e variações no tipo de solo têm sido relacionadas com diferenciações florísticas em relação às áreas de menor altitude (Oliveira-Filho & Fontes 2000, Scudeller *et al.* 2001). No Hemisfério Sul, as florestas Montanas encontram-se bem representadas no Norte dos Andes e em áreas de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil, sendo considerada altamente diversa e importante do ponto de vista de funções ecossistêmicas e serviços ambientais (Myers *et al.* 2000, Behling 2008), embora extremamente fragmentadas (FAO 2011). Desse

modo, esse estudo foi realizado em uma área de floresta Atlântica Montana, não apenas com a finalidade de testarmos nossas expectativas, mas também de contribuir com informações sobre processos que ajudam a explicar aspectos do funcionamento da Mata Atlântica.

## **OBJETIVO GERAL & ESTRUTURA DA TESE**

O objetivo desse estudo foi determinar como ocorre a regeneração natural via sementes em uma floresta tropical úmida com baixa sazonalidade na precipitação, assim como em outros parâmetros ambientais que potencialmente influenciam essas etapas do ciclo de vida das plantas.

Como expectativas, nós esperamos encontrar baixa variação temporal na chuva de sementes, considerando que a disponibilidade de água ao longo do ano pode favorecer a dispersão (Ng 1978, Rees 1994) e o recrutamento e estabelecimento de plântulas (Garwood 1983, Rathcke & Lacey 1985). Assim, a dispersão das sementes acompanharia a baixa sincronia interespecífica nos eventos de frutificação demonstrados para florestas tropicais não-sazonais (Hilty 1980, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Günter *et al.* 2008).

A dependência florística do banco de sementes em relação à chuva de sementes deverá ocorrer e resultar no acoplamento espacial entre as fases de regeneração, uma vez que muitas espécies que frequentemente ocorrem no banco de sementes de muitas regiões tropicais têm apresentado um padrão de deposição agrupado ao redor dos parentais (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Alvarez-Buylla & Garcia-Barrios 1991, Dalling *et al.* 1997, Dalling *et al.* 1998).

Finalmente, dadas as expectativas anteriores, o banco de sementes do solo poderia apresentar baixa variação temporal em sua estrutura e composição florística. Entretanto, considerando que variações temporais foram detectadas na chuva de sementes das áreas de estudo, nós testamos a hipótese de que o banco de sementes apresenta variação temporal nesses parâmetros em função de sua estreita relação florística com a chuva de sementes.

Para testar essas hipóteses, essa tese foi estruturada em três capítulos que abrangem aspectos temporais da chuva de sementes e do banco de sementes do solo e a relação espacial entre essas duas vias de regeneração. Em cada capítulo, os anexos são apresentados como material suplementar.

## REFERÊNCIAS

- Alvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G. & Newton, A.C. 2005. Disturbance effects on the seed bank of Mexican cloud forest fragments. *Biotropica* 37: 337-432.
- Alvarez-Buylla, R., Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314–325.
- Baider, C., Tabarelli, M., Mantovani, W. 1999. O banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 319-328.
- Behling, H. 2008. Tropical mountain forest dynamics in Mata Atlantica and northern Andean biodiversity hotspots during the late Quaternary. S.R. Gradstein, J. Homeier, D. Gansert (Eds). In: The topical mountain forests: patterns and process in a biodiversity hotspot. Universitätsverlag Göttingen. Biodiversity and Ecology Series, 2: 25-33.
- Castillo, L.S., Stevenson, P.R. 2010. Relative importance of seed-bank and post-disturbance seed dispersal on early gap. *Biotropica* 42: 488-492.
- Chazdon, R. 2012. Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 7: 195-218.
- Cheke, A.S. Nanakorn, W., Yankoses, C. 1979. Dormancy and dispersal of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotropica* 11: 88-95.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (Eds.). In: Dynamics of populations. Centre of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp. 298-310.
- Dalling, J.W., Denslow, J.S. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *Journal of Vegetation Science* 9: 669-678.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D., Garwood, N. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.

- del Castillo, R.F., Pérez Ríos, M.A. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 24: 433-444.
- FAO 2011. *State of the world's forests* 2011. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Rome. 164 pp.
- Fenner, M., Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. University Press, Cambridge.
- Fornara, D.A., Dalling, J.W. 2005. Seed bank dynamics in five Panamanian forests. *Journal of Tropical Ecology* 21: 223-226.
- Garwood, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- Garwood, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. M.A. Leck, V.T. Parker, R.L. Simpson (Eds.). In: *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc., New York.
- Grombone-Guaratini, M.T., Rodrigues, R.R. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 759-774.
- Günter, S., Stimm, B., Cabrera, M., Diaz, M.L., Lojan, M., Ordoñez, E., Richter, M., Weber, M. 2008. Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology* 24: 247-258.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hilty, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in pacific Colombia. *Biotropica*, 12: 292-306.
- Howe, H.F., Schupp, E.W., Westley, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-789.
- Ingle, N.R. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134: 251-261.
- Jackson, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica* 13: 121-130.

- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Jordano, P. Herrera, C.M. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Körner, C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- Lawton, R.O., Putz, F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764-777.
- Marques, M.C.M., Oliveira, P.E.A.M. 2008. Seasonal rhythms of seed rain and seedling emergence in two tropical rain forests in southern Brazil. *Plant Biology* 10: 596-603.
- Martínez-Ramos, M., Soto-Castro, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318.
- Martin-Gajardo, I.S., Morellato, L.P.C. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 299-309.
- Morelato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C., Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- Murray, K.G., Garcia-C, J.M. 2002. Contributions of seed dispersal and demography to recruitment limitation in Costa Rican cloud forest. D.J. Levey, W.R. Silva, M. Galetti (Eds.). In: *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. England, Wallingford: CABI Publishing, p.323-338.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nathan, R., Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* 15: 278-285.

- Ng, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: Tomlinson P. B., Zimmermann M.H. (Eds.), *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 129-162.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Rathcke, B., Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- Rees, M. 1994. Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *The American Naturalist*, 144: 43-64.
- Rico-Gray, V., García-Franco, J.G. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 3: 617-624.
- Saulei, S.M., Swaine, M.D. 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *The Journal of Ecology* 76: 1133-1152.
- Scudeller, V.V., Martins, F.R., Shepherd, G.J. 2001. Distribution and abundance of arboreal in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecology* 152: 185-199.
- Schupp, E.W., Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.
- Simpson, R.L., Leck, M.A., Parker, V.T. 1989. Seed Banks: general concepts and methodological issues. M.A. Leck, V.T. Parkes, R.L. Simpson (Eds.). In: *Ecology of soil seed banks*. San Diego: Academic Press, London, p. 3-7.
- Talora, D.C., Morellato, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 13-26.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 24: 353-377.

- Wang, B.C., Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.
- Williams-Linera, G. 1993. Soil seed bank in four lower montane forests of Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 321-337.
- Wright, S.J., Calderón, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phonologies. *Journal of Ecology* 83: 937-948.
- Zimmerman, J.K., Wright, S.J., Calderón, O., Pagan, M.A., Paton, S. 2007. Flowering and fruiting phonologies of seasonal and aseasonal neotropical forest: the role of annual change in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23: 231-251.



## CAPÍTULO 1

### **Seasonal variation of seed rain of an aseasonal Atlantic montane tropical forest of Brazil**

Daniella Vinha<sup>a,\*</sup>, Ellen Amaral Silva<sup>a</sup>, Jorge Yoshio Tamashiro<sup>a</sup>, Geraldo Antonio  
Daher Corrêa Franco<sup>b</sup>, Julia Caram Sfair<sup>c</sup>, Flavio Antonio Maës dos Santos<sup>a</sup>,  
Carlos Alfredo Joly<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Department of Botany, Institute of Biology, CP 6109, State University of Campinas/UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brazil

<sup>b</sup> Section of Forest Ecology, CP 4005, Forestry Institute of São Paulo, 02377-000, São Paulo, SP, Brazil

<sup>c</sup> Department of Botany, CP 6109, Federal University of Pernambuco/UFPE, 13083-970, Recife, PE, Brazil

\*Corresponding author. Tel.: +55 019 3521-6212

E-mail addresses: dvinha@gmail.com (D. Vinha), ellen-cps@hotmail.com (E.A. Silva), tamashi@unicamp.br (J.Y. Tamashiro), gfranco@if.sp.gov.br (G.C.D. Franco), juliacaram@gmail.com (J.C. Sfair), fsantos@unicamp.br (F.A.M. Santos), cjoly@unicamp.br (C.A. Joly).

**Normas de Formatação Bibliográfica:** Forest Ecology and Management



## ABSTRACT

We assessed seasonality in the seed rain within a 2-years temporal series in an Atlantic Montane forest located in southeast of Brazil to test the hypothesis that temporal variation of seed rain should be weak or absent at this locality due a low seasonality and high rate of rainfall in tropical Montane forests and that differences among plant species with different dispersal syndromes should not occur. We installed 100 seed traps (summed up 29 m<sup>2</sup> at 0.5 m height) regularly spaced (*ca.* 20 m) and collected monthly all diaspores in 2-ha of forest (50 seed traps in each area). Seed were counted and categorized according to dispersal syndromes. Meteorological data were obtained from micrometeorological tower located near the experimental areas and by one weather station sensor which recorded data in the understory of each area. We used circular statistics to test seasonality of biotic and environmental data, well as seek temporal relations among them. A total of 29,259 and 62,904 diaspores were recorded in the areas belonging to 104-106 species during the whole study. Zoochory accounted for 67 to 72% of the total species, followed by anemochory with 22 to 25%. Despite the differences between areas in terms of abundance of zoochoric (57-34%) and anemochoric seeds (41-64%) the temporal pattern of seed rain was the same within the dispersal mode. The seed rain was seasonal with one peak throughout the year and we also detect seasonality for anemochory and zoochory both for abundance and species richness. Anemochory tended to be more seasonal in comparison with the zoochory and all peaks occurred during the period of greatest intensity and frequency in the rainfall. However, peaks of anemochory did not coincide with peaks of rainfall and radiation (the only environmental variables that showed seasonality), while peaks of zoochory showed direct relationships with the same environmental variables. Our results showed that seasonality in seed rain can occur even in tropical forests where environmental seasonality is low and suggests its resemblance to the seasonal pattern of tropical dry forests mainly because peaks of anemochorous abundance and species richness occurs in the period preceding the increase in precipitation. Since the difference in the proportion of animal and wind seeds dispersed did not affect the overall seasonal pattern between the areas it is possible that the pattern observed in this study is valid for the other aseasonal tropical forests.

Key-words: dispersal syndromes, aseasonal forests, circular analysis, Atlantic Forest



## 1. Introduction

Seed rain has a fundamental importance for natural regeneration for the maintenance of the community structure and floristic diversity (Harper 1977, Holl 1999, Harms *et al.* 2000). Since the plants are sessile organisms, seed dispersal represents a crucial stage of mobility to reach favorable sites for seedling establishment (Harper 1977, Nathan & Muller-Landau 2000) and reduce the effects of the density dependence effects (Janzen 1970, Connell 1971, Howe *et al.* 1985).

It is known many mechanisms of seed dispersal in tropical plants, generally related to biotic interactions or abiotic processes, generate wide variation in the arrival of seeds to the forest floor (Muller-Landau *et al.* 2008). Seed dispersal by animals depends largely on the behavior and activity of dispersal agents which in turn respond to temporal variations in resource availability (Loiselle & Blake 1991, Schupp 1993, Medellín *et al.* 2000). Synchrony in fruit production can promote the satiety of predators increasing the possibility of survival of seeds and seedlings (Sun *et al.* 1996). However, fruiting synchrony increases competition for dispersal agents (Bazzaz & Pickett 1980, van Schaik *et al.* 1993) which can result in seed limitation and influence the spatial patterns of seed deposition (Nathan & Muller-Landau 2000, Hubbell 2001, Levin *et al.* 2003, Levine & Murrell 2003). For the other hand, the lack of seasonality can result in greater availability of food resources throughout the year and reduce competition among species for dispersal limitation by vertebrate frugivorous (Wright & Calderón 1995). For this reason, aspects of interaction between animals and plants and its relationship to seed dispersal have fundamental importance to determine structure and composition of plant communities.

Besides this biotic relationship, abiotic processes may be important selective pressure shaping seed dispersal. The main abiotic process in the tropical forests that usually is recognized to promote changes in fruit phenology is seasonality in rainfall (van Schaik *et al.* 1993, Borchert *et al.* 2004). Plant species with fleshy fruits can concentrate their dispersal in the rainy season to increase probability of recruiting and seedling survival because water availability is higher (Rathcke & Lacey 1985). On the

other hand, wind speed may play a role because seeds dispersed by wind in seasonal tropical forests can benefit from the reduction of canopy cover to release their fruits during drier season. This season can coincide with the presence of favorable winds speed increasing the probability to colonize distant sites from the parent plant (Morellato & Leitão-Filho 1996, Nathan *et al.* 1999).

At the community level, previous studies have confirmed the existence of seasonality in seed rain in seasonal tropical forests (Saulei & Swaine 1988, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002, Hardesty & Parker 2002, Campos *et al.* 2009) and in transition zone between seasonal and aseasonal tropical forests (Penhalber & Mantovani 1997, Grombone-Guaratini *et al.* 2014). Nevertheless, little information about seed rain is available in ecosystems that exhibit low seasonality of precipitation, such as tropical montane rain forests (Jackson 1981, Ingle 2003, del Castillo & Pérez Ríos 2008). In this case, some phenological studies relate the absence of a dry season and, consequently, a weak seasonality of fruit production (Hilty 1980, Talora & Morellato 2000) and low interspecific synchrony (Günter *et al.* 2008).

Tropical montane rain forests are distributed in South Hemisphere mainly in the mountain ranges of the Amazonia in Northern Andes and Atlantic forest in Eastern Brazil. These forests are characterized by frequent fog and clouds, as well as a high rate of precipitation and a low seasonality in temperatures throughout the year, harboring one of the richest ecosystems on Earth (Behling 2008). Assuming that periods of seed dispersal must occur closely after the fruiting phenology (Hilty 1980, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000) and due to aseasonal and high precipitation, temporal variation of seed rain should be weak or absent in montane tropical forests. As water is an abundant resource and not a limiting factor, fleshy and dry seeds may be dispersed throughout the year (Ng 1978, Rees 1994). In addition, dry seeds should correspond to low percentage of seeds produced in tropical montane rain forests.

The present study aims to provide information about temporal variation of seed rain in a supposedly aseasonal tropical Montane forest in Brazil. The following specific questions were

addressed: (i) Is there seasonality in the rainfall and other environmental parameters that potentially affect seed dispersal? (ii) Is there seasonality in seed rain? (iii) Do the different dispersal syndromes show different temporal patterns? (iv) Is there a relationship between temporal variation of seed rain and environmental variables? (v) Is there a relationship between different dispersal syndromes of seed rain and environmental variables?

## **2. Material and Methods**

### **2.1. Study site**

The study was carried out in the Serra do Mar State Park in southeast Brazil (SMSP). The SMSP is covered by 315,000 ha of Atlantic forest legally protected that is considered a priority area for conservation and a hotspot for global diversity (Myers *et al.* 2000). The study area was specifically located at the Santa Virgínia nucleus (hereafter SVN) which manages an area of 17,500 ha of forests where tropical montane forest is the main physiognomy (23°17' to 23°24'S and 45°03' to 45°11'W, *ca.* 1100 m. a.s.l.). In such area oxisols predominate and the relief is heavily tilted (24° to 37° of ground inclination) (Tabarelli & Mantovani 2000). According to micrometeorological tower data installed in SVN, annual precipitation averages 2500 mm with less than 100 mm of monthly precipitation from July to August. Nevertheless, monthly precipitation averages are always above 60 mm. Mean annual temperature averages is 22.5 °C which maximum and minimum averages are 25 °C (February) and 19 °C (July), respectively (H.R. Rocha, unpublished data). The vegetation of SVN is covered by tropical lower montane rain forest (*sensu* Oliveira-Filho & Fontes 2000) and is composed of a mosaic of primary and secondary forests. On a regional scale, vegetation is surrounded by areas of small farms and cities with low size and population density. The study site has a well preserved forest with nearly 265 tree species and 51 families. Myrtaceae, Lauraceae, Fabaceae and Monimiaceae are families with the highest species richness (Padgurschi *et al.* 2011).

## 2.2. Environmental data collection

Meteorological data were obtained from a 60-m height micrometeorological tower located near the experimental areas (approximately 4 km). Data cover variables that potentially could influence the seed rain, such as: total rainfall (mm), frequency of rainfall (number of days of precipitation above 1 mm), air temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), relative humidity (%), maximum photosynthetically active radiation ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ ), and maximum wind speed (m/s) on a month. From these data we calculated photoperiod (h) based in the mean of total hours of light on the month, and vapour pressure deficit (kPa) based in air temperature and relative humidity. For a more accurate air temperature measurement we installed one weather station sensor (HOBO®) at 2 m above ground in each area, set up to collect data every 30 minutes from the day during 24 months of seed rain collection. For relative humidity and temperature measured by micrometeorological tower and temperature measured by sensor, we calculated mean, median and amplitude of data, considering that seed dispersal can respond differently to these parameters.

## 2.3. Seed rain data collection

Two non-contiguous sites within the SVN were selected for this study, denominated P1 and P2 that respectively corresponds to the plots K and N of large-scale Biota Functional Gradient Project (Joly *et al.* 2012). Within each of the sites, we established a 1-ha sample plot, subdivided into 100 individual plots (10 x 10 m). The seed rain was monitored for 24 months using 100 circular seed traps that were systematically distributed in P1 and P2, with a minimum distance of 20 m (50 seed traps in each area). Seed traps were made with a plastic frame suspended 0.5 m above the ground by polyethylene tubes and covered with a nylon mesh of 1 mm with *ca.* 30 cm deep. Each seed trap area was  $0.29 \text{ m}^2$ , summed up  $14.5 \text{ m}^2$ . All material deposited in the traps were collected monthly and after drying all apparently viable diaspores were separated and counted using a dissecting microscopic. Diaspores were defined as dispersal units such as fruits and individual seeds (hereafter seeds) following



van der Pijl (1982). Sampling occurred approximately every 30 days at the end of the first half of each month during August 2011 to July 2013. Taxonomical identification was performed by comparison with herbarium collections available at the Biology Institute Herbarium of the State University of Campinas (UEC) and Forest Institute of São Paulo (IF) and specialized literature, as well as verification by experts. Species were classified according to dispersal system in zoochory, anemochory and autochory followed classification proposed by van der Pijl (1982). We used information about dispersal system of species occurring in the sites according to Martins *et al.* (2014) and by specialized literature and personal knowledge. We considered only zoochory and anemochory because they correspond to more than 95% of primary dispersal syndromes found in the studied areas. Autochoric species were represented by only two species with less than 1.5% of total abundance of seed rain (Supplementary Material, Table S1). Thus, this syndrome was not considered since it could not represent the community pattern.

#### **2.4. Data analysis**

Circular statistics were used to evaluate the temporal variation in environmental and biotic data. This approach consider circular scales of measurement, such as years, months and days with a distribution of data that cannot be analysed by non-circular statistics because there is no initial true value, such as zero point in the linear scale, *i.e.*, high and low values of variables are arbitrary (Batschelet 1981, Zar 2010). Therefore, temporal data do not include assumption of conventional statistics because seasonality data is highly dependent on previous events (Zar 2010). Nevertheless, the interpretation of data analysis is similar to non-circular statistics. Detailed information about circular statistics may be obtained in Batschelet (1981), Fisher (1993), Jammalamadaka & SenGupta (2001), and Zar (2010).

In order to adapt the data in a circular scale we converted days of the year in angles, *i.e.*, each day was approximately equivalent to  $0.98^\circ$ . Angles corresponded to each specific period of sampling

months. Therefore, we determined the angle for a given month of sample considering the day that corresponded to midpoint of specific sampled period (*e.g.* January 23°, February 53°, etc.). Absolute frequency of observations of biotic variables was plotted for specific angles of each month (Morellato *et al.* 2010). We considered total abundance of seeds and total number of species, as well as abundance and number of species of the anemochorous and zoochorous seeds. In order to detect differences in annual variations of data, we analysed each year individually and, as we have not found significant differences between years, we considered the mean of two years for following analysis (Supplementary Material, Table S2).

We calculated the circular statistic parameters (median angle, quartiles, and mean vector length ( $r$ )) for biotic and environmental variables as described by Zar (2010), because most variables were not normally distributed. Watson's test ( $U^2$ ) was used to test for von Mises distribution (analogous to normal distribution in non-circular data). The median angle indicates the approximate date in the year when the most individuals or species are dispersed. Mean vector length ( $r$ ) is related to the concentration of data around the circular mean. The value of  $r$  has no units and ranges from zero (when the data are dispersed, is bimodal or not seasonal) to one (when all data are concentrated in the same direction or are seasonal). Despite the absence of normal distribution, vector length  $r$  was used because mean and median angles were very similar for all data. Thus, we considered that this parameter represented a good approximation of data concentration.

For determination of seasonality of the biotic and environmental variables we performed the non-parametric Kuiper's test ( $V$ ) with null hypothesis that data has uniformity, *i.e.*, the data are distributed evenly throughout the year (Jammalamadaka & SenGupta 2001, Zar 2010).

Because all distributions of biotic variables were non-normal, we used circular non-parametric Uniform Score Two-Sample test of homogeneity (Watson-Wheeler or  $W$  test), to test for differences in angular direction of seed rain between biotic and only the seasonal climatic variables. When environmental variables were correlated (for example, total rainfall and frequency of rainfall) we only

consider the most significant in terms of seasonally. The W test was also used to compare differences in angular direction of seed abundance and species richness in dispersal syndromes. It tests the null hypothesis that two samples came from the same population, or from two populations having the same direction. The test is equivalent to the Mann–Whitney test of linear data (Jammalamadaka & Sengupta 2001). Circular analysis and graphs were carried out using the “circular” (Agostinelli & Lund 2011), “CircStats” (Jammalamadaka & SenGupta 2001) and “plotrix” packages for R.

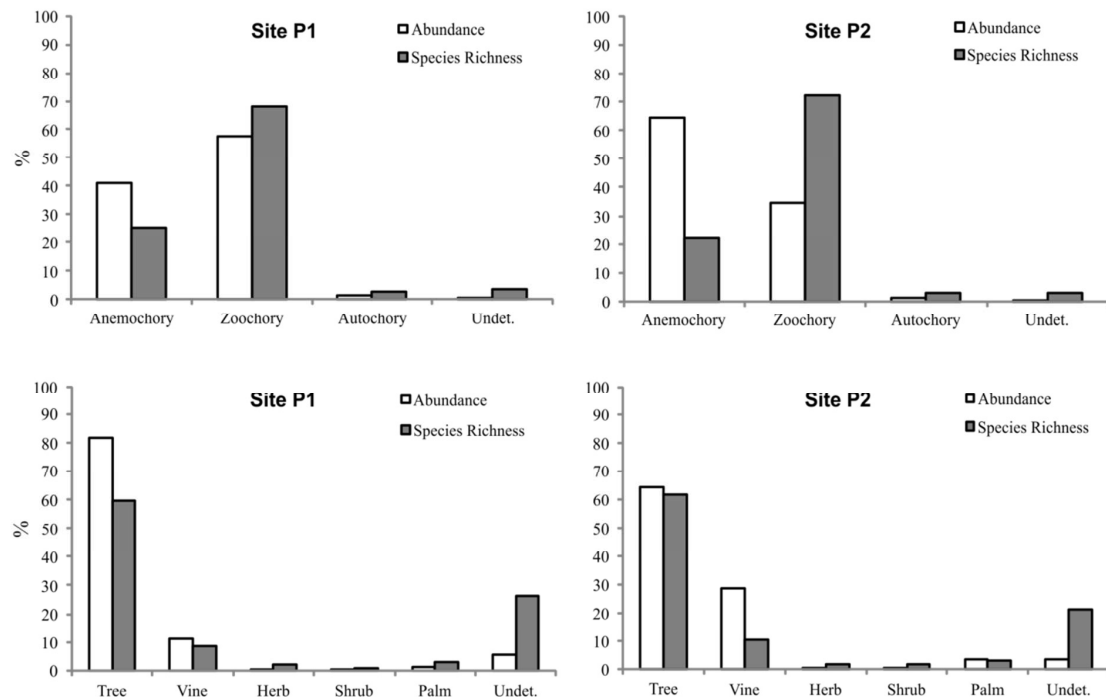
### 3. Results

#### 3.1. General characterization of seed rain

A total of 29,259 seeds were recorded for site P1 and 62,904 seeds for site P2. For site P1, 106 species were recorded, belonging to 61 genera and 38 families. A total of 104 species were recorded for site P2, belonging to 59 genera and 38 families (Supplementary material, Table S1).

Asteraceae, Urticaceae and Melastomataceae were the most abundant families in the site P1 and P2. With addition of Aquifoliaceae in the site P1 and Amaranthaceae in the site P2, these families contributed more than 83% of the abundance of seed rain in each area. Tree species such as *Piptocarpha macropoda* (DC.) Baker (Asteraceae) and *Coussapoa microcarpa* (Schott) Rizzini were the most abundant in the seed rain in both areas. Both species contributed 44.4% to 31.6% of the seed rain in the sites P1 and P2, respectively. In addition, other species such as *Miconia* sp., *Mikania laevigata* Sch. Bip. ex Baker, *Ilex brevicuspis* Reissek, *Cecropia glaziovii* Snethl. and *Drimys brasiliensis* Miers accounted with more than 83% of the seed rain in the site P1. For site P2, *Miconia* sp. and *Mikania laevigata* are also common, but *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth, *Vernonanthura petiolaris* (DC.) H. Rob., *Ficus graranitica* Chodat and *Euterpe edulis* Mart. in addition with *P. macropoda* and *C. microcarpa* accounted with more than 86% of the seed rain abundance.

For sites P1 and P2, zoochory accounted for 67 to 72% of the species, followed by anemochory with 25 to 22%, respectively. However, there were more zoochorous seeds in P1 (57.6%) than anemochorous (41.1%), whereas there were more anemochorous seeds in P2 (64.4%) than zoochorous (34.4%). There was dominance of tree species of seed rain in both areas (59.4% in site P1 and 61.5% in site P2) which resulted in an abundance of seeds (81.7% in site P1 and 64.4% in site P2). In both areas, vines contributed some 10% of species richness and 11-28% of the seed abundance (Fig. 1).



**Figure 1.** Seed abundance and species richness of seed rain (%) according to dispersal syndromes and growth form in 2 ha of tropical Montane forest (site P1 and P2) at the Santa Virginia Nucleus, Serra do Mar State Park. Undet.: undetermined.

### 3.2. Seasonality in climatic variables and seed rain

Most environmental variables and all biotic variables were not normally distributed, except PAR ( $U^2=0.06$ ), photoperiod ( $U^2=0.05$ ), mean relative humidity ( $U^2=0.05$ ), and wind speed ( $U^2 = 0.06$ ) (Table 1). Of the total set of environmental variables, the only variables that showed seasonality were total rainfall ( $V=3.08$ ,  $p<0.05$ ), frequency of rainfall ( $V=2.31$ ,  $p<0.05$ ), and photosynthetically active radiation ( $V=1.83$ ,  $p<0.05$ ). However, biotic variables were seasonal, except total species richness for P1 ( $V=1.67$ ,  $p>0.05$ ) and P2 ( $V=1.63$ ,  $p>0.05$ ) sites (Table 1).

The photosynthetically active radiation, total and frequency of rainfall increased in beginning of rainy season (November-December) reaching a peak a month after (January). However, rainfall was more inconstant throughout the year due to a large reduction in the volume and frequency of rain in four months (May to August). Consequently, the length of mean vector ( $r$ ) of both variables was higher (0.34 and 0.22, respectively) indicating concentration of rainfall to a single period. For radiation, the length of mean vector was low (0.16) suggesting that although existing, seasonality was weak. The absence of seasonality of the other climatic variables can also be observed in reduced length of mean vectors ranging from 0.05 to 0.13 (Table 1). In the case of air temperature, pattern of no seasonality was consistent in different locations (tower and understory of forest) (Fig. 2).

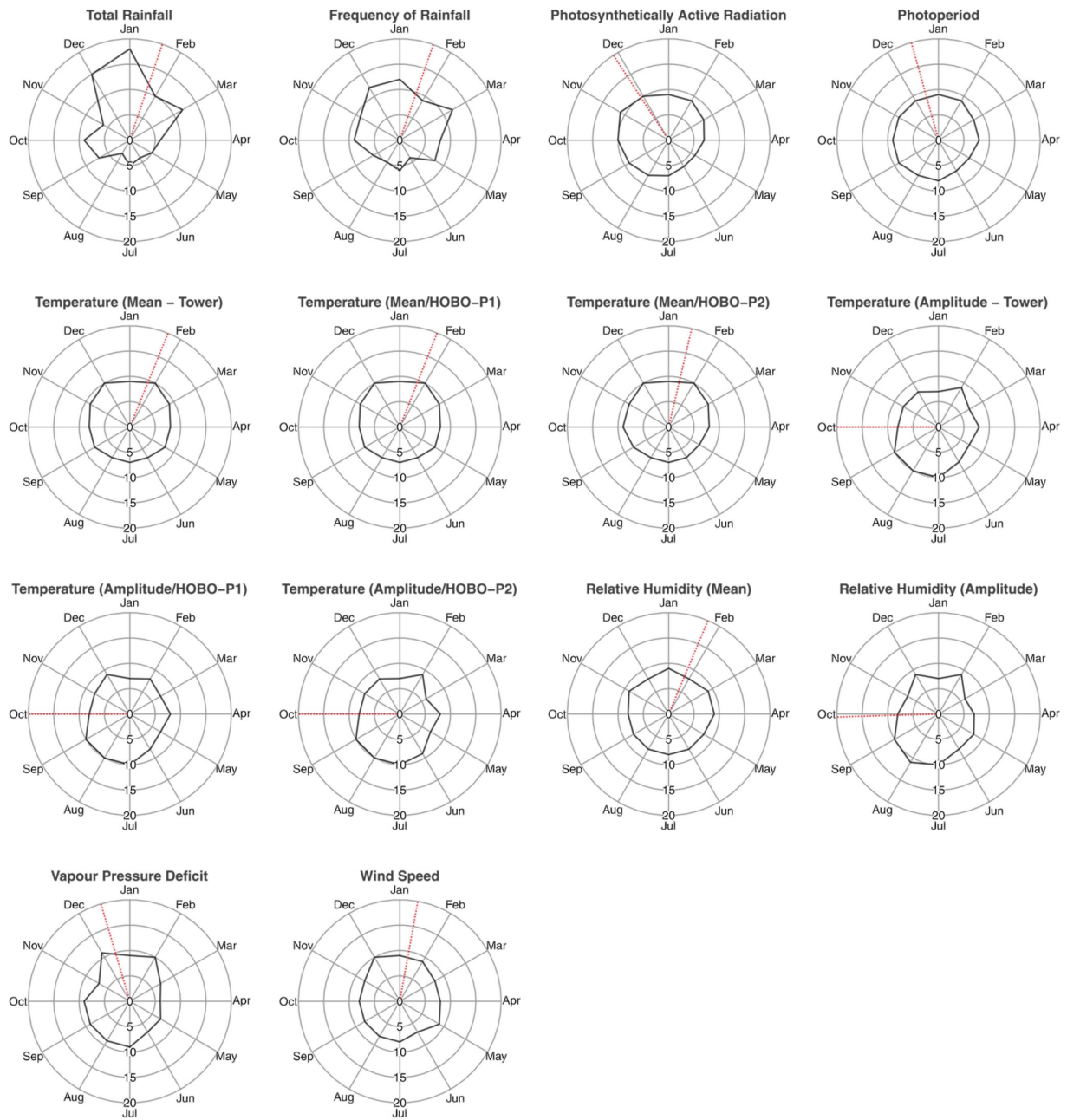
For biotic variables, peaks of seed rain for both abundance and species richness were concentrated in a similar period throughout the year, *i.e.*, between October and January (Table 1, Figure 3). Peak of the total abundance of seeds from the seed rain occurred in the same period (October-November) in both areas. Anemochorous seeds began to be dispersed in August and reached its peak in the early spring (October) while zoochorous seeds were dispersed from late spring to mid-summer (November to January) in both areas. The strongest seasonality was observed to abundance of anemochorous seeds for both areas that showed lengths of mean vector reaching from 0.54 (P2) to 0.70 (P1). However, a single tree species *Piptocarpha macropoda* (Asteraceae) contributed for 40.7% (site P2) to 93.7% (site P1) of the total number of seeds dispersed in October. Zoochorous seeds had lengths of

mean vector around 0.33 ( $r = 0.32$  in P1 and  $r = 0.34$  in P2), suggesting lower temporal concentration of the seed rain in comparison with abundance of anemochorous seeds ( $r = 0.70$  in P1 and  $r = 0.54$  in P2; Table 1, Figure 3). Zoochorous dominance during the peak period was related to two tree species: *Miconia* sp. (Melastomataceae) in site P1 (59.3% of total abundance) and *Coussapoa microcarpa* (Urticaceae) in site P2 (56.8% of total abundance).

With respect to species richness, no seasonality was detected in total species richness for both areas, but anemochorous and zoochorous species were seasonal (Table 1, Figure 3). The majority of anemochorous species concentrated their dispersion from October to November (mid-spring) and zoochorous species from November to January (late spring to early summer). In comparison with seed abundance, the length of mean vectors for species richness was lower. Yet again, anemochory also showed greater seasonality for species richness ( $r = 0.26$  in P1 and  $r = 0.15$  in P2) compared to zoochory ( $r = 0.13$  in P1 and  $r = 0.14$  in P2), suggesting that anemochorous species release their seeds in a more concentrated period of the year. When we compared seed abundance and species richness for each category of dispersal syndromes, we found that anemochorous seed abundance and species richness differed in angular direction ( $W=17.0$ ,  $p<0.001$  at the site P1;  $W=32.6$ ,  $p<0.001$  at the site P2), suggesting that distribution of seeds and intensity of species dispersed throughout the year not occurred at the same time. For zoochory, seed abundance and species richness were related ( $W=2.2$ ,  $p>0.05$ , at the site P1,  $W=4.8$ ,  $p>0.05$ , at the site P2).

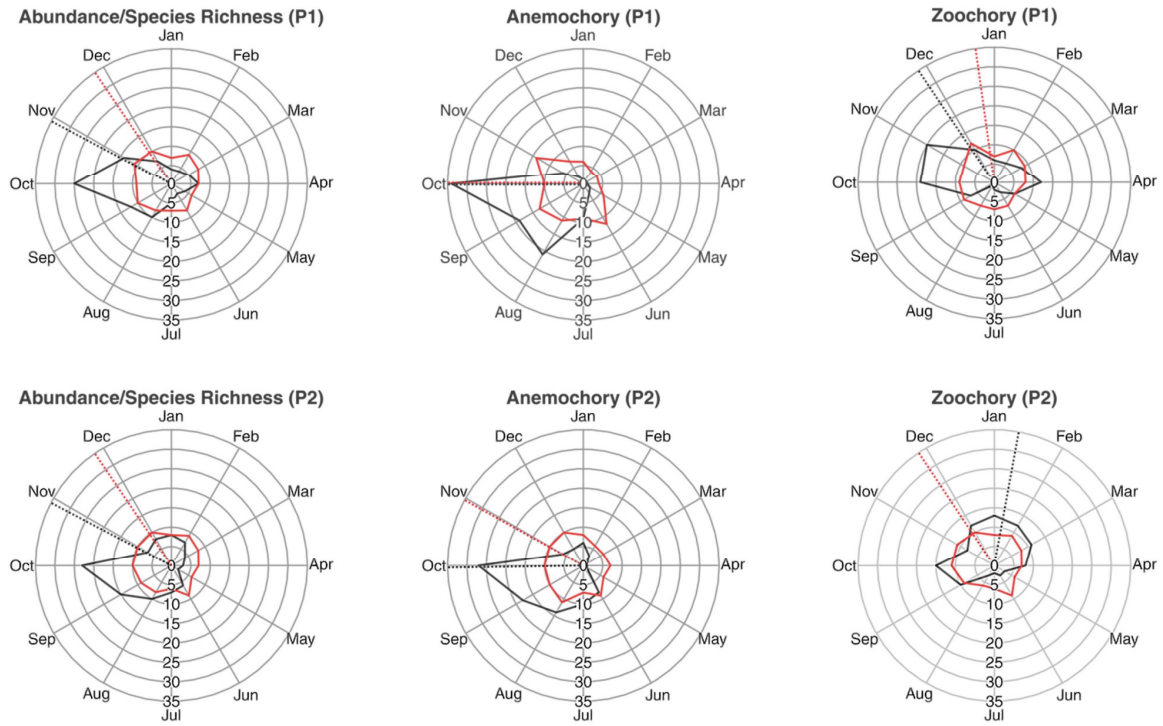
**Table 1:** Descriptive circular statistics of environmental and biotic data: median (1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> quartiles), approximate peak month, mean vector length ( $r$ ), Kuiper test (uniformity) and Watson test (von Mises distribution) for environmental and biotic variables to plots P1 and P2. For Kuiper and Watson tests values significant at 0.05 are indicated by asterisk. Acronyms are represented by: PAR (maximum photosynthetically active radiation), VPD (vapour pressure deficit). Measurements taken in micrometeorological tower (Tw) and understory of each plot (H-P1 and H-P2) are indicated.

| Variables/Sites                | Median<br>(1 <sup>st</sup> and 3 <sup>rd</sup> quartiles) | Peak Month | $r$  | Kuiper Test | Watson Test |
|--------------------------------|---|------------|------|-------------|-------------|
| <b>Environmental Variables</b> |   |            |      |             |             |
| Total Rainfall                 | 23° (327-83)  | Jan        | 0.34 | 3.08*       | 0.12*       |
| Frequency of Rainfall          | 23° (298-83)  | Jan        | 0.22 | 2.31*       | 0.08*       |
| PAR                            | 327° (269-53)   | Nov-Dec    | 0.16 | 1.83*       | 0.06        |
| Photoperiod                    | 341° (269-53)   | -          | 0.09 | 1.43        | 0.05        |
| Mean Temperature (Tw)          | 23° (298-83)  | -          | 0.11 | 1.50        | 0.06*       |
| Mean Temperature (H-P1)        | 23° (298-83)  | -          | 0.11 | 1.50        | 0.06*       |
| Mean Temperature (H-P2)        | 9° (298-83)   | -          | 0.12 | 1.60        | 0.06*       |
| Amplitude Temperature (Tw)     | 269° (208-354)  | -          | 0.06 | 1.37        | 0.06*       |
| Amplitude Temperature (H-P1)   | 269° (354-208)  | -          | 0.07 | 1.47        | 0.06*       |
| Amplitude Temperature (H-P2)   | 269° (208-354)  | -          | 0.07 | 1.37        | 0.06*       |
| Mean Relative Humidity         | 23° (298-91)  | -          | 0.05 | 1.16        | 0.05        |
| Amplitude Relative Humidity    | 269° (208-354)  | -          | 0.08 | 1.47        | 0.06*       |
| VPD                            | 341° (262-53)   | -          | 0.10 | 1.63        | 0.06*       |
| Wind Speed                     | 9° (298-83)   | -          | 0.07 | 1.26        | 0.06        |
| <b>P1</b>                      |   |            |      |             |             |
| Total Seed Abundance           | 298° (269-354)  | Oct-Nov    | 0.39 | 3.72*       | 0.24*       |
| Anemochorous Abundance         | 269° (239-298)  | Sep-Oct    | 0.70 | 5.90*       | 0.50*       |
| Zoochorous Abundance           | 327° (298-83)   | Nov-Dec    | 0.32 | 3.40*       | 0.33*       |
| Total Species Richness         | 327° (269-53)   | -          | 0.12 | 1.67        | 0.07*       |
| Anemochorous Species Richness  | 269° (208-327)  | Sep-Oct    | 0.26 | 2.70*       | 0.10*       |
| Zoochorous Species Richness    | 354° (298-83)   | Dec-Jan    | 0.13 | 1.83*       | 0.07*       |
| <b>P2</b>                      |   |            |      |             |             |
| Total Seed Abundance           | 298° (262-354)  | Oct-Nov    | 0.38 | 3.22*       | 0.18*       |
| Anemochorous Abundance         | 269° (239-298)  | Sep-Oct    | 0.54 | 4.48*       | 0.27*       |
| Zoochorous Abundance           | 9° (298-61)   | Jan        | 0.34 | 3.33*       | 0.14*       |
| Total Species Richness         | 327° (269-53)   | -          | 0.12 | 1.63        | 0.06*       |
| Anemochorous Species Richness  | 298° (239-23)   | Oct-Nov    | 0.15 | 1.94*       | 0.07*       |
| Zoochorous Species Richness    | 327° (269-53)   | Nov-Dec    | 0.14 | 1.83*       | 0.07*       |



**Figure 2:** Absolute frequency distribution of environmental variables at two sites (P1 and P2) at the Santa Virgínia Nucleus. The graphs summarize data from 24 months of observations (August 2011 to July 2013). Red dotted lines show the median angle of circular data.





**Figure 3:** Absolute frequency distribution of seed abundance (black line) and species richness (red line) for total, anemochory and zoochory at two sites (P1 and P2) at the Santa Virginia Nucleus. The graphs summarize data from 24 months of observations (August 2011 to July 2013). Median angles of circular data are indicated by black (abundance) and red (species richness) dotted lines.

### 3.3. Influence of climate on seed rain

Seasonality of total seed abundance was not related with the seasonality of rainfall or radiation for both sites. The same pattern was observed for anemochorous abundance (Table 2). Anemochorous seeds were dispersed about 57 days before the peak of the radiation and 112 days before the peak of the rainfall. Conversely, the seasonality of zoochorous seeds coincided with the seasonality of radiation in both sites. However, the seasonality of rainfall coincided with seasonality of zoochorous seeds only in site P2 (Table 2).

Peak of anemochorous species richness was different of the rainfall, occurring from 83 to 112 days in advance. Peak of radiation was different of the anemochorous species richness only for site P1 (Table 2). For the other hand, both rainfall and radiation coincided with peak of zoochorous species richness for sites P1 and P2 (Table 2).

**Table 2:** Uniform Score Test (W) for the comparisons between biotic and seasonal environmental variables in P1 and P2 areas at the Santa Virgínia Nucleus. Values significant at 0.05 are indicated by asterisk.

| <b>Abundance</b>        | <b>Total Rainfall</b> |           | <b>Photosynthetically Active Radiation</b> |           |
|-------------------------|-----------------------|-----------|--|-----------|
|                         | <b>P1</b>             | <b>P2</b> | <b>P1</b>                                  | <b>P2</b> |
| Total Seed              | 23.96*                | 19.29*    | 10.46*                                     | 7.42*     |
| Anemochorous            | 66.40*                | 41.72*    | 43.17*                                     | 25.25*    |
| Zoochorous              | 6.59*                 | 0.49      | 1.67                                       | 2.26      |
| <b>Species Richness</b> |                       |           |  |           |
| Anemochorous            | 22.92*                | 9.82*     | 6.75*                                      | 1.08      |
| Zoochorous              | 4.83                  | 4.37      | 1.27                                       | 0.52      |

## **4. Discussion**

### **4.1. Seasonality in climatic variables and seed rain**

Several studies have reported low seasonality and interspecific synchrony in fruiting phenology in aseasonal tropical forests and suggested that this pattern occurs due to the absence of dry season (Hilty 1980, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Günter *et al.* 2008). When water is not a limiting factor, the selective forces of the environment may be weak on the seed germination, because the imbibition stage is the most critical phase, and, as a result, any “choice” at the time of dispersion can be arbitrarily better (Ng 1978, Rees 1994). Contrary to our expectations, we found seasonality in the seed rain from both sites of SVN. We also observed seasonality of rainfall and radiation, whereas other climatic variables, such as temperature and wind speed were aseasonal.

The highest volume of precipitation occurred in the summer (January) which coincided with the highest frequency of precipitation, indicating the regularity of rainfall along wetter months. Driest periods coincided with the coldest months of the year (May to August) when the monthly precipitation values are above 70 mm (except to June/2013 with 57.6 mm) suggesting water availability throughout the year for plants. This scenario contrasts with the climate regime of seasonal tropical forests when the dry season is usually characterized by precipitation below 60 mm, condition that imposes water restrictions, require adaptations and affect the phenology of plants (Morellato 1995). In the tropical montane forests, the decline in temperature and atmospheric pressure air is proportional to the increase in altitude, besides the reduction in evapotranspiration and high cloudiness and fogs (Bruijnzeel 2005, Körner 2007). In SVN, the climatic characteristics are influenced by the proximity of the ocean, whose orographic lifting system promotes increased cloud cover, intensifies precipitation and finally limits the entry of sunlight (Gerold 2008). Thus, it is plausible to consider that the complexity of atmospheric circulation system is crucial in modulating low seasonality in the climate of this area.

Most seeds were dispersed into a narrow interval during October, period of greatest increase in volume and frequency of rainfall in SVN. Instead, in areas of seasonal tropical forests, seed rain occurs mainly in the transition between the dry and wet seasons (Penhalber & Mantovani 1997, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002, Martínez-Garza *et al.* 2011). In SVN, absence of a severe dry season is not a determinant to the seasonality regarding seed abundance. Results similar to ours have been found in the other areas of tropical forest characterized by the absence of a typical dry season (Jackson 1981, Marques & Oliveira 2008). Our results suggest that while the seasonality in fruiting phenology can be regulated by precipitation (Hilty 1980, Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Günter *et al.* 2008), the temporal variation of seed rain can be also structured by both pre- and post-dispersal processes, such as the presence of dispersers, mortality of seeds, germination and seed dormancy. From other perspective, Marques & Oliveira (2008) suggested that the plant phylogeny can be important in determining seasonality in seed dispersal in aseasonal forests. This assumption may be valid considering that aseasonal Atlantic forest share some species with the seasonally dry tropical Atlantic forests (Oliveira-Filho & Fontes 2000). However, further studies are needed to relating phylogeny with the regeneration process to improve our understanding of the factors that drive the seasonal patterns of seed rain in these communities.

#### **4.2. Seasonality of dispersal syndromes of the seed rain**

We found seasonality in the abundance of anemochorous and zoochorous seed rain. Anemochorous seeds began to be dispersed at the end of the period of lower intensity of rainfall (August) and presented a major peak in October. Zoochorous seeds were mainly dispersed after, during the period of greatest intensity of the rainfall (November to January). Peaks of abundance of seed rain were characterized by strong dominance of *Piptocarpha macropoda* (30 to 62% of annual anemochorous seed rain), one large tree species that occurs in low densities in the study areas (1 ind./ha in P1; 4 ind./ha in P2), and by *Miconia* sp. and *Coussapoa microcarpa* (both add 52 to 65% of annual

zoochorous seed rain, respectively), two midsize tree species occurring in high densities in SVN (30 ind./ha in P1; 38 ind./ha in P2) (Padgurschi *et al.* 2011). Considering that over half of the annual seed rain of *Piptocarpha* was dispersed in October, the exclusion of this species from our analysis could change the peaks of anemochorous seeds to previous months (August-September) when the rains are less frequent. This same relationship would not be valid to zoochorous seeds because *Miconia* and *Coussapoa* dispersed seeds throughout the whole year which certainly contributed to the reduced seasonality of zoochorous seed rain. Additionally, *Piptocarpha* produced heaviest fruits in relation to other species of Asteraceae, main family checked in anemochorous seed rain that previously dispersed its seeds in October. On the other hand, *Miconia* and *Coussapoa* showed small and numerous fruits, while most of the zoochorous species showed the highest fruit being dispersed during high rainfall. This suggest that the seed size may be an important factor in determining the temporal pattern of seed rain since large fruits are preferably dispersed during rainy season because the availability of water promotes the growth of fruits (Primack 1987). However, the relationship between seed size and seasonality of seed rain has rarely been investigated (Jackson 1981, Sun *et al.* 1996) and recent studies have recognized that seasonality can be better understood when considered functional traits of plants, such as growth form and seed size (Cortés-Flores 2013, Sheldon & Nadkarni 2013).

Seasonality of species richness was associated exclusively with the dispersal syndromes, wherein anemochorous species tended to be a little more seasonal than the zoochorous species. This pattern has been suggested in forests characterized by high precipitation regime along the year (Jackson 1981). Given that the anemochorous species do not compete for frugivores for seed dispersal, a more seasonal pattern in species richness is expected. However, although the peaks in the dispersion of anemochorous species have occurred between October and November, the species dispersed over a long period (July to December, Figure 3). This suggests that there is a variation of seasonality in the anemochorous species in the studied area. In addition, the median month of anemochorous species richness and abundance are slightly different suggesting that few species are responsible to the

seasonality of all seeds. Some studies have highlighted the high frequency of anemochorous species in the seed rain of montane forests (Ingel 2003, del Castillo & Pérez Ríos 2008). We also observed a wide variety of anemochorous species in studied areas showing different growth forms, as well as sizes and shapes of fruits. Nevertheless, our results suggest that wind dispersed species does not disperse exclusively in the period of greatest rain intensity in SVN, since some species can disperse between June and August when rain is less intense (Figure 3). Probably dry season is related to fruit or seed maturation, *i.e.*, diaspore desiccation, in which these diaspores can also disperse to longer distances. As seeds reach suitable site, they can germinate in the beginning of rainy season. This relationship, high anemochorous species richness in the transition between the lowest and highest rainfall months, has been observed in other tropical montane forests in Brazil (Jackson 1981) and Costa Rica (Sheldon & Nadkarni 2013).

Zoochorous species dispersed mainly between November and January. The peak of dispersion of zoochorous species richness found in this study coincides with other areas of seasonal and aseasonal tropical forests when dispersal occurs along the rainy season (Jackson 1981, Penhalber & Mantovani 1997, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002). In an area of montane forest, Jackson (1981) noted the existence of four dispersal peaks of zoochorous species throughout the year, whereas species with large fruits were only dispersed in the wettest months. In our study, the median months in which zoochory richness and abundance were similar indicate a massive dispersal regardless of species identity. Probably zoochorous species are highly dependent of water because tree species in SVN also experience water deficit (Rosado *et al.* 2012) which may compromise fleshy fruit formation and posterior dispersal. In addition, this massive dispersal may satiate seed predators, but this can have a negative effect on the recruitment probability (Wright *et al.* 2005). However, small events of zoochorous seed dispersal species throughout the year can be observed (Figure 3) which is possibly related to the minimization of dispersal competition and to avoid seed predators (Wright & Calderón 1995). Many studies on the fruiting phenology in the study region has prioritized species with fleshy

fruits and verified this pattern of weak seasonality (Talora & Morellato 2000, Martin-Gajardo & Morellato 2003). Low temporal variation in zoochorous species richness suggests that a wide variety of fruit may remain available throughout the year by reducing competition between species by dispersal animals (Wright & Calderón 1995). This is especially important because in rainforests 50 to 90% of tree and shrubs species have zoochorous fruits (Howe & Smallwood 1982) and in SVN, approximately 80% of the tree species are dispersed by birds (Martins *et al.* 2014). Therefore, two strategies of fleshy fruit dispersal are possible in SVN: (1) concentration of the dispersal for some species, related to water availability that probably diminish seed predation, and (2) asynchronous dispersal of some particular species, related to avoid seed competition.

In conclusion, the pattern of temporal variation both in abundance and species richness of anemochorous and zoochorous seed rain in SVN suggests a close resemblance to the temporal pattern of seasonal tropical forests, when anemochorous seeds are dispersed in the transition period between higher and lower precipitation and zoochorous seeds are dispersed mainly during the rainy season (Penhalber & Mantovani 1997, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002, Martínez-Garza *et al.* 2011).

#### **4.3. Influence of climate on seed rain**

In our study we found no relationship between rainfall and peaks in the total abundance of seeds and the abundance and species richness of anemochorous species. Only radiation contributed to a lesser extent with the seasonality of anemochorous species richness (site P2). Conversely, most zoochorous species dispersed seeds during the peaks of radiation and rainfall. Seed dispersal in the period of increased supply of water and light has been interpreted as an advantage for seed germination, establishment and survival of seedlings (Rathcke & Lacey 1985, van Schaik *et al.* 1993, Nathan & Muller-Landau 2000, Borchert *et al.* 2004). Alternatively, plant species have massive dispersion when animals are more active and available (Loiselle & Blake 1991, Schupp 1993, Medellín *et al.* 2000). However, some studies in tropical forests have shown the absence or weak relationship between the

abundance of frugivorous birds and the availability of fruits (Githiru *et al.* 2005, Westcott *et al.* 2005, Castro *et al.* 2012). Studies in the region suggest that the gradual change in climate along the altitudinal gradient does not limit the fruit production of tree species or alter the proportion of species within dispersal syndromes (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Martins *et al.* 2014). Thus, it is unlikely that many species of birds in lower altitude regions can move to areas of montane forest seeking the differential periods in fruit production. Thus, it is more likely that seasonality in dispersal of fleshy fruits in SVN is associated with favorable periods of maturation, establishment and seedling growth.

In seasonal forests, periods of higher anemochorous abundance and species richness have been linked with drier periods when deciduousness leaves and higher wind speeds may favor seeds dispersal (van Schaik *et al.* 1993, Morellato & Leitão-Filho 1996). In our study, the lack of relationship between precipitation and anemochory suggests a temporal shift in the dispersion toward to shorter periods of moisture, since the wind speed is not seasonal and, therefore, no temporal variation can be attributed to a higher possibility in the dispersion. However, it is possible that this period can be more favorable for the seeds to reach the forest floor, because the moisture in evergreen foliage can reduce this possibility. Still that light is an important factor in seed germination few anemochorous species seem to benefit from small variations in radiation in SVN. These results suggest that most anemochorous species should have delayed seed germination through a period of dormancy in the soil, once the seed bank in these areas is rich in anemochorous seeds (Vinha *et al.* [in prep.], Cap. 3). Dispersal during reduction of moisture can also be favorable to reduce loss of seeds in the soil by attacking pathogens (Dalling *et al.* 1998, Gallery *et al.* 2007). Thus, it is possible that the seasonality of anemochorous seed rain in SVN may be due to a temporal adjustment to the regime of high rainfall.



## 5. Conclusions

Our study shows that the seasonality in seed rain occurs in aseasonal tropical forests, contradicting our initial expectation. Moreover, seasonality in important parameters governing the life cycle of plant, such as precipitation, can be interpreted as aseasonal within the climatic classification systems. In this study, the seasonal pattern is related to seed abundance, while species richness is seasonally weak, agreeing with studies that describe the fruiting phenology of these areas (Morellato *et al.* 2000, Talora & Morellato 2000, Martin-Gajardo & Morellato 2003). However, seasonality of seed rain can be structured by other processes that affect primary dispersal, such as the presence of dispersers, mortality of seeds, germination and seed dormancy. The importance of these factors can be highlights when different functional groups and traits of species are considering, revealing underlying patterns within communities, as has been suggested in other studies that evaluated the temporal patterns of seed rain (Cortés-Flores 2013, Sheldon & Nadkarni 2013). In our study, for example, while the seasonality in the abundance of seed rain is similar to the general pattern described for other aseasonal tropical forests, when considered within the dispersal syndromes reveal a temporal pattern more similar to that of seasonal forests. However, it is possible that the factors that regulate seasonality differ between these areas. Aspects such phylogenetic relationships should be considered in future studies to improve our understanding of the factors that drive the seasonal patterns of seed rain in these ecosystems. For the other hand, although the proportion of animal and wind dispersed seeds have been different between areas the observed pattern of seasonality was the same. This suggests that the patterns observed in this study may be valid for other aseasonal forests. Thus, information generated in this study contributes to understanding the processes that structure the community and should be considered in defining strategies for management, conservation and restoration of similar ecosystems.

## Acknowledgements

We thank Wagner de Toledo, Vanderlei de Toledo, Renato Belinello for help during fieldwork, João Paulo Villani for enable support in the research field and Alexandre Mingoti for helping with separating and counting the diaspores. We thank the plant experts João Semir, João Renato Stehmann, Gustavo Shimizu, Marcelo Monge, Rubens Queiroz, Ana Paula Fortuna, João A. Martins do Carmo and Leonardo Meireles for helping with identification of seeds. This research received financial support by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP 2011/02390-5, and has been authorized by Secretaria do Meio Ambiente 013.059/2011. The climatic data was obtained by Laboratory of Climate and Biosphere – IAG/USP and we thank Dr. Humberto Ribeiro da Rocha by authorize access to the climatic data and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo for viable projects whereby the climatic data were collected and remain actually in collection: FAPESP 2012/51872-05, 2008/51120-03, 2007/57465-04, 2003/12595-07. We thank Dr. Helber de Freitas for criticism and suggestion in use of environmental data. We also thank to Mário J. Marques for help in implementation of functions as well as use of packages in R.

## References

- Agostinelli, C., A. Lund. 2011. R package: Circular Statistics (version 0.4-3). Available at: <https://r-forge.r-project.org/projects/circular> (accessed 28 April 2014).
- Batschelet, E. 1981. Circular statistics in biology. Academic Press Inc., London, U.K.
- Bazzaz, F.A., Pickett, T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 287-310.
- Behling, H. 2008. Tropical mountain forest dynamics in Mata Atlantica and northern Andean biodiversity hotspots during the late Quaternary. In: S.R. Gradstein, J. Homeier, D. Gansert (Eds). *The topical mountain forests: patterns and process in a biodiversity hotspot*. Universitätsverlag Göttingen. Biodiversity and Ecology Series, 2: 25-33.

- Borchert, R., Meyer, S.A., Felger, R.S., Porter-Bolland, L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 409-425.
- Bruijnzeel, L.A. 2005. Tropical montane cloud forests: A unique hydrological case. In: M. Bonell and L.A. Bruijnzeel (Eds). *Forests, water and people in the humid tropics*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 462-483.
- Campos, E.P., Vieira, M.F., Silva, A.F., Martins, S.V., Carmo, F.M.F., Moura, V.M., Ribeiro, A.S.S. 2009. Chuva de sementes em floresta semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 23: 451-458.
- Castro, E.R., Côrtes, M.C., Navarro, L., Galleti, M., Morellato, L.P.C. 2012. Temporal variation in the abundance of two species of thrushes in relation to fruiting phenology in the Atlantic rainforest. *Emu*, 112:137-148.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: P.J. den Boer and G.R. Gradwell (Eds). *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp. 298-310.
- Cortés-Flores, J., Andersen, E., Cornejo-Tenorio, G., Ibarra-Manríquez G. 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2013: 445-454.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D., Garwood, N. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79: 564-578.
- del Castillo, R.F., Pérez Ríos, M.A. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 433-444.
- Fisher, N.I. 1993. Statistical analysis of circular data. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Gallery, R.E., Dalling, J.W., Arnold, A.E. 2007. Diversity, host affinity, and distribution of seed-infecting fungi: a case study with *Cecropia*. *Ecology*, 88: 582-588.

- Gerold, G. 2008. Soil, climate and vegetation of tropical montane forests – a case study from the Yungas, Bolivia. In: S.R. Gradstein, J. Homeier, D. Gansert (Eds). *The topical mountain forests: patterns and process in a biodiversity hotspot*. Universitätsverlag Göttingen. Biodiversity and Ecology Series, 2: 137-162.
- Githiru, M., Bennun, L.A., Lens, L., Ogot, C.P.K.O. 2005. Spatial and temporal variation in fruit and fruit-eating birds in the Taita Hills, southeast Kenya. *Ostrich*, 76: 37–44.
- Grombone-Guaratini, M.T., Rodrigues, R.R. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 759-774.
- Grombone-Guaratini, M.T., Alves, L.F., Vinha, D., Franco, G.A.D.C. 2014. Seed rain in areas with and without bamboo dominance within an urban fragment of the Atlantic Forest. *Acta Botanica Brasilica*, 28: 76-85.
- Günter, S., Stimm, B., Cabrera, M., Diaz, M.L., Lojan, M., Ordoñez, E., Richter, M., Weber, M. 2008. Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 247-258.
- Hardesty, D.B., Parker, V.T. 2002. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology*, 164: 49-64.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A., Herre, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404: 493–495.
- Hilty, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in pacific Colombia. *Biotropica*, 12: 292-306.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31: 229-242.
- Howe, H.F., Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review Ecology Systematics*, 13: 201-228.

- Howe, H.F., Schupp, E.W., Westley, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 66: 781-791.
- Hubbell, S.P., Ahumada, J.A., Condit, R., Foster, R.B. 2001. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research*, 16: 859-875.
- Ingle, N.R. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia*, 134: 251-261.
- Jackson, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica*, 13: 121-130.
- Jammalamadaka, S.R., Sengupta, A. 2001. Topics in circular statistics. World Scientific Publishing Co., Singapore, Singapore.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104: 501-528.
- Joly, C.A., Assis, M.A., Bernacci, L.C., Tamashiro, J.Y., Campos, M.C.R., Gomes, J.A.M.A., Lacerda, M.S., Santos, F.A.M., Pedroni, F., Pereira, L.S.P., Padgurschi, M.C.G., Prata, E.M.B., Ramos, E., Torres, R.B., Rochelle, A., Martins, F.R., Alves, L.F., Vieira, S.A., Martinelli, L.A., Camargo, P.B., Aidar, M.P.M., Eisenlohr, P.V., Simões, E., Villani, J.P. & Belinello, R. 2012. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. *Biota Neotropica* 12: 123-145.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 569-574.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R., Chave, J. 2003. The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretical Perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 34: 575-604.
- Levine, J.M., Murrell, D.J., 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 549-574.

- Loiselle, B.A., Blake, J.G. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology*, 72:180-193.
- Marques, M.C.M., Oliveira, P.E.A.M. 2008. Seasonal rhythms of seed rain and seedling emergence in two tropical rain forests in southern Brazil. *Plant Biology*, 10: 596-603.
- Martínez-Garza, C., Osorio-Beristain, M., Valenzuela-Galván, D., Nicolás-Medina, A. 2011. Intra and inter-anual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 262: 2207-2218.
- Martin-Gajardo, I.S., Morellato, L.P.C. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 299-309.
- Martins, V.F., Cazotto, L.P.D., Santos, F.A.M. 2014. Dispersal spectrum of four forest types along an altitudinal range of the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biota Neotropica*, 14: 1-22.
- Medellín, R.A., Equihua, M., Amim, M.A. 2000. Bat diversity and abundance as indicator of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14: 1666-1675.
- Morellato, P.C., Leitão-Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica*, 28: 180-191.
- Morellato, P.C. 1995. As estações do ano na floresta. In: H.F. Leitão Filho & L.P. Morellato (Eds). *Ecologia de uma floresta tropical urbana – reserva de Santa Genebra*. Editora da Unicamp, Campinas, SP, pp. 37-41.
- Morelato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32: 811-823.
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F., Hudson, I.L. 2010. Applications of Circular Statistics in Plant Phenology: A Case Studies Approach. In: I.L. Hudson & M.R. Keatley (Eds.). *Phenological research*. Springer, Dordrecht, the Netherlands, pp. 339–359.
- Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Calderón, O., Condit, R. & Hubbell, S.P. 2008. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 96: 653-667.

- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Nathan, R., Safriel, U.N., Noy-Meir, I. Schiller, G. 1999. Seed release with-out fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. *Journal of Ecology*, 87: 659-669.
- Nathan, R., Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree*, 15: 278-285.
- Ng, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 129-162.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32: 793-810.
- Padgurschi, M.C.G., Pereira, L.S., Tamashiro, J.Y., Joly, C.A. 2011. Floristic composition and similaritie between areas of Montane Atlantic Rainforest, São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica*, 11: 139-152.
- Penhalber, E.F., Mantovani, W. 1997. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 20: 205-220.
- Primack, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 409-430.
- Rathcke, B., Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:179-214.
- Rees, M. 1994. Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *The American Naturalist*, 144: 43-64.
- Rosado, B.H.P., Oliveira, R.S., Joly, C.A., Aidar, M.P.M., Burgess, S.S.O. 2012. Diversity in nighttime transpiration behavior of woody species of the Atlantic Rain Forest, Brazil. *Agricultural and Forest Meteorology*, 158: 13-20.

- Saulei, S.M., Swaine, M.D. 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *The Journal of Ecology*, 76: 1133-1152.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108: 15-29.
- Sheldon, K.S., Nadkarni, N.M. 2013. Spatial and temporal variation of seed rain in the canopy and on the ground of a tropical cloud forest. *Biotropica*, 45: 549-556.
- Sun, C., Kaplin, B.A., Kristensen, K.A., Munyaligoga, V., Mvukiyumwami, J., Kajond, K., Moermondet, T. 1996. Tree Phenology in a Tropical Montane Forest in Rwanda. *Biotropica*, 28: 668-681.
- Tabarelli, M., Mantovani, W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology*, 148: 149-155.
- Talora, D.C., Morellato, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23: 13-26.
- van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, New York.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 24: 353-377.
- Westcott, D.A., Bradford, M.G., Dennis, A.J., Lipsett-Moore, G. 2005. Keystone fruit resources and Australia's tropical rain forests. In: J.L. Dew & J.P. Boubli (Eds.). *'Tropical fruits and frugivores: the search for strong interactors'*. Springer: Dordrecht, the Netherlands, pp. 237–260.
- Wright, S.J., Calderón, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*, 83: 937-948.
- Wright, S.J. Muller-Landau, H.C., Calderón, O., Hernandez, A. 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a Neotropical forest. *Ecology*, 86: 848-860.
- Zar, J.H. 2010. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey, USA, 944p.



### Supplementary Material

**Table S1.** List of species per family showing seed abundance and their respective ecological attributes of seed rain in two plots (P1 e P2) of Atlantic Montane tropical forest, in Santa Virgínia Nucleus, Serra do Mar State Park, Brazil, from August 2011 to July 2013.

| Family/Species                                | Habit | DM  | Abundance of Seeds |         |
|---|-------|-----|--------------------|---------|
|   |       |     | Área P1            | Área P2 |
| AMARANTHACEAE                                 |       |     |                    |         |
| <i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth      | Vine  | Ane | 5                  | 12589   |
| ANNONACEAE                                    |       |     |                    |         |
| <i>Guatteria australis</i> A.-St.Hil.         | Tree  | Zoo | 96                 | 28      |
| APOCYNACEAE                                   |       |     |                    |         |
| Apocynaceae sp. # 1                           | -     | Ane | 1                  | 1       |
| Apocynaceae sp. # 2                           | -     | Ane | 6                  | 8       |
| Apocynaceae sp. # 3                           | -     | Ane | 21                 | 1       |
| AQUIFOLIACEAE                                 |       |     |                    |         |
| <i>Ilex brevicuspis</i> Reissek               | Tree  | Zoo | 1596               | 66      |
| ARACEAE                                       |       |     |                    |         |
| <i>Anthurium</i> sp.                          | Herb  | -   | 6                  | 12      |
| ARALIACEAE                                    |       |     |                    |         |
| <i>Schefflera</i> sp.                         | Tree  | Zoo | 279                | 19      |
| ARECACEAE                                     |       |     |                    |         |
| <i>Euterpe edulis</i> Mart.                   | Palm  | Zoo | 348                | 2144    |
| <i>Geonoma gamiova</i> Barb. Rodr.            | Palm  | Zoo | 14                 | 82      |
| <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman | Palm  | Zoo | -                  | 1       |
| Arecaceae sp. # 1                             | Palm  | Zoo | 2                  | -       |
| ASTERACEAE                                    |       |     |                    |         |
| <i>Dasyphyllum</i> sp.                        | -     | Ane | 264                | -       |
| <i>Mikania</i> cf. <i>myriocephala</i> DC.    | Vine  | Ane | 362                | 1173    |
| <i>Mikania laevigata</i> Sch.Bip. Ex Baker    | Vine  | Ane | 2868               | 3741    |
| <i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker      | Tree  | Ane | 7436               | 12194   |
| <i>Senecio</i> sp.                            | -     | Ane | 486                | 40      |
| <i>Vernonanthura petiolaris</i> (DC.) H. Rob. | Tree  | Ane | 89                 | 9405    |
| <i>Vernonanthura puberula</i> (Less.) H. Rob. | Tree  | Ane | 27                 | 461     |
| Asteraceae sp. # 1                            | -     | Ane | 281                | 590     |
| Asteraceae sp. # 2                            | -     | Ane | 18                 | 57      |
| Asteraceae sp. # 3                            | -     | Ane | 3                  | 1       |
| Asteraceae sp. # 4                            | -     | Ane | 46                 | 24      |
| Asteraceae sp. # 5                            | -     | Ane | 38                 | 89      |
| Asteraceae sp. # 6                            | -     | Ane | 7                  | -       |
| Asteraceae sp. # 7                            | -     | Ane | -                  | 7       |
| Asteraceae sp. # 8                            | -     | Ane | 1                  | -       |

(Capítulo 1) - Continuação Tabela S1:

| Family/Species  | Habit | DM  | Abundance of Seeds |         |
|---|-------|-----|--------------------|---------|
|   |       |     | Área P1            | Área P2 |
| BIGNONIACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Jacaranda montana</i> Morawetz                                   | Tree  | Ane | 26                 | -       |
| Bignoniaceae sp. # 1  | Vine  | Ane | 3                  | 78      |
| Bignoniaceae sp. # 2  | Vine  | Ane | 1                  | -       |
| Bignoniaceae sp. # 3  | -     | Ane | -                  | 1       |
| BORAGINACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Cordia sellowiana</i> Cham.                                      | Tree  | Zoo | -                  | 46      |
| CHRYSOBALANACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Licania hoehnei</i> Pilg.  | Tree  | Zoo | 3                  | 4       |
| COMBRETACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Terminalia</i> sp.   | Tree  | Ane | -                  | 58      |
| EUPHORBIACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.                                  | Tree  | Zoo | 220                | -       |
| <i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.                   | Tree  | Zoo | -                  | 177     |
| <i>Croton macrobothrys</i> Baill.                                   | Tree  | Aut | 50                 | 51      |
| <i>Delachampia</i> sp.  | Vine  | Zoo | 1                  | -       |
| <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong                               | Tree  | Zoo | 63                 | 2       |
| FABACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Inga marginata</i> Willd.  | Tree  | Zoo | -                  | 35      |
| <i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.                                  | Tree  | Zoo | -                  | 1       |
| <i>Inga</i> sp.   | Tree  | Zoo | 4                  | 5       |
| <i>Machaerium brasiliense</i> Vogel                                 | Tree  | Ane | 15                 | 5       |
| HUMIRIDACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Vantanea compacta</i> (Schnizl.) Cuatrec.                        | Tree  | Zoo | 1                  | -       |
| LAURACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn.                               | Tree  | Zoo | -                  | 63      |
| <i>Cryptocarya saligna</i> Mez.                                     | Tree  | Zoo | -                  | 3       |
| <i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez                          | Tree  | Zoo | 6                  | 3       |
| <i>Ocotea daphnifolia</i> (Meisn.) Mez                              | Tree  | Zoo | 66                 | -       |
| <i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez                                   | Tree  | Zoo | 11                 | 16      |
| <i>Ocotea</i> sp. # 1   | Tree  | Zoo | 2                  | -       |
| <i>Ocotea</i> sp. # 2   | Tree  | Zoo | -                  | 17      |
| MALPIGHIACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Byrsonima salzmänniana</i> A. Juss.                              | Tree  | Zoo | 1                  | -       |
| <i>Heteropterys</i> sp.   | -     | Ane | 11                 | 1       |
| <i>Mascagnia</i> sp.  | Vine  | Ane | 5                  | -       |
| MELASTOMATACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Miconia</i> sp.  | Tree  | Zoo | 5356               | 3577    |
| <i>Tibouchina pulchra</i> Cogn.                                     | Tree  | Ane | 8                  | 17      |
| MELIACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Guarea macrophylla</i> sub. <i>tuberculata</i> (Vell) T.D. Penn. | Tree  | Zoo | 2                  | 24      |

(Capítulo 1) - Continuação Tabela S1:

| Family/Species                                       | Habit | DM  | Abundance of Seeds |         |
|--|-------|-----|--------------------|---------|
|  |       |     | Area P1            | Area P2 |
| MENISPERMACEAE                                       |       |     |                    |         |
| <i>Abuta selloana</i> Eichler                        | Vine  | Zoo | 5                  | -       |
| MONIMIACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Mollinedia</i> sp.                                | Tree  | Zoo | 12                 | 7       |
| MORACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Ficus guaranitica</i> Chodat                      | Tree  | Zoo | 18                 | 3245    |
| MYRTACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Calyptanthus gradifolia</i> O. Berg.              | Tree  | Zoo | 4                  | 169     |
| <i>Calyptanthus lucida</i> Mart. Ex DC.              | Tree  | Zoo | 16                 | 782     |
| <i>Calyptanthus</i> sp. # 1                          | Tree  | Zoo | 4                  | -       |
| <i>Calyptanthus</i> sp. # 2                          | Tree  | Zoo | -                  | 3       |
| <i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk          | Tree  | Zoo | 1                  | 169     |
| <i>Eugenia excelsa</i> O. Berg.                      | Tree  | Zoo | 13                 | 1       |
| <i>Eugenia multicostata</i> D. Legrand.              | Tree  | Zoo | 6                  | -       |
| <i>Eugenia neolanceolata</i> Sobral                  | Tree  | Zoo | -                  | 3       |
| <i>Eugenia prasina</i> O. Berg                       | Tree  | Zoo | 128                | 21      |
| <i>Eugenia</i> sp.                                   | Tree  | Zoo | 3                  | 50      |
| <i>Marlierea excoriata</i> Mart.                     | Tree  | Zoo | 16                 | -       |
| <i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.                  | Tree  | Zoo | -                  | 25      |
| <i>Myrcia spectabilis</i> DC.                        | Tree  | Zoo | 42                 | 22      |
| <i>Myrcia</i> sp.                                    | Tree  | Zoo | 71                 | 14      |
| <i>Neomitranthes glomerata</i> (D.Legrand) D.Legrand | Tree  | Zoo | 4                  | 43      |
| <i>Psidium</i> sp.                                   | Tree  | Zoo | 6                  | 1       |
| Myrtaceae sp. # 1                                    | Tree  | Zoo | 1                  | 2       |
| Myrtaceae sp. # 2                                    | Tree  | Zoo | 1                  | -       |
| Myrtaceae sp. # 3                                    | Tree  | Zoo | 1                  | -       |
| Myrtaceae sp. # 4                                    | Tree  | Zoo | 4                  | 5       |
| Myrtaceae sp. # 5                                    | Tree  | Zoo | 1                  | 14      |
| Myrtaceae sp. # 6                                    | Tree  | Zoo | 6                  | -       |
| Myrtaceae sp. # 7                                    | Tree  | Zoo | 12                 | 26      |
| Myrtaceae sp. # 8                                    | Tree  | Zoo | 43                 | 10      |
| Myrtaceae sp. # 9                                    | Tree  | Zoo | 2                  | -       |
| Myrtaceae sp. # 10                                   | Tree  | Zoo | -                  | 3       |
| NYCTAGINACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Guapira nitida</i> (Mart. Ex J.A.Schmidt) Lundell | Tree  | Zoo | -                  | 1       |
| <i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz                | Tree  | Zoo | 27                 | 6       |
| PASSIFLORACEAE                                       |       |     |                    |         |
| <i>Passiflora sidifolia</i> M.Roem.                  | Vine  | Zoo | -                  | 105     |
| PHYLLANTACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão               | Tree  | Zoo | 3                  | 13      |
| POACEAE: BAMBUSOIDEAE                                |       |     |                    |         |
| <i>Chusquea</i> sp.                                  | Vine  | Zoo | 7                  | 56      |

(Capítulo 1) - Continuação Tabela S1:

| Family/Species  | Habit | DM  | Abundance of Seeds |         |
|---|-------|-----|--------------------|---------|
|   |       |     | Area P1            | Area P2 |
| POLYGONACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Triplaris americana</i> L.   | Tree  | Ane | 1                  | -       |
| PRIMULACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Myrsine gardneriana</i> A.DC.  | Tree  | Zoo | 49                 | 37      |
| <i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze                                | Tree  | Zoo | 6                  | -       |
| PROTEACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Roupala montana</i> var. <i>brasiliensis</i> (Klotzsch) K.S. Edwards | Tree  | Ane | 1                  | -       |
| ROSACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.                                      | Tree  | Zoo | 2                  | 4       |
| RUBIACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Amaioua intermedia</i> Mart.   | Tree  | Zoo | 34                 | 5       |
| <i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K. Schum.                         | Tree  | Aut | 309                | 606     |
| <i>Faramea</i> sp.  | -     | Zoo | 353                | 682     |
| <i>Psychotria vellosiana</i> Benth.                                     | Tree  | Zoo | 12                 | 15      |
| <i>Psychotria</i> sp.   | -     | Zoo |                    | 2       |
| Rubiaceae sp. # 1   | -     | Zoo | 32                 | 7       |
| Rubiaceae sp. # 2   | -     | Zoo | 17                 | 5       |
| SALICACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Casearia obliqua</i> Spreng.   | Tree  | Zoo | 64                 | 374     |
| SAPINDACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Cupania furfuracea</i> Radlk.  | Tree  | Zoo | -                  | 2       |
| <i>Matayba guianensis</i> Aubl.   | Tree  | Zoo | 27                 | 39      |
| <i>Paullinia</i> cf. <i>seminuda</i> Radlk.                             | Vine  | Zoo | -                  | 22      |
| <i>Paullinia</i> sp.  | Vine  | Zoo | 5                  | 44      |
| SAPOTACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler                             | Tree  | Zoo | 333                | 66      |
| <i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.                            | Tree  | Zoo | 10                 | -       |
| <i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni                          | Tree  | Zoo | -                  | 5       |
| SMILACACEAE   |       |     |                    |         |
| <i>Smilax</i> sp.   | Vine  | Zoo | 3                  | -       |
| SOLANACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Solanum diploconos</i> (Mart.) Bohs                                  | Shrub | Zoo | -                  | 14      |
| <i>Solanum granuloseprosum</i> Dunal                                    | Tree  | Zoo | -                  | 8       |
| <i>Solanum nigrescens</i> M. Martens & Galeotti                         | Shrub | Zoo | 73                 | 6       |
| <i>Solanum odoriferum</i> Vell.   | Vine  | Zoo | -                  | 165     |
| <i>Solanum</i> sp. # 1  | -     | Zoo | -                  | 2       |
| <i>Solanum</i> sp. # 2  | -     | Zoo | 1                  | 1       |
| <i>Solanum</i> spp.   | -     | Zoo | 17                 | 571     |
| Solanaceae sp. # 1  | -     | Zoo | 2                  | -       |
| Solanaceae sp. # 2  | -     | Zoo | 6                  | 12      |
| SYMPLOCACEAE  |       |     |                    |         |
| <i>Symplocos laxiflora</i> Benth.                                       | Tree  | Zoo | 1                  | 2       |

(Capítulo 1) - Continuação Tabela S1:

| Family/Species                               | Habit | DM  | Abundance of Seeds |               |
|--|-------|-----|--------------------|---------------|
|  |       |     | Área P1            | Área P2       |
| TRIGONIACEAE                                 |       |     |                    |               |
| <i>Trigonía</i> sp.                          | Vine  | Ane | 7                  | 1             |
| URTICACEAE                                   |       |     |                    |               |
| <i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.            | Tree  | Zoo | 897                | 654           |
| <i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini | Tree  | Zoo | 5626               | 7717          |
| VIOLACEAE                                    |       |     |                    |               |
| <i>Anchietea</i> sp.                         | Vine  | Ane | -                  | 13            |
| WINTERACEAE                                  |       |     |                    |               |
| <i>Drimys brasiliensis</i> Miers             | Tree  | Zoo | 750                | 95            |
| Undetermined                                 |       |     |                    |               |
| Undet. # 1                                   | -     | Zoo | 4                  | 5             |
| Undet. # 2                                   | -     | Zoo | 1                  | -             |
| Undet. # 3                                   | -     | -   | 2                  | -             |
| Undet. # 4                                   | -     | -   | 1                  | 5             |
| Undet. # 5                                   | -     | -   | 1                  | -             |
| Undet. # 5                                   | -     | -   | 1                  | -             |
| <b>TOTAL</b>                                 |       |     | <b>29.259</b>      | <b>62.904</b> |

Habit: Herb = herbaceous, Vine = vine, Tree = tree, Shrub = shrub, Palm = palm; Dispersal mode (DM): Zoo = zoochory, Ane = anemochory, Aut = autochory.

**Table S2:** Descriptive circular statistics of environmental and biotic data: median, approximate peak month, mean vector length ( $r$ ) and Kuiper test (uniformity) for environmental and biotic variables to plots P1 and P2 to each year of sample. Values significant at 0.05 are indicated by asterisk. Acronyms are represented by: PAR (maximum photosynthetically active radiation), VPD (vapour pressure deficit). Measurements taken in micrometeorological tower (Tw) and understory of each plot (H-P1 and H-P2) are indicated.

| Variables/Sites                | Year 1 |            |      |             | Year 2 |            |      |             |
|--------------------------------|--------|------------|------|-------------|--------|------------|------|-------------|
|                                | Median | Peak Month | $r$  | Kuiper Test | Median | Peak Month | $r$  | Kuiper Test |
| <b>Environmental Variables</b> |        |            |      |             |        |            |      |             |
| Total Rainfall                 | 354°   | Dec        | 0.22 | 2.57*       | 23°    | Jan        | 0.45 | 4.10*       |
| Frequency of Rainfall          | 354°   | -          | 0.08 | 1.52        | 23°    | Jan        | 0.16 | 2.00*       |
| PAR                            | 354°   | Dec-Jan    | 0.15 | 1.93*       | 327°   | Nov-Dec    | 0.13 | 1.79*       |
| Photoperiod                    | 354°   | -          | 0.07 | 1.35        | 354°   | -          | 0.08 | 1.42        |
| Mean Temperature (Tw)          | 23°    | -          | 0.09 | 1.40        | 354°   | -          | 0.11 | 1.60        |
| Mean Temperature (H-P1)        | 23°    | -          | 0.09 | 1.40        | 354°   | -          | 0.11 | 1.60        |
| Mean Temperature (H-P2)        | 23°    | -          | 0.09 | 1.40        | 354°   | -          | 0.11 | 1.60        |
| Amplitude Temperature (Tw)     | 298°   | -          | 0.03 | 1.22        | 269°   | -          | 0.07 | 1.47        |
| Amplitude Temperature (H-P1)   | 298°   | -          | 0.04 | 1.22        | 269°   | -          | 0.07 | 1.47        |
| Amplitude Temperature (H-P2)   | 298°   | -          | 0.06 | 1.43        | 239°   | -          | 0.09 | 1.57        |
| Mean Relative Humidity         | 3°     | -          | 0.04 | 1.15        | 23°    | -          | 0.03 | 1.06        |
| Amplitude Relative Humidity    | 298°   | -          | 0.03 | 1.32        | 269°   | -          | 0.11 | 1.67        |
| VPD                            | 354°   | -          | 0.07 | 1.58        | 298°   | Oct-Nov    | 0.14 | 1.87*       |
| Wind Speed                     | 53°    | -          | 0.02 | 1.05        | 354°   | -          | 0.06 | 1.26        |
| <b>Site P1</b>                 |        |            |      |             |        |            |      |             |
| Total Seed Abundance           | 327°   | Nov-Dec    | 0.35 | 3.39*       | 298°   | Oct-Nov    | 0.41 | 4.02*       |
| Anemochorous Abundance         | 269°   | Sep-Oct    | 0.68 | 6.00*       | 269°   | Sep-Oct    | 0.73 | 6.57*       |
| Zoochorous Abundance           | 354°   | Dec-Jan    | 0.38 | 3.71*       | 327°   | Nov-Dec    | 0.29 | 3.30*       |
| Total Species Richness         | 327°   | Nov-Dec    | 0.18 | 2.13*       | 327°   | -          | 0.11 | 1.66        |
| Anemochorous Species Richness  | 298°   | Oct-Nov    | 0.27 | 2.74*       | 269°   | Sep-Oct    | 0.33 | 3.15*       |
| Zoochorous Species Richness    | 354°   | Dec-Jan    | 0.19 | 2.13*       | 354°   | -          | 0.12 | 1.69        |
| <b>Site P2</b>                 |        |            |      |             |        |            |      |             |
| Total Seed Abundance           | 298°   | Oct-Nov    | 0.35 | 3.26*       | 298°   | Oct-Nov    | 0.44 | 3.67*       |
| Anemochorous Abundance         | 298°   | Oct-Nov    | 0.53 | 4.37*       | 269°   | Sep-Oct    | 0.55 | 4.58*       |
| Zoochorous Abundance           | 23°    | Jan        | 0.39 | 3.39*       | 354°   | Dec-Jan    | 0.34 | 3.63*       |
| Total Species Richness         | 327°   | Nov-Dec    | 0.16 | 1.93*       | 327°   | -          | 0.11 | 1.53        |
| Anemochorous Species Richness  | 298°   | Oct-Nov    | 0.19 | 2.18*       | 298°   | Oct-Nov    | 0.13 | 1.83*       |
| Zoochorous Species Richness    | 354°   | Dec-Jan    | 0.18 | 2.04*       | 23°    | -          | 0.11 | 1.66        |

## CAPÍTULO 2

# **Influência da chuva de sementes na composição de espécies e na estrutura espacial do banco de sementes em uma floresta tropical Montana**

Daniella Vinha, Valéria Forni Martins, Jorge Yoshio Tamashiro, Carlos Alfredo Joly,  
Flavio Antonio Maës dos Santos

Vinha, D. (autor para correspondência, [dvinha@gmail.com](mailto:dvinha@gmail.com)): Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, CP 6109, Campinas, SP, 13083-970, Brasil.

Martins, V.F. ([valeriafm@gmail.com](mailto:valeriafm@gmail.com)): Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e Educação, Centro de Ciências Agrárias, CP 153, Araras, SP, 13600-970, Brasil.

Tamashiro, J.Y. ([tamashi@unicamp.br](mailto:tamashi@unicamp.br)): Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, CP 6109, Campinas, SP, 13083-970, Brasil.

Joly, C.A. ([cjoly@unicamp.br](mailto:cjoly@unicamp.br)): Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, CP 6109, Campinas, SP, 13083-970, Brasil.

Santos, F.A.M. ([fsantos@unicamp.br](mailto:fsantos@unicamp.br)): Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, CP 6109, Campinas, SP, 13083-970, Brasil.

**Normas de Formatação Bibliográfica:** Journal of Vegetation Science





## RESUMO

**Questão:** O banco de sementes apresenta acoplamento espacial com a chuva de sementes como resultado da limitação de sementes?

**Localização:** Floresta Atlântica Montana, Sudeste do Brasil.

**Métodos:** Em duas parcelas (100 x 100 m), nós utilizamos 100 coletores de sementes para monitorar a chegada de sementes durante 19 meses e comparamos com três avaliações semestrais do banco de sementes da serapilheira e do solo em um desenho amostral sistemático. A influência da vegetação arbórea sobre a composição florística da chuva de sementes e etapas subsequentes de regeneração (banco de sementes da serapilheira e do solo) foi determinada com *Blocked Multi-Response Permutation Procedures* (MRBP). Nós avaliamos a estrutura espacial em cada etapa de regeneração e a associação espacial entre elas usando *Spatial Analysis by Distance Indices* (SADIE).

**Resultados:** Não houve diferenças na composição florística entre a vegetação e chuva de sementes e nem entre chuva de sementes e fases subsequentes de regeneração. Em todas as etapas de regeneração, houve um padrão não aleatório de distribuição de sementes, sendo mais pronunciado no banco de sementes do solo. O acoplamento espacial entre todas as etapas de regeneração ocorreu somente em uma das áreas. Na outra, houve acoplamento entre chuva de sementes e banco de sementes da serapilheira, mas essas duas vias não foram acopladas com o banco de sementes do solo.

**Conclusões:** Nosso estudo demonstrou que a limitação de sementes influencia a estrutura espacial em todas as etapas de regeneração devido à importante contribuição da chuva de sementes na composição de espécies do banco de sementes do solo e da serapilheira. A heterogeneidade espacial resulta em locais com alto *input* de sementes enquanto outros permanecem disponíveis para o recrutamento. A distribuição espacial do banco de sementes pode ser fortemente acoplada com a chuva de sementes, mas esse padrão pode variar entre diferentes habitats.

**Palavras-chave:** Seed dispersal, Spatial Analysis by Distance Indices (SADIE), tropical Montane forests, Atlantic forest, Seed limitation, Spatial association



## 1. Introdução

Entender as causas da variabilidade na dispersão de sementes e suas consequências sobre a dinâmica de populações de plantas e comunidades é um dos principais desafios na pesquisa ecológica (Sutherland *et al.* 2013). A avaliação do modo como as sementes são depositadas no solo da floresta e seu destino subsequente representa um ponto de partida inicial para esse entendimento, uma vez que é nessa etapa que o molde para o recrutamento de plântulas é formado, influenciando diversos aspectos da regeneração natural (Jordano & Herrera 1995; Schupp & Fuentes 1995). Por esse motivo, a dispersão da semente é um processo chave no entendimento do padrão espacial de populações e da dinâmica de comunidades (Nathan & Muller-Landau 2000; Wang & Smith 2002).

Em florestas tropicais, a chuva de sementes representa uma das principais vias de regeneração natural (Alvarez-Buylla & García Barrios 1991), contribuindo com sementes que são dispersas localmente e com aquelas que chegam vindas de áreas mais distantes na paisagem (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). Muitas sementes de espécies arbóreas falham em alcançar todos os locais potenciais para o recrutamento de plântulas, o que tem sido entendido como limitação de sementes e que pode ser decorrente tanto da baixa disponibilidade de sementes no ambiente, quanto da limitação na atividade de animais dispersores (Nathan & Muller-Landau 2000; Levin *et al.* 2003). Ainda que os diferentes modos de dispersão possam ampliar as chances de alcance de locais seguros para o recrutamento de plântulas, a consistência no agrupamento de sementes e de plântulas dentro dos diferentes modos (biótico *vs.* abiótico) e principais vetores de dispersão (aves, mamíferos, vento, etc.), tem sido verificada em estudos abrangendo um amplo espectro de espécies em florestas tropicais no Panamá e na Malásia (Seidler & Plotkin 2006; Muller-Landau *et al.* 2008), além de outras localidades (Clark *et al.* 2005).

Como resultado, os processos de limitação de sementes são amplamente difundidos em espécies tropicais, podendo influenciar a dinâmica populacional de plantas e a distribuição espacial, uma vez que o adensamento de sementes ao redor da planta parental reduz o sucesso no recrutamento de plântulas e aumenta a mortalidade de sementes (Harms *et al.* 2000; Wright *et al.* 2005). Assim, a

heterogeneidade espacial na chuva de sementes tem sido verificada em diferentes estudos que, em sua maioria, oferecem evidências indiretas da influência dos processos de limitação de sementes nessa fase da regeneração (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993; Loiselle *et al.* 1996; Hubbell *et al.* 1999, Dalling *et al.* 2002; Murray & García-C 2002; Terborgh *et al.* 2002; del Catillo & Pérez Ríos 2008; Muller-Landau *et al.* 2008; Grombone-Guaratini *et al.* 2014).

Se a dispersão de sementes é espacialmente limitada, seu padrão de deposição pode exercer forte influência sobre o padrão espacial do banco de sementes, tanto daquelas que ficam retidas na serapilheira como no solo, uma vez que uma porção substancial do banco de sementes se origina da chuva de sementes local (Saulei & Swaine 1988; Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990; Alvarez-Buylla & García-Barrios 1991; Dalling *et al.* 1998; Dalling *et al.* 2002). Entretanto, devido à sua dependência mais direta com os eventos de frutificação e atividade de agentes dispersores, a chuva de sementes pode apresentar uma estrutura espacial mais relacionada à limitação de sementes, enquanto o banco de sementes pode não ser influenciado tão diretamente, porque a dormência das sementes e os processos de pós-dispersão podem favorecer a reorganização espacial de sementes no solo (Murray & García-C 2002; Castillo & Stevenson 2010). As sementes que ficam retidas na serapilheira, por outro lado, podem ter sua estrutura espacial mais relacionada com a da chuva de sementes, uma vez que elas são mais representativas de eventos mais recentes da dispersão primária (Fenner & Thompson 2005).

Diversos estudos têm contribuído para o entendimento de fatores que influenciam a estrutura espacial do banco de sementes, onde espécies individuais comumente presentes no solo de florestas tropicais têm sido utilizadas como modelo, tais como, *Cecropia* spp., *Miconia* spp. e *Trema micranta* (L.) Blum. (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990; Alvarez-Buylla & Garcia-Barrios 1991; Dalling *et al.* 1997, Dalling *et al.* 1998). Para essas espécies, um padrão espacial agrupado tem sido verificado ao redor da planta parental com curtas distâncias de dispersão sendo alcançadas. Outros estudos investigaram a atividade de patógenos e predadores de um subconjunto maior da diversidade de espécies presentes no banco de sementes, ressaltando a importância dos processos de pós-dispersão

sobre sua estrutura espacial (Murray & Garcia-C 2002). Entretanto, características de dispersão, dormência e tamanho das sementes, sua susceptibilidade diferencial a patógenos e predadores no solo, diferenças na composição florística, além das características físicas do habitat, podem influenciar a estrutura espacial do banco de sementes (Levey & Byrne 1993; Fenner & Thompson 2005; Gallery *et al.* 2010), de maneira que o padrão espacial pode diferir em diferentes escalas.

Uma vez que o enfoque dado sobre a estrutura espacial do banco de sementes tem sido voltado para o nível de populações, generalizações não podem ser feitas em escalas espaciais mais amplas, considerando simultaneamente diferentes espécies. Locais que recebem grande quantidade de sementes podem, potencialmente, funcionar como “*hotspots*” de regeneração natural, influenciando planos de manejo e conservação de populações de plantas (Hampe *et al.* 2008). Por esse motivo, a avaliação simultânea de um amplo espectro de espécies dentro de diferentes comunidades torna-se necessária para ampliar a previsibilidade da regeneração natural e permitir interpretações mais realistas.

Limitações analíticas têm sido provavelmente, um dos principais entraves no avanço do conhecimento sobre a estrutura espacial nas etapas de regeneração (ver Butler & Chazdon 1998). Muitos estudos têm quantificado a heterogeneidade espacial sem um desenho amostral espacialmente explícito, restringindo as inferências apenas a padrões de não-aleatoriedade (Perry *et al.* 1999). Sendo a dispersão de sementes um fenômeno ecológico espacialmente estruturado, técnicas que trabalham em múltiplas escalas ao mesmo tempo em que controlam a autocorrelação espacial presente nos dados, são necessárias para permitir comparações sem viés dos estimadores de origem e destino das sementes (Hampe *et al.* 2008) e ainda oferecem uma ótima oportunidade para o levantamento de hipóteses sobre processos biológicos subjacentes, especialmente aqueles relacionados com a demografia, predação e competição entre espécies (Legendre 1993; Legendre & Legendre 1998; Fortin & Dale 2005). Técnicas como *Spatial Analysis by Distance Indices* (Perry *et al.* 1999; Winder *et al.* 2001) estão disponíveis e são apropriadas para os propósitos aqui descritos, embora raramente tenham sido empregadas nos estudos que avaliam propriedades espaciais entre fases de regeneração natural (Freund *et al.* 2014).

O principal objetivo de nosso estudo foi determinar o grau de influência da heterogeneidade espacial da chuva de sementes sobre a estrutura espacial do banco de sementes do solo e da serapilheira. Para isso, nós respondemos as seguintes perguntas: (i) a chuva de sementes tem origem na vegetação estabelecida localmente? (ii) o banco de sementes da serapilheira representa um subconjunto da composição de espécies da chuva de sementes? (iii) o banco de sementes do solo representa um subconjunto da composição de espécies da chuva de sementes? (iv) a chuva de sementes apresenta estrutura espacial heterogênea? (v) heterogeneidade espacial da chuva de sementes é consistente no banco de sementes (do solo e da serapilheira) e resulta no acoplamento espacial entre essas fases?

Considerando que uma porção substancial de sementes do solo pode ter origem local, *i.e.*, a partir da chuva de sementes autóctones (*e.g.* Saulei & Swaine 1988; Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990; Dalling *et al.* 1998; 2002), nós esperamos encontrar semelhanças na composição florística entre as etapas de regeneração, o que resultaria em uma estrutura espacial heterogênea influenciada pela limitação de sementes e no acoplamento espacial entre todas as etapas.

## **2. Métodos**

### **2.1. Área de estudo**

O Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) abriga 315 mil hectares de floresta tropical úmida, localizada na região nordeste do Estado de São Paulo, Brasil, sendo uma área com alto endemismo de espécies, prioritária para a conservação da biodiversidade (Myers *et al.* 2000). Esse estudo foi realizado em trechos de Floresta Ombrófila Densa Montana (*sensu* Oliveira-Filho & Fontes 2000), localizados no PESM, especificamente no núcleo Santa Virgínia (23°17' a 23°24'S e 45°03' a 45°11'W), com altitude variando de 850 a 1100 m. Solos dos tipos Latossolo Vermelho-Amarelo, Cambissolo e Litólico são predominantes na região do Núcleo Santa Virgínia (Tabarelli & Mantovani 2000), com textura franco-argilo-arenosa, elevada acidez na camada superficial e reserva nutricional restrita aos primeiros

centímetros de solo (Martins 2010). O clima regional é tropical chuvoso, com chuvas bem distribuídas ao longo do ano, do tipo Cwa segundo classificação de Köppen (1948). A precipitação média anual é de 2500 mm, com médias mensais superiores a 60 mm. O volume mensal de chuvas é reduzido no período mais frio (Maio-Agosto), sem caracterizar uma estação tipicamente seca. A temperatura média anual é de 22,5°C, com média mensal mínima de 19°C no inverno e máxima de 25°C no verão (dados não publicados, H.R. Rocha). Levantamentos florísticos realizados nos mesmos locais em que esse estudo foi conduzido revelaram a existência de 265 espécies arbóreas distribuídas em 51 famílias, sendo Myrtaceae, Lauraceae, Fabaceae e Monimiaceae as mais importantes em termos de número de espécies (Padgurschi *et al.* 2011). Espécies importantes para frugívoros, como *Euterpe edulis* Mart., *Myrcia spectabilis* DC., *Licania hoehnei* Pilg., *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, *Bathysa australis* (A.St.-Hil.) K. Schum., *Ocotea catharinensis* Mez. e *Crysophyllum viride* (Mart.) Bohs são as mais abundantes no Núcleo. Nessas áreas, 5% dos indivíduos apresentam sistema de dispersão abiótico e 91,6% biótico. De acordo com estudos realizados em 4 ha de floresta em Santa Virgínia, foi verificado que para 14,1% do total de indivíduos arbóreos, os mamíferos são os principais agentes de dispersão e para 84% as aves são os agentes principais (Martins *et al.* 2014).

## 2.2. Coleta de dados

A estrutura espacial da chuva de sementes e do banco de sementes foi avaliada em duas parcelas de 1 hectare (distantes cerca de 800 m) no núcleo Santa Virgínia, denominadas P1 e P2 (respectivamente correspondentes aos plots K e N do projeto temático Biota Gradiente Funcional). Ambas as áreas apresentam o mesmo posicionamento geográfico em relação ao Norte e o relevo é levemente ondulado, com maior grau de inclinação na área P1. Em cada parcela, 100 sub-parcelas de 10 x 10 m foram estabelecidas, sendo o levantamento florístico da vegetação arbórea ( $PAP \geq 4,8$  cm) previamente realizado por Padgurschi (2010) e Pereira (2011). A chuva de sementes foi amostrada por um período de 24 meses (agosto/2011 a fevereiro/2013), usando 50 coletores circulares (total de 14.5

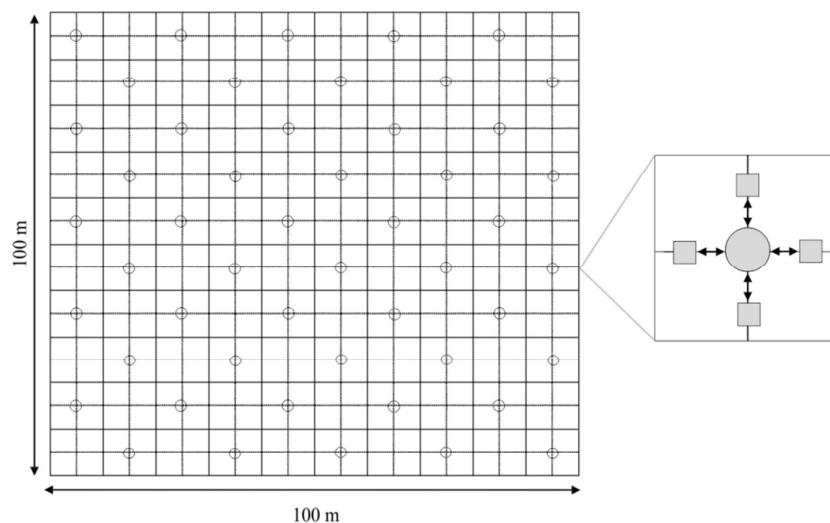
m<sup>2</sup>) em cada local, com tela de tecido sintético de abertura de 1 mm para permitir a passagem da água. Os coletores foram suspensos por tubos de PVC a 50 cm de altura do solo para evitar predação por pequenos mamíferos ou roedores e instalados regularmente no hectare, preferencialmente dispostos na porção central das sub-parcelas (Figura 1). Mensalmente, todo o material depositado foi coletado e seco em estufa a 60° C para facilitar a remoção de frutos e sementes aderidos à folhagem. Após separação, os diásporos foram quantificados e identificados mediante auxílio de lupa. Consideramos diásporos qualquer unidade de dispersão (frutos, infrutescências e/ou sementes individuais) que apresentaram suas estruturas íntegras e aparentemente viáveis (daqui em diante, serão referidos coletivamente como sementes).

O banco de sementes foi coletado em quatro períodos distintos (agosto/2011 e 2012, fevereiro/2012 e 2013) nas mesmas parcelas nas quais foram instalados os coletores de sementes. Os locais das coletas foram definidos *a priori*, alocados a uma distância de aproximadamente 1 metro ao redor do coletor, sem repetição (Figura 1). As amostras de solo foram coletadas mediante auxílio de um molde metálico (0.25 m x 0.25 m, 0.05 m de profundidade), totalizando 3.12 m<sup>2</sup> de solo amostrado em cada período de cada área. As amostras de solo foram individualmente depositadas em bandejas plásticas (0.30 m x 0.30 m, 0.05 m de profundidade) e dispostas em casa de vegetação, sob condições de disponibilidade de luz (46,3% da radiação fotossinteticamente ativa externa) e irrigação periódica para permitir o maior número possível de emergência de plântulas (Heerdt *et al.* 1996). A entrada de diásporos contaminantes foi controlada por meio de 20 bandejas contendo vermiculita dispostas aleatoriamente entre as amostras na casa de vegetação, sendo tais espécies excluídas das análises. A germinação foi registrada durante o período de 6 meses para cada coleta e ao final do terceiro mês, todas as plântulas foram contadas e, quando necessário, removidas para cultivo individual até que seu desenvolvimento permitisse obter a identificação taxonômica. Após a remoção de todas as plântulas, o solo foi revolvido para permitir a exposição de sementes remanescentes, sendo avaliado por mais três meses. Tendo em vista que muitas sementes ficam retidas na serapilheira e contribuem para a formação



do banco de sementes (Simpson *et al.* 1989), nós coletamos separadamente a camada de material imediatamente acima de cada amostra de solo, quantificamos e identificamos as sementes seguindo os critérios adotados para o estudo da chuva de sementes.

Toda a identificação das espécies foi realizada por meio de literatura especializada, consulta ao material herborizado proveniente dos levantamentos florísticos das áreas e confirmação de especialistas. A correspondência florística foi facilitada por meio de observação de árvores frutificando no campo, já previamente identificadas e mapeadas em cada sub-parcela. Assim, a presença de um determinado fruto no coletor foi relacionada com a ocorrência de frutificação de árvores vizinhas e a conferência de sua identificação prévia. Para espécies abundantes, mas pertencentes a outras formas de vida (por exemplo, lianas), a correspondência florística entre coletor e solo foi feita por meio da germinação das sementes e seu cultivo. Isso permitiu determinar quais plântulas presentes no banco de sementes tiveram origem na chuva de sementes, ainda que uma identificação completa (*i.e.* em nível específico) não tenha sido alcançada em todos os casos.



**Figura 1.** Modelo esquemático da distribuição de coletores nas parcelas e locais de coletas das amostras de banco de sementes no núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. Círculos representam os coletores de sementes e quadrados as coletas de solo e serapilheira realizadas a cada 6 meses. Setas indicam a distância preferencial de 1 m ao redor do coletor para as coletas de solo. Note que a representação não está em escala.

### **2.3. Análise de dados**

Todas as análises de composição florística e de estrutura e associação espacial foram realizadas considerando a somatória de sementes depositadas nos coletores durante 19 meses de coleta (agosto/2011 a fevereiro/2013) da chuva de sementes. Para o banco de sementes nós consideramos a somatória das plântulas registradas em três períodos de estudo do banco de sementes (fevereiro/2012, 2013 e agosto/2012) que ocorreram durante a amostragem da chuva de sementes. Nós desconsideramos a primeira coleta do banco de sementes, uma vez que não tínhamos registros da chuva de sementes prévia para essa coleta e desconsideramos os 5 meses finais de chuva de sementes, uma vez que essa deposição não influenciou as coletas anteriores de banco de sementes. Desse modo, todas as coletas de banco de sementes ocorreram durante o período de deposição da chuva de sementes em cada área.

#### **2.3.1. Análise da composição florística**

Para determinar a origem da chuva de sementes, ou seja, se ela resulta de espécies presentes no local (autóctones) ou de outras localidades (alóctones), nós utilizamos os registros de espécies arbóreas presentes na vegetação em cada parcela e comparamos com a composição florística da chuva de sementes em cada uma das áreas. A composição florística da chuva de sementes também foi comparada com a do banco de sementes da serapilheira e do solo, com a finalidade de determinar sua influência nessas etapas de regeneração. Nesse último caso, nós determinamos a proporção de sementes e espécies no banco de sementes (serapilheira ou solo) que também foram presentes na chuva de sementes, considerando todas as formas de vida.

Para essas comparações, espécies de um mesmo gênero cujas sementes ou plântulas não puderam ser distinguidas em nível específico na chuva de sementes ou banco de sementes, *e.g.* *Miconia* spp., *Mikania* spp., *etc.*, foram agrupadas como uma única espécie (ver lista de espécies no material suplementar, Tabela S1). *Tibouchina pulcra* Cogn. (Melastomataceae), uma das espécies arbóreas mais abundantes no solo, teve seu registo de ocorrência na chuva de sementes restrito aos seus frutos, uma

vez que o tamanho de suas sementes não permitiu a retenção nos coletores ( $<1$  mm), limitando nossa capacidade de quantificar sua abundância com precisão. Exclusivamente para essa espécie, nós estimamos o número de sementes presentes em cada coletor, baseada na média de sementes/cápsula (Brito & Sazima 2012). Esse procedimento foi adotado considerando a importante contribuição dessa espécie no banco de sementes do solo das áreas. Nós consideramos que esse procedimento seria mais informativo do padrão espacial do banco de sementes do que a exclusão dessa espécie das análises, porque os locais onde foram registrados os maiores números de plântulas no banco de sementes do solo também foram aqueles em que registramos a ocorrência das cápsulas nos coletores ou na serapilheira. Uma vez que as sementes dessa espécie têm dispersão anemocórica e, portanto, altamente limitada (Muller-Landau *et al.* 2008), consideramos que esse procedimento não aumentaria a probabilidade de erro em nossas análises, dado que vetores bióticos não estão envolvidos em sua dispersão. Adicionalmente, a probabilidade de que sementes dessa espécie pudessem ser encontradas em coletores vizinhos foi considerada baixa, dado o distanciamento mínimo entre eles (14,14 m).

As comparações de composição florística foram feitas com base em uma matriz de presença/ausência. Nós usamos *Blocked Multi-Response Permutation Procedures* (MRBP), um procedimento não-paramétrico pareado (escala de sub-parcela) que testa a hipótese nula de ausência de diferença na composição florística entre dois ou mais grupos (McCune & Grace 2002). O MRBP tem a vantagem de não requerer pressupostos de distribuição normal multivariada ou homogeneidade de variâncias, comumente inerentes aos dados de comunidades. O teste é baseado na comparação entre as distâncias de dissimilaridade dentro de grupos e entre os grupos. A composição de espécies difere entre grupos quando a média de dissimilaridade dentro dos grupos é menor do que a média de dissimilaridade entre grupos. Com base nas distâncias pareadas intra-grupo, uma média global ponderada ( $\delta$  esperado) é calculada e comparada com a distância média observada ( $\delta$  observado), por meio de permutações dos dados, que determinam o valor de  $p$  ao nível de significância de 5%. O parâmetro de correção do tamanho amostral ( $A$ ) determina o resultado do teste, sendo calculado por:

$A = 1 - (\delta \text{ observado} / \delta \text{ esperado})$ . O parâmetro  $A=1$  (seu valor máximo) quando todas as espécies estão igualmente distribuídas dentro dos grupos, sendo o  $\delta$  observado igual a zero (similaridade total). Quando a heterogeneidade dentro dos grupos é igual à esperada pelo acaso, o valor de  $A=0$ . Se a heterogeneidade dentro dos grupos é menor do que a esperada pelo acaso, então  $A<0$  (ausência de similaridade). Quando as análises são baseadas em um número amostral grande, como em nosso estudo, valores de  $p$  tendem a ser significativos, devendo a interpretação dos resultados ser baseada nos valores de  $A$  (McCune & Grace 2002). Nas comparações entre grupos, o limite crítico de confiança ( $p<0,05$ ) foi corrigido pela função de Bonferroni (Zar 2010). As análises foram feitas com o programa PC-ORD versão 6.0 (McCune and Mefford 2011).

### 2.3.2. Análises espaciais

Nós utilizamos o método denominado *Spatial Analysis by Distance Indices* (SADIE) para determinar a estrutura espacial em cada etapa de regeneração e a associação espacial entre elas, incluindo todas as espécies. Esse método analisa o padrão espacial de dados de contagem espacialmente referenciados em diferentes escalas, sem que estes necessitem seguir uma distribuição determinada, enquanto controla a autocorrelação espacial (Perry 1998, Perry *et al.* 1999).

SADIE permite acessar o padrão espacial por meio de medidas de distâncias padronizadas que identificam áreas de alta (agrupamentos) e de baixa contagem (intervalo) distantes umas das outras no espaço bidimensional e calcula uma medida de distância até a regularidade ( $D$ ), ou seja, o número mínimo de movimentos necessários para que o arranjo espacial de uma variável seja o mais regular possível. Quanto maiores os valores de  $D$ , maior a agregação espacial nos dados (Perry 1998). A significância estatística do valor observado de  $D$  é determinada por meio de testes de permutação, onde diversos arranjos dos dados são estabelecidos aleatoriamente entre os pontos da amostra e um novo valor de  $D$  é calculado e comparado com uma distribuição de frequências de distâncias gerada. A divisão do valor de regularidade observado ( $D_{obs}$ ) pelo valor de regularidade esperado ( $D_{esp}$ ) obtido nas

permutações produz um índice de agregação ( $I_a$ ). Esse valor é utilizado para descrever o padrão espacial dos dados. Valores de  $I_a = 1$  indicam arranjo espacial aleatório dos dados;  $I_a > 1$  indica arranjo espacial agrupado e  $I_a < 1$  indica arranjo espacial regular (Perry 1998, Perry *et al.* 1999). A significância estatística dos valores de  $I_a$  é obtida pela proporção de valores de  $D_{esp}$  iguais ou maiores que o valor observado. Quando  $D_{obs} > D_{esp}$ , a hipótese nula de arranjo espacial aleatório é rejeitada em favor da hipótese alternativa de arranjo espacial agregado maior do que o esperado pelo acaso. Alternativamente, se  $D_{obs} < D_{esp}$ , a hipótese nula é rejeitada em favor da hipótese alternativa de que o arranjo espacial é mais regular do que seria esperado pelo acaso (Perry 1998, Perry *et al.* 1999).

Outros dois índices são calculados para quantificar o grau em que cada unidade amostral contribui para o padrão espacial global dos dados, permitindo identificar espacialmente a presença de unidades doadoras ou de alta contagem ( $\bar{r}_i$ ) e de unidades receptoras ou de baixa contagem ( $\bar{r}_j$ ). Valores de  $\bar{r}_i$  são positivos, e quando maiores que 1.5 indicam agrupamento de unidades amostrais doadoras. Ao contrário, valores de  $\bar{r}_j$  são negativos e quando menores que -1.5 indicam agrupamento de unidades amostrais receptoras. Valores fora desse intervalo indicam estrutura espacial aleatória de unidades doadoras e receptoras (Perry *et al.* 1999). As significâncias estatísticas de  $\bar{r}_i$  e  $\bar{r}_j$  são dadas pela comparação de seus valores médios com valores de permutações, tal como ocorre com  $I_a$ .

Tais métodos descritos acima foram utilizados para determinar o padrão espacial em cada etapa de regeneração. Todas as análises espaciais seguiram métodos não-paramétricos, após verificação da ausência de normalidade dos dados determinada por meio da relação variância/média e pela relação de simetria na distribuição dos dados (*skewness*).

SADIE tem a vantagem de determinar a estrutura espacial através de índices que descrevem a relação espacial entre as amostras de uma variável, de modo que os resultados obtidos são condicionados unicamente pela heterogeneidade espacial presente nos dados (Perry *et al.* 1999, Hampe *et al.* 2008). Por esse motivo, diferenças na área amostral entre as etapas de regeneração não influenciam os resultados de associação espacial. Para uma avaliação segura da associação espacial

entre variáveis, ambos os dados devem ter sido tomados nas mesmas coordenadas do espaço (Perry & Dixon 2002). Comparações nas quais os índices de ambas as amostras coincidem em termos de áreas doadoras ou receptoras, contribuem para a correlação positiva. Ao contrário, se uma variável apresenta unidades doadoras e a outra variável apresenta unidades receptoras (ou vice-versa) em seus correspondentes espaciais, a correlação será negativa. Essas comparações são descritas pelo índice de associação global  $X$ , que alcança valores entre +1 (associação espacial completa) e -1 (dissociação espacial completa), e quando zero indica independência espacial. A significância estatística de  $X$  é estimada por meio de permutações dos índices  $x_i$  e  $x_j$ , com nível de significância de  $X$  corrigido pelo procedimento de Bonferroni (Winder *et al.* 2001). Todas as análises de SADIE foram realizadas com o programa SADIEShell v.1.22 (Conrad 2001) e mapas de isolinhas com o programa Surfer v.8.01 (Golden Software Inc., Golden, CO, US, 2002).

### **3. Resultados**

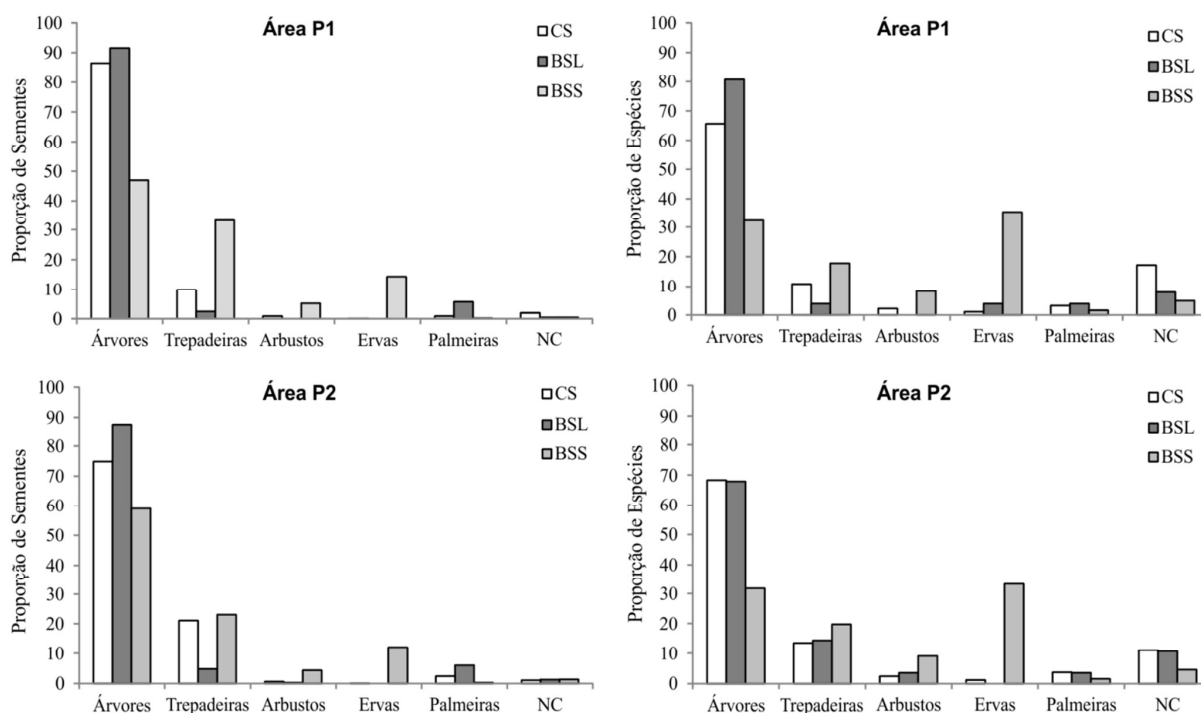
#### **3.1. Composição florística entre as etapas de regeneração**

Em todas as etapas de regeneração natural obtivemos um total de 114 espécies (42290 sementes/plântulas) na área P1 e 119 espécies (82153 sementes/plântulas) na área P2. Espécies não identificadas corresponderam a menos de 1% da abundância total de sementes/plântulas e riqueza de espécies em cada etapa de regeneração das duas áreas (Material Suplementar, Tabela S1). Na área P2, a chuva de sementes apresentou duas vezes mais sementes em comparação com a área P1. Do mesmo modo, o banco de sementes da serapilheira (67%) e o banco de sementes do solo (33%) da área P2 foram maiores em termos de abundância em relação à área P1 (Tabela 1).

**Tabela 1.** Abundância de sementes/plântulas e riqueza de espécies em cada etapa de regeneração: chuva de sementes (CS), banco de sementes da serapilheira (BSL) e banco de sementes do solo (BSS) em duas parcelas (P1 e P2) de floresta Atlântica Montana, no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil.

|                              | Área P1 |     |      | Área P2 |      |      |
|------------------------------|---------|-----|------|---------|------|------|
|                              | CS      | BSL | BSS  | CS      | BSL  | BSS  |
| Número de Sementes/Plântulas | 36918   | 916 | 4456 | 73443   | 2776 | 5934 |
| Número de Espécies           | 78      | 24  | 53   | 79      | 26   | 59   |

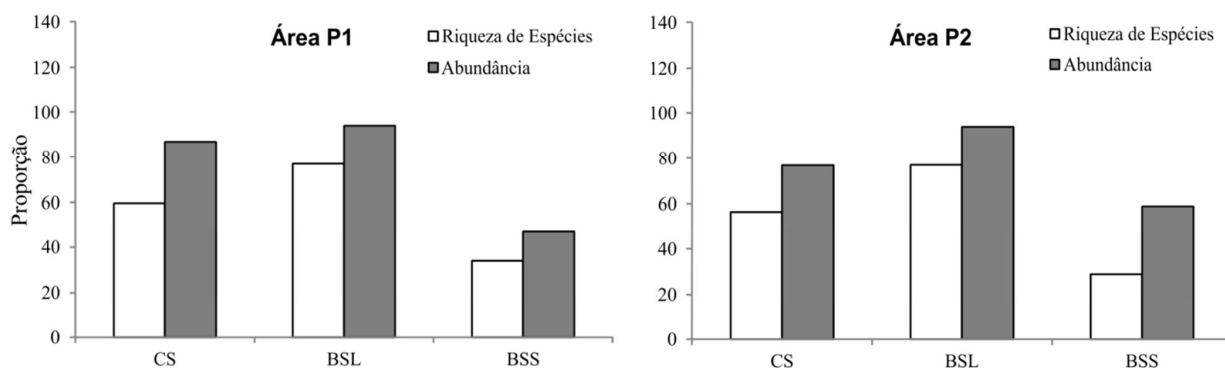
A chuva de sementes e o banco de sementes da serapilheira foram caracterizados pela grande proporção de espécies e abundância de sementes arbóreas nas duas áreas. Por outro lado, o banco de sementes do solo apresentou maior proporção de espécies herbáceas nas áreas P1 e P2 (35,5% e 33,3%, respectivamente), seguido de espécies arbóreas (32,3% e 31,8%, respectivamente) e de trepadeiras (17,7% e 19,7%, respectivamente). No entanto, em termos de abundância, o banco de sementes do solo apresentou maior proporção de espécies arbóreas nas áreas P1 (47%) e P2 (58,9%) (Figura 2).



**Figura 2.** Abundância de sementes e riqueza de espécies de acordo com o hábito na chuva de sementes (CS), banco de sementes da serapilheira (BSL) e banco de sementes do solo (BSS) em duas parcelas (área P1 e P2) de floresta Atlântica Montana, no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. NC: não classificado.

Mais da metade das espécies registradas na chuva de sementes correspondeu a espécies arbóreas presentes na vegetação local (59,7% em P1 e 56,4% em P2), o que foi equivalente a 87% e 76,8% do total de sementes, respectivamente. Essas proporções foram maiores para o banco de sementes da serapilheira, onde mais de 77% das espécies e 94% da abundância total de sementes corresponderam a espécies arbóreas locais, em cada uma das áreas. Para o banco de sementes do solo, uma porção pequena de espécies (34% na área P1 e 28,8% na área P2) presentes na vegetação contribuiu com 46,8% a 58,8% do total de plântulas nas áreas P1 e P2, respectivamente (Figura 3).





**Figura 3.** Proporção de sementes e de espécies arbóreas presentes na vegetação local que ocorreram na chuva de sementes (CS), banco de sementes da serapilheira (BSL) e banco de sementes do solo (BSS) em duas parcelas (área P1 e P2) de floresta Atlântica Montana, no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar.

A chuva de sementes contribuiu com 100% das espécies e sementes verificadas no banco de sementes da serapilheira nas duas áreas. Para o banco de sementes do solo, aproximadamente 32% das espécies foram adicionadas via chuva de sementes, o que correspondeu a 80% das plântulas recrutadas em cada uma das áreas. Além disso, entre 26,4% (área P1) e 23,7% (área P2) das espécies contidas na serapilheira também foram presentes no banco de sementes do solo, o que correspondeu a cerca de metade das sementes presentes no solo em cada uma das áreas. Como resultado, não houve diferença na composição florística entre a vegetação e fases de regeneração. Do mesmo modo, a composição florística não diferiu entre as etapas de regeneração, como indicado pelos valores de A, muito próximos a zero (Tabela 2).

**Tabela 2.** Comparação da composição florística arbórea entre a vegetação e etapas da regeneração natural: chuva de sementes e banco de sementes da serapilheira e do solo em duas áreas de Floresta Montana (P1 e P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. Valores do teste de permutação de resposta múltipla (A) são apresentados, juntamente com os parâmetros que o descrevem.

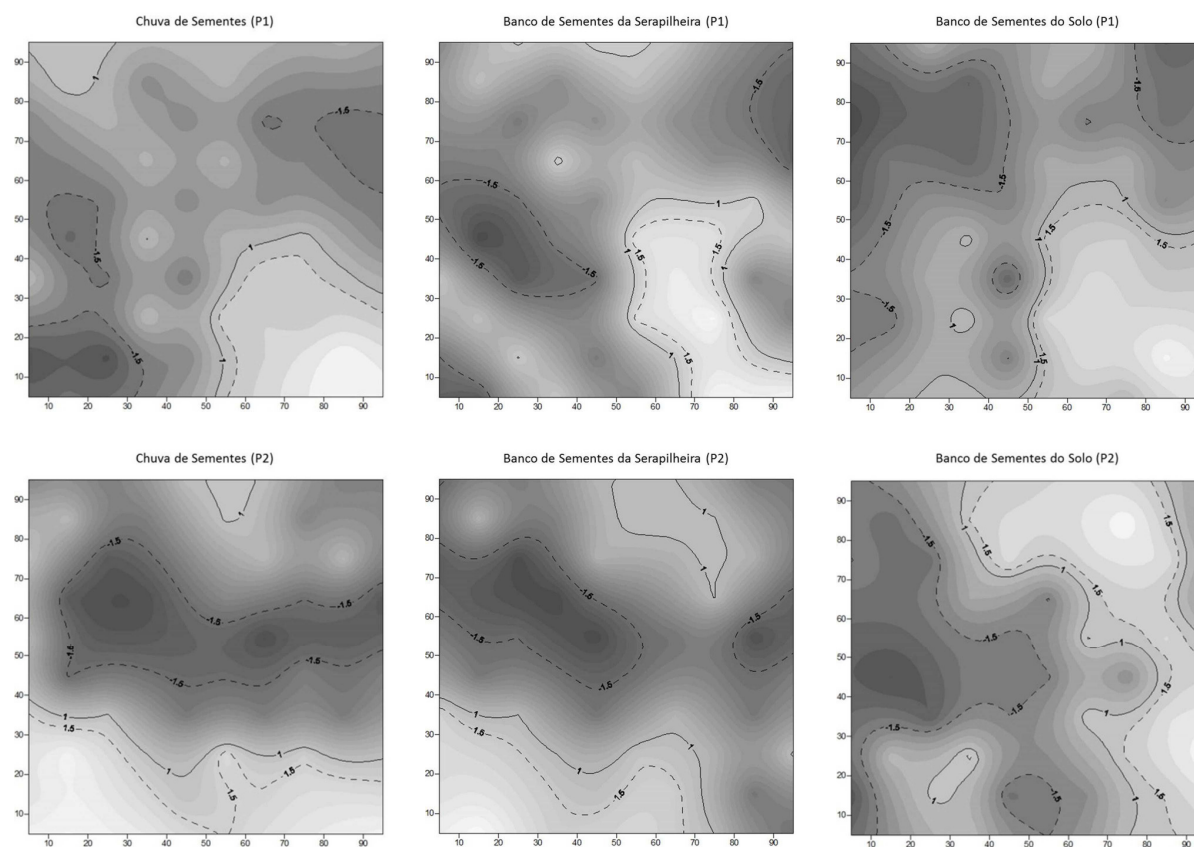
| Área P1   | $\delta_{Obs}$ | $\delta_{Exp}$ | Variância | Skewness | T     | p    | A    |
|---|----------------|----------------|-----------|----------|-------|------|------|
| Árvores vs. Chuva de Sementes                                   | 4.26           | 4.36           | 0.000     | -0.006   | -3.74 | 0.00 | 0.02 |
| Árvores vs. Banco de Sementes da Serapilheira                   | 2.22           | 2.30           | 0.000     | -0.178   | -2.74 | 0.00 | 0.03 |
| Árvores vs. Banco de Sementes do Solo                           | 2.48           | 2.51           | 0.000     | -0.024   | -1.69 | 0.04 | 0.01 |
| Chuva de Sementes vs. Banco de Sementes da Serapilheira         | 4.22           | 4.32           | 0.000     | -0.012   | -5.52 | 0.00 | 0.02 |
| Chuva de Sementes vs. Banco de Sementes do Solo                 | 4.36           | 4.41           | 0.000     | -0.007   | -2.71 | 0.00 | 0.01 |
| Banco de Sementes da Serapilheira vs. Banco de Sementes do Solo | 3.70           | 3.78           | 0.000     | -0.047   | -3.63 | 0.00 | 0.01 |
| <b>Área P2</b>  |                |                |           |          |       |      |      |
| Árvores vs. Chuva de Sementes                                   | 4.78           | 4.89           | 0.000     | -0.086   | -5.45 | 0.00 | 0.02 |
| Árvores vs. Banco de Sementes da Serapilheira                   | 2.22           | 2.30           | 0.000     | -0.178   | -2.74 | 0.00 | 0.03 |
| Árvores vs. Banco de Sementes do Solo                           | 2.48           | 2.51           | 0.000     | -0.024   | -1.69 | 0.04 | 0.01 |
| Chuva de Sementes vs. Banco de Sementes da Serapilheira         | 4.02           | 4.11           | 0.000     | 0.005    | -5.59 | 0.00 | 0.02 |
| Chuva de Sementes vs. Banco de Sementes do Solo                 | 4.71           | 4.77           | 0.000     | -0.023   | -3.72 | 0.00 | 0.01 |
| Banco de Sementes da Serapilheira vs. Banco de Sementes do Solo | 3.81           | 3.91           | 0.358     | -0.033   | -5.19 | 0.00 | 0.02 |

### 3.2. Estrutura espacial e associações espaciais entre etapas de regeneração

Um padrão espacial não aleatório da abundância de sementes foi observado em cada uma das etapas de regeneração (chuva de sementes, banco de sementes da serapilheira e banco de sementes do solo) das duas áreas estudadas, como indicado por valores de  $I_a$  significativamente maiores que 1 (Tabela 3). Entretanto, valores de  $r_i$  e  $r_j$  foram menores que 1.5 e maiores que -1.5, tanto para a chuva de sementes, como para o banco de sementes da serapilheira, indicando que unidades amostrais doadoras e receptoras, respectivamente, apresentaram estrutura espacial aleatória nessas etapas de regeneração. Por outro lado, o banco de sementes do solo apresentou um padrão espacial agrupado tanto para unidades doadoras como receptoras, além dos maiores valores de agregação em relação às demais etapas de regeneração analisadas (Tabela 3). Mapas de isolinhas em cada uma das etapas são apresentados na Figura 4.

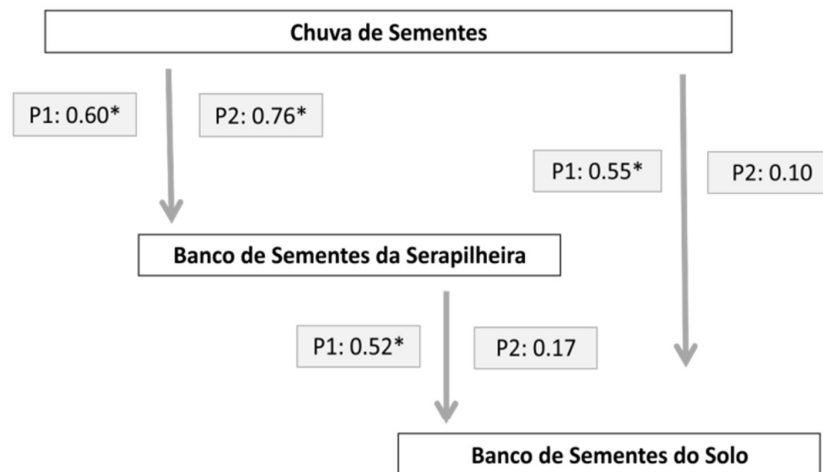
**Tabela 3.** Índice de agrupamento ( $Ia$ ), índice de agrupamentos de baixa contagem ( $\chi j$ ) e índice de agrupamentos de alta contagem ( $\chi i$ ) para a abundância de sementes em diferentes fases de regeneração em duas áreas de Floresta Atlântica Montana (P1 e P2) no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia. Valores significativos de  $P$  ( $<0.05$ ) são indicados por asteriscos.

| Etapas de Regeneração             | P1    |          |          | P2    |          |          |
|-----------------------------------|-------|----------|----------|-------|----------|----------|
|                                   | $Ia$  | $\chi j$ | $\chi i$ | $Ia$  | $\chi j$ | $\chi i$ |
| Chuva de Sementes                 | 1.45* | -1.38*   | 1.41*    | 1.53* | -1.39*   | 1.45*    |
| Banco de Sementes da Serapilheira | 1.46* | -1.29*   | 1.30*    | 1.37* | -1.41*   | 1.30*    |
| Banco de Sementes do Solo         | 2.24* | -2.03*   | 1.90*    | 1.99* | -1.84*   | 1.65*    |

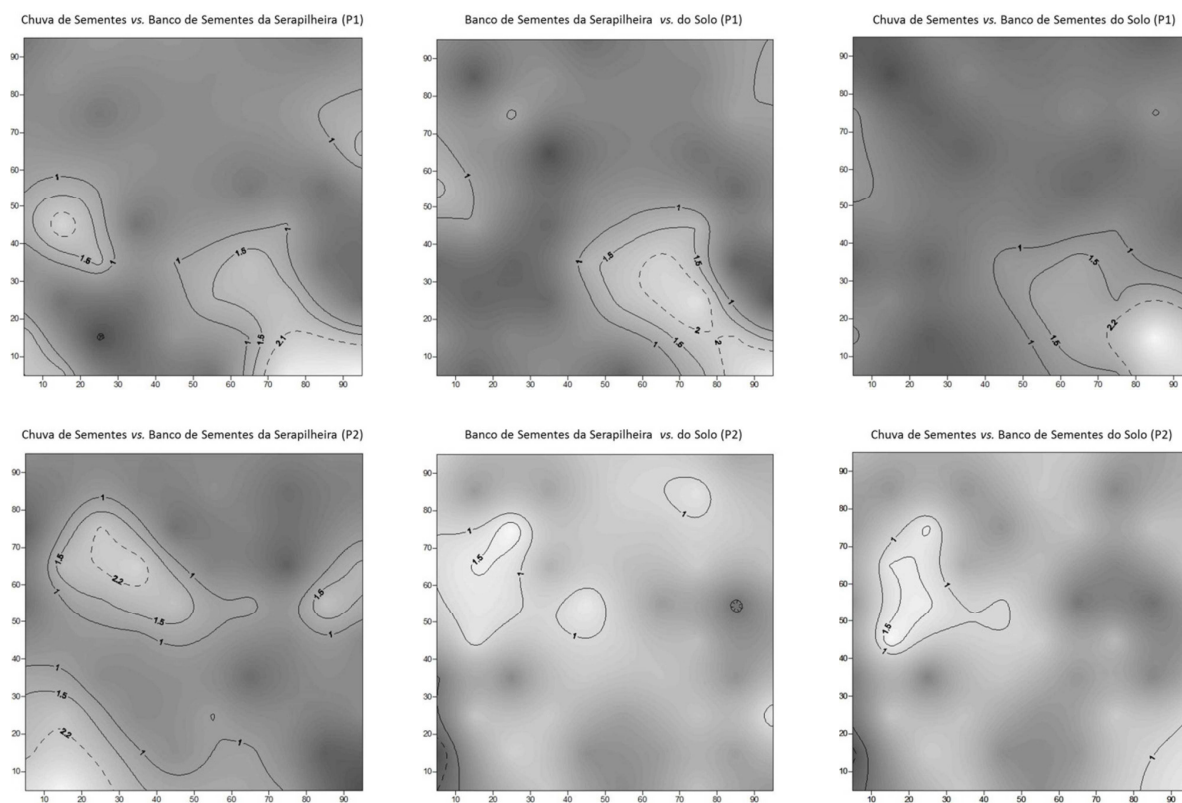


**Figura 4.** Estrutura espacial em cada etapa de regeneração natural em duas áreas de Floresta Atlântica Montana (P1 e P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. Regiões mais escuras, ou unidades de baixa contagem de sementes ( $\chi j < -1.5$ ), e regiões mais claras, ou unidades de alta contagem de sementes ( $\chi i > 1.5$ ), são delimitadas por linhas pontilhadas. Áreas de agrupamentos são indicadas por linhas contínuas com valores maiores que 1.0. Cada quadrado representa uma área de 100 x 100 m.

Houve forte acoplamento espacial entre a chuva de sementes e o banco de sementes da serapilheira nas duas áreas avaliadas. Entretanto, somente uma das áreas (P1) apresentou associação espacial entre todas as etapas de regeneração via sementes. Na área P2, tanto a chuva de sementes como o banco de sementes da serapilheira não apresentaram acoplamento espacial com o banco de sementes do solo (Figura 5). Mapas de isolinhas para associação espacial entre as etapas de regeneração são apresentados na figura 6.



**Figura 5.** Valores do índice de associação local ( $X$ ) para a abundância de sementes entre as etapas da regeneração natural em duas parcelas de Floresta Atlântica Montana (Áreas P1 e P2) no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia. Valores de  $X$  indicados por asteriscos indicam nível de significância de  $p < 0.05$ . Setas indicam a etapas de regeneração comparadas.



**Figura 6.** Associação espacial entre as etapas de regeneração natural em duas áreas de Floresta Atlântica Montana (P1 e P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. Regiões mais escuras representam unidades de baixa contagem de sementes ( $\chi^2 < -1.5$ ) e as mais claras ( $\chi^2 > 1.5$ ), unidades de alta contagem de sementes. Áreas de agrupamentos são indicadas por linhas contínuas com valores maiores que 1.0. Linhas pontilhadas representam intervalos de confiança das associações espaciais, quando presentes. Cada quadrado representa uma área de 100 x 100 m.

## 4. Discussão

### 4.1. Padrão espacial nas etapas de regeneração

Diversos estudos têm acessado os padrões de agrupamentos e distâncias de dispersão de sementes e plântulas de muitas espécies tropicais (Seidler & Plotkin 2006, Muller-Landau *et al.* 2008). Entretanto, amostragens espacialmente extensivas são necessárias em diferentes estandes de florestas com a finalidade de capturar a variabilidade do ambiente e as interações de forças que limitam o recrutamento (Clark *et al.* 1999). Nesse estudo, nós consideramos as propriedades espaciais do *pool* de espécies que ocorrem nas fases de regeneração natural objetivando detectar padrões na escala de comunidade e a relação espacial entre elas. Como esperado, a agregação de sementes ocorreu em todas as etapas de regeneração avaliadas, sugerindo que processos que levam à limitação de sementes para espécies individuais são consistentes em escalas espaciais mais amplas.

Mais de dois terços da chuva de sementes foi constituído por espécies arbóreas presentes na vegetação local e isso repercutiu nas etapas posteriores de regeneração, gerando similaridade florística entre elas. Isso sugere que os padrões de agregação nas etapas de regeneração foram principalmente formados pelas espécies se reproduzindo no local e que houve um baixo incremento de sementes alóctones. Portanto, eventos de dispersão de sementes a longa distância parecem ter pouca influência sobre o molde de regeneração formado.

Na escala de um hectare, nossos resultados demonstram que alguns locais são extremamente ricos em sementes, enquanto outros são pobremente abastecidos pela chuva de sementes, o que afeta as etapas posteriores de regeneração. O padrão espacial heterogêneo na chuva de sementes tem sido observado tanto para espécies individuais, como dentro de determinadas guildas e explicado por processos que levam a limitação no recrutamento, como a baixa produção de sementes e a baixa atividade de dispersores (Dalling *et al.* 1998, Hubbell *et al.* 1999, Murray & García-C 2002, del Castillo & Pérez Ríos 2008). Nossos resultados estão de acordo com esses estudos, uma vez que o

padrão espacial da chuva de sementes foi dependente da reprodução de espécies no local, provavelmente refletindo a limitação de sementes comumente verificada em muitas espécies tropicais (Muller-Landau *et al.* 2008). Entretanto, nosso estudo ressalta a ocorrência de manchas de agregação de sementes que poderiam indicar a existência de *hotspots* de regeneração se elas contribuírem qualitativamente com o incremento de diversidade no recrutamento (Hampe *et al.* 2008). Por outro lado, locais com baixa ocorrência de sementes podem representar oportunidades para o estabelecimento de espécies que eventualmente alcancem esses locais por meio da dispersão (Schupp *et al.* 2002). Isso sugere que a multiplicidade de processos envolvidos com a dispersão das sementes não é suficiente para permitir que elas alcancem todos os locais potenciais para o recrutamento (Hampe *et al.* 2008), podendo inclusive afetar outras vias de regeneração.

O banco de sementes da serapilheira teve sua estrutura espacial muito parecida com a da chuva de sementes. Além disso, apenas *ca.* de 25% das espécies que ocorreram na serapilheira foram compartilhadas com o banco de sementes do solo. Desse modo, a total dependência florística e espacial do banco de sementes da serapilheira em relação à chuva de sementes e a baixa proporção de espécies capazes de adentrar ao solo, demonstra que essa camada funciona como um filtro, retendo as sementes de maior tamanho e permitindo a passagem de pequenas sementes para o banco de sementes do solo (Farrell *et al.* 2012). Desse modo, sementes maiores, em geral de espécies de ciclos mais tardios de sucessão, são mais prováveis de ocorrer sob a serapilheira e de germinar rapidamente em condições de sombreamento do dossel (Hopkins & Graham 1983, Garwood 1989).

A presença de manchas de agregação no banco de sementes do solo contrasta com o estudo de Butler & Chazdon (1998) em uma área de floresta tropical na Costa Rica, em que demonstraram uma distribuição aleatória na abundância de sementes no solo. Considerando que ambos os estudos utilizaram a mesma escala (100 m), as diferenças encontradas provavelmente resultam dos métodos empregados, especialmente em termos de área e profundidade do solo amostrada. Para algumas espécies pioneiras, a densidade de sementes no solo diminui com o distanciamento dos adultos

(Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Dalling *et al.* 1997, 1998). Assim, alguns estudos sugerem que grande parte da heterogeneidade espacial que caracteriza o banco de sementes do solo é devido à heterogeneidade da chuva de sementes (Murray & Garcia-C 2002). Em nosso estudo, a composição do banco de sementes do solo teve origem local e cerca de 30% das espécies presentes na vegetação contribuíram com metade das sementes disponível no solo. Assim, os resultados sugerem que pelo menos metade da heterogeneidade espacial do banco de sementes do solo possa ser explicada pela limitação na dispersão de espécies pioneiras que se reproduziram localmente. Nas áreas amostradas, as espécies mais abundantes no banco de sementes do solo, como as dos gêneros *Cecropia*, *Tibouchina*, *Alchornea* e *Piptocarpha*, têm sido pobremente representadas nas regiões de clareiras, enquanto outros, como *Miconia*, são frequentes nesses locais (Tabarelli & Mantovani 2000). Portanto, é improvável que muitas espécies pioneiras possam ser aptas a colonizar clareiras em diferentes localidades devido à limitação na dispersão (Hubbell *et al.* 1999).

#### **4.2. Associação espacial**

Em cada uma das áreas, pelo menos 80% das plântulas recrutadas no banco de sementes do solo foram, provavelmente, provenientes da chuva de sementes, sugerindo que a maior parte das sementes presentes no solo das parcelas amostradas em Santa Virgínia é representada por espécies que se reproduzem localmente. Pelo menos em uma das áreas, as manchas de agregação de sementes no solo foram geradas pela heterogeneidade espacial da chuva de sementes, como tem sido sugerido em outros estudos em áreas de floresta Montana (Murray & Garcia-C 2002). Entretanto, embora a chuva de sementes seja floristicamente relacionada com as sementes no solo da área P2, a falta de acoplamento espacial com as duas etapas anteriores sugere que a heterogeneidade do habitat ou processos de pós-dispersão no solo atuam modificando o arranjo espacial das sementes no solo. A infecção de sementes por patógenos constitui um dos principais fatores que gera mortalidade da semente e resulta em modificações no padrão espacial do banco de sementes (Dalling *et al.* 1998, Murray & Garcia-C 2002).



Entretanto, muitos patógenos que infectam sementes no solo têm atuação espécie-específica (Gallery *et al.* 2010). Uma vez que a abundância e a composição de espécies do banco de sementes variaram pouco entre as áreas estudadas (68% das espécies e 97% do total de plântulas da área P2 foram comuns à área P1) é improvável que a falta de acoplamento espacial do banco de sementes do solo tenha sido gerada por processos diferenciais na atividade de patógenos. Por outro lado, formigas são importantes nos deslocamentos laterais de pequenas sementes de espécies arbóreas (Vander Wall & Longland 2005, Mathews *et al.* 2008). Características de atratividade das sementes e sua abundância influenciam fortemente a atividade de formigas mais do que as características do habitat, embora, na maioria das vezes, resulte em predação (Levey & Byrne 1993, Fornara & Dalling 2005). Na área P2, a chuva de sementes contribuiu com o dobro de sementes em relação à área P1, influenciando a disponibilidade de sementes em todas as fases de regeneração subsequentes. Assim, uma explicação para a falta de acoplamento espacial entre chuva de sementes e banco de sementes do solo pode ser devido à atividade de formigas após a dispersão. Se isso for válido em Santa Virgínia, é possível que a estruturação espacial no solo em cada uma das áreas seja influenciada por processos diferenciais, embora a composição florística dos bancos seja muito similar. Por outro lado, a heterogeneidade do habitat, como diferenciação na declividade entre as áreas ou taxa de abertura de clareiras poderiam interferir no padrão espacial das sementes no solo, em consequência do recrutamento ou deslocamento de sementes por meio da água para áreas de menor declividade. Isso poderia explicar o menor grau de agregação do banco de sementes do solo verificado na área P2, o que poderia resultar em maiores chances de sobrevivência de plântulas (Jordano & Herrera 1995, Schupp & Fuentes 1995, Harms *et al.* 2000). Entretanto, pelo menos na escala de um hectare, nossos resultados sugerem que nenhum desses processos poderia contribuir para dissolver a limitação de sementes e gerar um banco de sementes espacialmente homogêneo.

## **5. Conclusão**

Nosso estudo demonstrou que a chuva de sementes tem uma forte influência na composição do banco de sementes do solo e em sua estruturação espacial. A limitação de sementes foi consistente em uma escala espacial mais ampla e influencia todas as etapas de regeneração. Isso implica na existência de locais com alto *input* de sementes, enquanto outros são pobremente abastecidos pela chuva de sementes, podendo influenciar o recrutamento e a dinâmica da vegetação. A distribuição espacial do banco de sementes pode ser fortemente acoplada com a chuva de sementes, mas esse padrão pode variar entre diferentes habitats.

## **Agradecimentos**

Esse trabalho contou com o imprescindível apoio de Wagner de Toledo, Vanderlei de Toledo e Renato Belinello na logística e coleta de material no campo. Agradecemos a Éllen Amaral, Alexandre Mingoti e Camila Dias pelo auxílio na separação de sementes. Agradecemos também a toda equipe do Núcleo Santa Virgínia, em especial a João Paulo Villani por prover o suporte técnico necessário para as coletas no campo. A identificação do material botânico contou com o apoio imprescindível de diversos especialistas: Geraldo Daher Franco, João Semir, João Renato Stheman, Gustavo Shimizu, Marcelo Monge, Rubens Queiroz, João Martins do Carmo e Leonardo Meireles. Essa pesquisa foi financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP 2011/02390-5, e foi autorizada pela Secretaria do Meio Ambiente 013.059/2011.

## 6. Referências

- Alvarez-Buylla, R., Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314–325.
- Alvarez-Buylla, E.R., García-Barrios, R. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. *American Naturalist* 137: 133-154.
- Brito, V.L.G., Sazima, M. 2012. *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae): reproductive biology of a tree species at two sites of an elevational gradient in the Atlantic rainforest in Brazil. *Plant Systematic and Evolution* 298: 1271-1279.
- Butler, B.J., Chazdon, R.L. 1998. Species richness, species variation and abundance of soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30: 214-222.
- Castillo, L.S., Stevenson, P.R. 2010. Relative importance of seed-bank and post-disturbance seed dispersal on early gap. *Biotropica* 42: 488-492.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P. 1999. Interpreting Recruitment Limitation in Forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- Clark C.J., Poulsen, J.R., Bolker, B.M., Connor, E.F., Parker, V.T. 2005. Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology* 86: 2684-2694.
- Conrad, K.F. 2001. SADIEShell Version 1.22. <http://www.rothamsted.ac.uk/pie/sadie>
- Dalling, J.W., Swaine, M.D., Garwood, N.C. 1995. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. *Functional Ecology* 9: 119-121.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D., Garwood, N.C. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13: 659-680.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D., Garwood, N. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.

- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Hubbell, S.P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *The Journal of Ecology* 90: 714-727.
- Dalling, J.W., Hubbell, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.
- del Castillo, R.F., Pérez Ríos, M.A. 2008. Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 24: 433-444.
- Farrell, C., Hobbs, R.J., Colmer, T.D. 2012. Microsite and litter cover effects on seed banks vary with seed size and dispersal mechanisms: implications for revegetation of degraded saline land. *Plant Ecology* 213: 1145–1155.
- Fenner, M., Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. University Press, Cambridge.
- Fornara, D.A., Dalling, J.W. 2005. Post-dispersal removal of seeds of pioneer species from five Panamanian forests. *Journal of Tropical Ecology* 1: 79–84.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T. 2005. *Spatial Analysis. A guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Freund, L., Eichberg, C., Retta, I., Schwabe, A. 2014. Seed addition via epizoochorous dispersal in restoration: an experimental approach mimicking the colonization of bare soil patches. *Applied Vegetation Science* 17: 74–85.
- Gallery, R., Moore, D.J.P, Dalling, J.W. 2010. Interspecific variation in susceptibility to fungal pathogens in seeds of 10 tree species in the neotropical genus *Cecropia*. *Journal of Ecology* 98: 147-155.
- Garwood, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. *In*: M.A. Leck, V.T. Parker, R.L. Simpson (Eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc., New York.
- Golden Software, Inc. 2002. Surfer Version 8.02 – Surface Mapping System. Golden, Colorado.

- Grombone-Guaratini, M.T., Alves, L.F., Vinha, D., Franco, G.A.D.C. 2014. Seed rain in areas with and without bamboo dominance within an urban fragment of the Atlantic forest. *Acta Botanica Brasilica* 28: 76-85.
- Hampe, A. García-Castaño, J.L., Schupp, E.W., Jordano, P. 2008. Spatio-temporal dynamics and local hotspots of initial recruitment in vertebrate-dispersed trees. *Journal of Ecology* 96: 668-678.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderón, O., Hernandez, A., Herre, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Heerd, G.N.J.; Verweij, G.L.; Bakker, R.M., Bakker, J.P. 1996. An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* 10: 144-151.
- Hopfensperger, K.N. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos* 116: 1438-1448.
- Hopkins, M.S., Graham, A.W. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. *Biotropica* 15: 90-99.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J., Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Jordano, P. Herrera, C.M. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Jordano, P., Godoy, J.A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. In: Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (Eds.). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 305-321.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia*. Editora Fondo de Cultura Económica, México.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Legendre, P. Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam.

- Levey, D.J., Byrne, M.M. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802–1812.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R., Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575-604.
- Lippok, D., Walter, F., Hensen, I., Beck, S.G., Schleuning, M. 2013. Effects of disturbance and altitude on soil seed banks of tropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 29: 523–529.
- Loiselle, B.A., Blake, J.G. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72:180-193.
- Mathews, T.R., Mullins, C.E., Dalling, J.W., Burslem, D.F.R.P. 2008. Burial and secondary dispersal of small seeds in a tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 24: 595-605.
- Martínez-Ramos, M. & Soto-Castro, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318.
- Martins, S.C. 2010. Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Martins, V.F., Cazotto, L.P.D., Santos, F.A.M. 2014. Dispersal spectrum of four forest types along an altitudinal range of the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biota Neotropica* 14: 1-22.
- McCune, B., Grace, J.B. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA ([www.pcord.com](http://www.pcord.com)), 304 pages.
- McCune, B., Mefford, M.J. 2011. PC-ORD Multivariate analysis of ecological data, Version 6.00. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Calderón, O., Condit, R. & Hubbell, S.P. 2008. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology* 96: 653-667.

- Murray, K.G., Garcia-C, J.M. 2002. Contributions of seed dispersal and demography to recruitment limitation in Costa Rican cloud forest. *In*: D.J. Levey, W.R. Silva, M. Galetti (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. England, Wallingford: CABI Publishing, pp. 323-338.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* 15: 278-285.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Padgurschi, M.C.G. 2010. Composição e estrutura arbórea de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana com taquaras na Mata Atlântica. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Padgurschi, M.C.G., Pereira, L.S., Tamashiro, J.Y., Joly, C.A. 2011. Floristic composition and similarities between areas of Montane Atlantic Rainforest, São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 11: 139-152.
- Pereira, L.S. 2011. Composição florística e estrutura de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana no Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Perry, J.N. 1998. Population and community ecology for insect management and conservation. *Proceedings of the Ecology and Population Dynamics Section of the 20th International Congress of Entomology* (Eds. J. Baumgärtner; P. Brandmayr & B.F.J. Manly), Balkema, Rotterdam, pp. 21-33.
- Perry, J.N., Winder, L., Holland, J.M. & Alston, R.D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* 2: 106-113.

- Perry, J.N., Dixon, P.M. 2002. A new method to measure spatial association for ecological data. *Écoscience* 9: 133-141.
- Saulei, S.M., Swaine, M.D. 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *The Journal of Ecology* 76: 1133-1152.
- Schupp, E.W., Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2:267-275.
- Schupp, E.W., Muller-Landau, T., Russo, S.E. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. *In: Levey D.J., Silva W.R., Galetti M. (Eds). Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 19-33.
- Seidler, T.G. & Plotkin, J.B. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, 4, 2132-2137.
- Simpson, R.L., Leck, M.A. & Parker, V.T. 1989. Seed Banks: general concepts and methodological issues. *In: M.A. Leck, V.T. Parkes, & R.L. Simpson (Eds.). Ecology of soil seed banks*. San Diego: Academic Press, London, p. 3-7.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., Carmel, Y., Coomes, D.A., Coulson, T., Emmerson, M.C., Hails, R.S., Hays, G.C., Hodgson, D.J., Hutchings, M.J., Johnson, D., Jones, J.P.G., Keeling, M.J., Kokko, H., Kunin, W.E., Lambin, X., Lewis, O.T., Malhi, Y., Mieszkowska, N., Milner-Gulland, E.J., Norris, K., Phillimore, A.B., Purves, D.W., Reid, J.M., Reuman, D.C., Thompson, K., Travis, J.M.J., Turnbull, L.A., Wardle, D.A., Wiegand, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101: 58-67.
- Tabarelli, M., Mantovani, W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.



- Terborgh, J., Pitman, N., Silman, M.R., Schichter, H., Núñez V.P., 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. *In: Levey D.J., Silva W.R., Galetti M. (Eds.). Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation.* CAB International, Wallingford, UK, pp. 1–18.
- Uhl, C., Clark, H. & Murphy, P. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69: 631–649.
- Vander Wall, S.B., Longland, W.S. 2005. Diplochory and the evolution of seed dispersal. *In: Forget, P., Lambert, J.E., Hulme, P.E. Vander Wall, S.B. (Eds.). Seed fate.* CABI Publishing, Wallingford, pp. 297–314.
- Wang, B.C. and T.B. Smith, 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379–385.
- Whitmore, T.C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. *Forestry Abstracts* 44: 767–779.
- Williams-Linera, G. 1993. Soil seed bank in four lower montane forests of Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 321–337.
- Winder, L.; Alexander, C.J.; Holland, J.M.; Woolley, C. & Perry, J.N. 2001. Modelling the dynamic spatial-temporal response of predators to transient prey patches in the field. *Ecology Letters* 4: 568–576.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Calderon, O., Hernandez, A. 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* 86: 848–860.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis.* Prentice Hall, New Jersey, USA, 944p.

### Material Suplementar

**Tabela S1.** Lista de espécies e abundância de diásporos/plântulas amostrados durante o período de monitoramento da chuva de sementes (CS) e banco de sementes da serapilheira (BSL) e do solo (BSS) em duas parcelas (P1 e P2) de floresta Atlântica Montana, no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. O número de morfoespécies combinadas para a realização das análises de similaridade florística e espacial é indicado dentro de parênteses em cada táxon, seguindo a ordem de apresentação das áreas (P1 - P2).

| Identificação Taxonômica                             | Área P1 |     |     | Área P2 |     |     |
|--|---------|-----|-----|---------|-----|-----|
|  | CS      | BSL | BSS | CS      | BSL | BSS |
| ACANTHACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Mendoncia velloziana</i> Mart.                    | -       | -   | -   | -       | -   | 2   |
| AMARANTHACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Celosia corymbifera</i> Didr.                     | -       | -   | -   | -       | -   | 86  |
| <i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth             | 4       | -   | -   | 10354   | 82  | 5   |
| ANNONACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Guatteria australis</i> A.-St.Hil.                | 95      | 7   | -   | 27      | -   | -   |
| APOCYNACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| Apocynaceae spp. (3 - 3)                             | 26      | -   | -   | 10      | -   | -   |
| <i>Cynanchum</i> cf. <i>montevidense</i> Spreng.     | -       | -   | -   | -       | -   | 2   |
| AQUIFOLIACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Ilex brevicuspis</i> Reissek                      | 393     | 16  | -   | 55      | -   | -   |
| ARACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Anthurium</i> sp.                                 | 2       | -   | -   | 8       | -   | -   |
| <i>Philodendron</i> sp. # 1                          | -       | -   | 78  | -       | -   | 53  |
| ARALIACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Schefflera</i> sp.                                | 219     | 42  | 4   | 16      | 3   | -   |
| ARECACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Euterpe edulis</i> Mart.                          | 285     | 51  | 4   | 1733    | 167 | 14  |
| <i>Geonoma gamiova</i> Barb. Rodr.                   | 14      | -   | -   | 67      | -   | -   |
| <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman        | -       | -   | -   | 1       | -   | -   |
| Arecaceae sp. # 1                                    | 2       | -   | -   | -       | -   | -   |
| ARISTOLOCHIACEAE                                     |         |     |     |         |     |     |
| <i>Aristolochia paulistana</i> Hoehne                | -       | -   | 2   | -       | -   | -   |
| ASTERACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Baccharidastrum triplinervium</i> (Less.) Cabrera | -       | -   | 5   | -       | -   | 9   |
| <i>Baccharis</i> cf. <i>mesoneura</i> DC.            | -       | -   | 6   | -       | -   | 12  |
| <i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.                 | -       | -   | 13  | -       | -   | 17  |
| <i>Baccharis junciformis</i> DC.                     | -       | -   | 1   | -       | -   | -   |

(Capítulo 2) - Continuação Tabela S1:

| Identificação Taxonômica                          | Área P1 |     |      | Área P2 |      |      |
|---|---------|-----|------|---------|------|------|
|   | CS      | BSL | BSS  | CS      | BSL  | BSS  |
| <i>Dasyphyllum</i> sp.                            | 264     | -   | -    | -       | -    | -    |
| <i>Eclipta alba</i> (L.) Hassk.                   | -       | -   | -    | -       | -    | 1    |
| <i>Erechtites hieracifolius</i> (L.) Raf. ex DC.  | -       | -   | 2    | -       | -    | -    |
| <i>Erechtites valerianifolius</i> (Wolf) DC.      | -       | -   | 1    | -       | -    | -    |
| <i>Eupatorium inulifolium</i> Kunth               | -       | -   | -    | -       | -    | 5    |
| <i>Grazielia alpestris</i> (Gardner) R.L. Esteves | -       | -   | 195  | -       | -    | 230  |
| <i>Heterocondylus</i> sp.                         | -       | -   | 15   | -       | -    | 11   |
| <i>Mikania</i> cf. <i>myriocephala</i> DC.        | 355     | -   | 28   | 1153    | 8    | 3    |
| <i>Mikania</i> spp. (6 - 7)                       | 2802    | 22  | 1437 | 4870    | 50   | 1322 |
| <i>Peterocaulom alopecuroides</i> (Lam.) DC.      | -       | -   | 2    | -       | -    | 1    |
| <i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker          | 6936    | 250 | 166  | 11968   | 424  | 739  |
| <i>Senecio</i> sp.                                | 485     | -   | 2    | 39      | -    | -    |
| <i>Sonchus oleraceus</i> L.                       | -       | -   | 1    | -       | -    | -    |
| <i>Vernonanthura discolor</i> (Spreng.) H. Rob.   | -       | -   | 5    | -       | -    | 1    |
| <i>Vernonanthura petiolaris</i> (DC.) H. Rob.     | 86      | 6   | 13   | 8572    | 1073 | 238  |
| <i>Vernonanthura puberula</i> (Less.) H. Rob.     | 26      | -   | -    | 446     | -    | -    |
| Asteraceae sp. # 1                                | 279     | -   | -    | 571     | 10   | -    |
| Asteraceae sp. # 2                                | 18      | -   | -    | 57      | -    | -    |
| Asteraceae sp. # 3                                | 2       | -   | -    | 1       | -    | -    |
| Asteraceae sp. # 4                                | 46      | -   | -    | 24      | -    | -    |
| Asteraceae sp. # 5                                | 36      | -   | -    | 87      | -    | -    |
| Asteraceae sp. # 6                                | 6       | -   | -    | -       | -    | -    |
| Asteraceae sp. # 7                                | -       | -   | -    | 6       | -    | -    |
| BIGNONIACEAE                                      |         |     |      |         |      |      |
| <i>Jacaranda montana</i> Morawetz                 | 26      | -   | -    | -       | -    | 2    |
| Bignoniaceae sp. # 1                              | 3       | -   | -    | 75      | -    | -    |
| Bignoniaceae sp. # 3                              | -       | -   | -    | 1       | -    | -    |
| BORAGINACEAE                                      |         |     |      |         |      |      |
| <i>Cordia sellowiana</i> Cham.                    | -       | -   | -    | 46      | -    | 10   |
| BROMELIACEAE                                      |         |     |      |         |      |      |
| Bromeliaceae sp. # 1                              | -       | -   | 1    | -       | -    | 4    |
| Bromeliaceae sp. # 2                              | -       | -   | -    | -       | -    | 6    |
| CACTACEAE   |         |     |      |         |      |      |
| Cactaceae spp. (2 - 2)                            | -       | -   | 6    | -       | -    | 11   |

(Capítulo 2) - Continuação Tabela S1:

| Identificação Taxonômica                           | Área P1 |     |     | Área P2 |     |     |
|--|---------|-----|-----|---------|-----|-----|
|  | CS      | BSL | BSS | CS      | BSL | BSS |
| CELESTRACEAE                                       |         |     |     |         |     |     |
| <i>Maytenus</i> cf. <i>schumanniana</i> Loes.      | -       | -   | 2   | -       | -   | -   |
| CHRYSOBALANACEAE                                   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Licania hoehnei</i> Pilg.                       | 2       | 2   | -   | 4       | 1   | -   |
| CLUSIACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Clusia</i> sp.                                  | -       | -   | 5   | -       | -   | -   |
| COMBRETACEAE                                       |         |     |     |         |     |     |
| <i>Terminalia</i> sp.                              | -       | -   | -   | 43      | -   | -   |
| CONVOLVULACEAE                                     |         |     |     |         |     |     |
| <i>Ipomoea</i> cf. <i>syringifolia</i> Meisn.      | -       | -   | -   | -       | -   | 2   |
| CUCURBITACEAE                                      |         |     |     |         |     |     |
| Cucurbitaceae sp.                                  | -       | -   | -   | -       | -   | 4   |
| CYPERACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Cyperus distans</i> L.                          | -       | -   | 18  | -       | -   | 4   |
| <i>Cyperus</i> sp.                                 | -       | -   | 207 | -       | -   | 75  |
| EUPHORBIACEAE                                      |         |     |     |         |     |     |
| <i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.                 | 217     | 30  | 26  | -       | -   | -   |
| <i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg. | -       | -   | -   | 172     | 23  | 27  |
| <i>Croton macrobothrys</i> Baill.                  | 17      | 5   | 14  | 45      | 1   | 8   |
| <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong              | 26      | 6   | -   | 2       | -   | 1   |
| FABACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Inga marginata</i> Willd.                       | -       | -   | -   | 13      | -   | -   |
| <i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.                 | -       | -   | -   | 1       | -   | -   |
| <i>Inga</i> sp.                                    | 4       | -   | -   | 4       | -   | -   |
| <i>Machaerium brasiliense</i> Vogel                | 15      | -   | -   | 5       | -   | -   |
| Fabaceae sp.                                       | -       | -   | -   | -       | -   | 1   |
| GESNERIACEAE                                       |         |     |     |         |     |     |
| <i>Nematanthus</i> sp.                             | -       | -   | 43  | -       | -   | 31  |
| <i>Sinningia</i> sp.                               | -       | -   | 7   | -       | -   | -   |
| IRIDACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Sisyrinchium</i> sp.                            | -       | -   | 2   | -       | -   | 1   |
| LAURACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Cryptocarya mandioccana</i> Meisn.              | -       | -   | -   | 51      | -   | -   |
| <i>Cryptocarya saligna</i> Mez                     | -       | -   | -   | 2       | -   | -   |

(Capítulo 2) - Continuação Tabela S1:

| Identificação Taxonômica   | Área P1 |     |      | Área P2 |     |      |
|--|---------|-----|------|---------|-----|------|
|  | CS      | BSL | BSS  | CS      | BSL | BSS  |
| <i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez                             | 6       | 1   | -    | 3       | -   | -    |
| <i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez                                      | 11      | -   | -    | 16      | -   | -    |
| <i>Ocotea</i> sp. # 1  | 2       | -   | -    | -       | -   | -    |
| <i>Ocotea</i> sp. # 2  | -       | -   | -    | 17      | -   | -    |
| MALPIGHIACEAE  |         |     |      |         |     |      |
| <i>Byrsonima salzmänniana</i> A. Juss.                                 | 1       | -   | -    | -       | -   | -    |
| <i>Heteropterys</i> sp.  | -       | -   | -    | 1       | -   | -    |
| <i>Mascagnia</i> sp.   | 5       | -   | -    | -       | -   | -    |
| MELASTOMATACEAE  |         |     |      |         |     |      |
| <i>Miconia</i> spp. (2 - 2)  | 5222    | 367 | 232  | 2385    | 66  | 93   |
| <i>Tibouchina pulchra</i> Cogn.  | 12000   | -   | 1322 | 18000   | -   | 1876 |
| MELIACEAE  |         |     |      |         |     |      |
| <i>Guarea macrophylla</i> subsp. <i>tuberculata</i> (Vell.) T.D. Penn. | 2       | -   | -    | 21      | -   | -    |
| MENISPERMACEAE   |         |     |      |         |     |      |
| <i>Abuta selleana</i> Eichler  | 5       | -   | -    | -       | -   | -    |
| MONIMIACEAE  |         |     |      |         |     |      |
| <i>Mollinedia</i> sp.  | 6       | -   | -    | 5       | -   | -    |
| MORACEAE   |         |     |      |         |     |      |
| <i>Ficus guaranitica</i> Chodat  | 12      | 1   | 6    | 3126    | 382 | 44   |
| MYRTACEAE  |         |     |      |         |     |      |
| <i>Calyptranthes</i> spp. (2 - 2)                                      | 2       | -   | -    | 3       | 1   | -    |
| <i>Calyptranthes gradifolia</i> O. Berg                                | 4       | -   | -    | 21      | -   | -    |
| <i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC.                               | 14      | -   | -    | 754     | 2   | -    |
| <i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaesrk.                           | -       | -   | -    | 160     | -   | -    |
| <i>Eugenia excelsa</i> O. Berg   | 13      | -   | -    | 1       | -   | -    |
| <i>Eugenia multicostata</i> D. Legrand                                 | 6       | -   | -    | -       | -   | -    |
| <i>Eugenia neolanceolata</i> Sobral                                    | -       | -   | -    | 3       | -   | -    |
| <i>Eugenia prasina</i> O. Berg   | 128     | -   | -    | 21      | 1   | -    |
| <i>Marlierea excoriata</i> Mart.                                       | 16      | -   | -    | -       | -   | -    |
| <i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.                                    | -       | -   | -    | 25      | -   | -    |
| <i>Myrcia spectabilis</i> DC.  | 40      | 3   | -    | 13      | -   | -    |
| <i>Myrcia</i> sp.  | 71      | -   | -    | 16      | 1   | -    |
| <i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand                 | 4       | -   | -    | 43      | -   | -    |
| <i>Psidium</i> sp.   | 3       | -   | -    | -       | -   | -    |

(Capítulo 2) - Continuação Tabela S1:

| Identificação Taxonômica  | Área P1 |     |     | Área P2 |     |     |
|---|---------|-----|-----|---------|-----|-----|
|   | CS      | BSL | BSS | CS      | BSL | BSS |
| Myrtaceae sp. # 7   | 2       | -   | -   | 2       | 1   | -   |
| NYCTAGINACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Guapira nitida</i> (Mart. ex J.A. Schmidt) Lundell                   | -       | -   | -   | 1       | -   | -   |
| <i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz                                   | 27      | -   | -   | 6       | -   | -   |
| PASSIFLORACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Passiflora amethystina</i> J.C. Mikan                                | -       | -   | -   | -       | -   | 3   |
| <i>Passiflora sidifolia</i> M. Roem.                                    | -       | -   | 1   | 63      | 2   | 11  |
| PHYLLANTACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão                                  | 2       | 2   | -   | 6       | -   | 6   |
| PHYTOLACCACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| Phytolaccaceae sp.  | -       | -   | 8   | -       | -   | 51  |
| PIPERACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Peperomia</i> sp.  | -       | -   | 182 | -       | -   | 193 |
| <i>Piper</i> sp.  | -       | -   | 15  | -       | -   | 49  |
| POACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| Poaceae sp. # 1   | -       | -   | 4   | -       | -   | 120 |
| Poaceae sp. # 2   | -       | -   | 2   | -       | -   | 1   |
| Poaceae sp. # 3   | -       | -   | -   | -       | -   | 1   |
| POACEAE: BAMBUSOIDEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Chusquea</i> sp.   | 2       | -   | -   | -       | -   | -   |
| PRIMULACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.                  | -       | -   | 1   | -       | -   | 2   |
| <i>Myrsine gardneriana</i> A. DC.                                       | 45      | 5   | 8   | 37      | 2   | 19  |
| PROTEACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Roupala montana</i> var. <i>brasiliensis</i> (Klotzsch) K.S. Edwards | 1       | -   | -   | -       | -   | -   |
| RANUNCULACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Clematis dioica</i> L.   | -       | -   | -   | -       | -   | 1   |
| ROSACEAE  |         |     |     |         |     |     |
| <i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.                                      | 1       | -   | -   | -       | -   | -   |
| RUBIACEAE   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Amaioua intermedia</i> Mart.   | 33      | -   | -   | 4       | -   | -   |
| <i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K. Schum.                         | 251     | 7   | -   | 548     | 6   | -   |
| <i>Coccocypselum</i> sp.  | -       | -   | 11  | -       | -   | 2   |
| <i>Emmeorhiza umbellata</i> (Spreng.) K. Schum.                         | -       | -   | 4   | -       | -   | 2   |

(Capítulo 2) - Continuação Tabela S1:

| Identificação Taxonômica                       | Área P1 |     |     | Área P2 |     |     |
|--|---------|-----|-----|---------|-----|-----|
|  | CS      | BSL | BSS | CS      | BSL | BSS |
| <i>Foramea</i> sp.                             | 238     | -   | -   | 416     | 7   | -   |
| <i>Psychotria</i> sp.                          | 16      | -   | -   | 5       | -   | -   |
| <i>Psychotria vellosiana</i> Benth.            | 12      | -   | -   | 10      | -   | -   |
| Rubiaceae sp. # 1                              | 20      | -   | -   | 7       | -   | -   |
| RUTACEAE                                       |         |     |     |         |     |     |
| <i>Zanthoxylum</i> sp.                         | -       | -   | 1   | -       | -   | -   |
| SALICACEAE                                     |         |     |     |         |     |     |
| <i>Casearia decandra</i> Jacq.                 | -       | -   | 6   | -       | -   | 27  |
| <i>Casearia obliqua</i> Spreng.                | 23      | -   | -   | 372     | -   | -   |
| <i>Casearia sylvestris</i> Sw.                 | -       | -   | 7   | -       | -   | 1   |
| SAPINDACEAE                                    |         |     |     |         |     |     |
| <i>Allophylus petiolatus</i> Radlk.            | -       | -   | -   | -       | -   | 3   |
| <i>Matayba guianensis</i> Aubl.                | 26      | 1   | -   | 39      | -   | -   |
| <i>Paullinia</i> spp. (1 - 3)                  | 2       | -   | 1   | 42      | -   | 8   |
| SAPOTACEAE                                     |         |     |     |         |     |     |
| <i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler    | 331     | 3   | -   | 66      | 2   | -   |
| <i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.   | 10      | -   | -   | -       | -   | -   |
| <i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni | -       | -   | -   | 5       | -   | -   |
| SCROPHULARIACEAE                               |         |     |     |         |     |     |
| <i>Buddleja brasiliensis</i> Jacq. ex Spreng.  | -       | -   | -   | -       | -   | 4   |
| SMILACACEAE                                    |         |     |     |         |     |     |
| <i>Smilax</i> sp.                              | 2       | -   | -   | -       | -   | -   |
| SOLANACEAE                                     |         |     |     |         |     |     |
| <i>Solanum</i> spp. (3 - 9)                    | 89      | 3   | 10  | 670     | 24  | 23  |
| SYMPLOCACEAE                                   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Symplocos laxiflora</i> Benth.              | 1       | -   | -   | 1       | -   | -   |
| TRIGONIACEAE                                   |         |     |     |         |     |     |
| <i>Trigonia</i> sp.                            | 6       | -   | -   | 1       | -   | -   |
| TYPHACEAE                                      |         |     |     |         |     |     |
| <i>Typha</i> sp.                               | -       | -   | 40  | -       | -   | 42  |
| URTICACEAE                                     |         |     |     |         |     |     |
| <i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.              | 262     | 13  | 235 | 219     | 3   | 351 |
| <i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini   | 4452    | 67  | 39  | 6733    | 433 | 39  |

(Capítulo 2) - Continuação Tabela S1:

| Identificação Taxonômica         | Área P1 |     |     | Área P2 |     |     |
|----------------------------------|---------|-----|-----|---------|-----|-----|
|                                  | CS      | BSL | BSS | CS      | BSL | BSS |
| VIOLACEAE                        |         |     |     |         |     |     |
| <i>Anchietea</i> sp.             | -       | -   | -   | 9       | -   | -   |
| WINTERACEAE                      |         |     |     |         |     |     |
| <i>Drimys brasiliensis</i> Miers | 726     | 5   | -   | 87      | 8   | -   |



## CAPÍTULO 3

### **Dinâmica do banco de sementes do solo em uma floresta tropical Montana**

Daniella Vinha<sup>\*,1</sup>, Jorge Yoshio Tamashiro<sup>\*</sup>, Arildo de Souza Dias<sup>†</sup>,

Flavio Antonio Maës dos Santos<sup>\*</sup>, Carlos Alfredo Joly<sup>\*</sup>

<sup>\*</sup> Instituto de Biologia/Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Rua Monteiro Lobato, 255, Campinas, Brasil.

<sup>†</sup> Departamento de Ciências Ambientais, Universidade Federal de São Carlos, Rodovia João Leme dos Santos, km 104, Sorocaba, Brasil.

<sup>1</sup> Autor para correspondência. E-mail: [dvinha@gmail.com](mailto:dvinha@gmail.com)

**Normas de Formatação Bibliográfica:** Journal of Tropical Ecology



## RESUMO

Neste estudo, nós testamos a hipótese de que a sazonalidade na chuva de sementes em uma floresta tropical Montana com baixa sazonalidade nas condições ambientais poderia resultar em variações temporais na densidade e riqueza de espécies do banco de sementes do solo e repercutir dentro dos diferentes modos de dispersão. Esse estudo foi realizado em dois hectares (100 x 100 m) de floresta tropical Montana no Sudeste do Brasil. Nós avaliamos o banco de sementes durante dois anos, com coletas de solo realizadas nos períodos de maior e menor intensidade na precipitação (fevereiro e agosto, respectivamente), com 50 unidades amostrais em cada área. As plântulas obtidas pelo método de emergência foram identificadas e categorizadas de acordo com o modo de dispersão. O total de 6288 plântulas emergiram na área P1 (74 espécies) e 7824 plântulas na área P2 (82 espécies), distribuídas em 59 gêneros e 41 famílias. Nas duas áreas, a anemocoria foi o principal modo de dispersão contribuindo com *ca.* de 75% das plântulas recrutadas, mas a zoocoria contribuiu com a maior riqueza de espécies (43-45% do total de espécies). Houve maior densidade de sementes de espécies arbóreas (47-59% do total de plântulas) com maior riqueza de espécies herbáceas e lianas (*ca.* de 55%). Não houve variação temporal na composição florística para o total de espécies e entre os modos de dispersão. Variações temporais na densidade e riqueza de espécies do banco de sementes do solo ocorreram somente na área P1, em um único período de coleta, sendo consistente somente dentro do modo de dispersão autocórico. Nossos resultados sugerem que o banco de sementes das áreas de floresta Montana apresentam baixa variação temporal na densidade e riqueza de espécies e que um padrão sazonal não ocorre dentro de diferentes modos de dispersão. Considerando que a sazonalidade na chuva de sementes poderia aumentar o estoque de sementes no solo após a dispersão, *i.e.* em fevereiro, a baixa variação temporal no banco de sementes poderia estar relacionada com (1) a mortalidade da sementes nos períodos em que há maior quantidade de água no solo, maior susceptibilidade à patógenos, ou ambos; e/ou (2) maior recrutamento de plântulas nesse período. Adicionalmente, nossos resultados sugerem uma diferenciação na composição florística do banco de sementes em relação à outras florestas tropicais preservadas situadas em regiões de menor altitude e/ou sazonais devido à alta densidade de sementes anemocóricas e alta riqueza de espécies herbáceas.

Palavras-chave: Atlantic forest, dispersal syndromes, aseasonal forest, seed dispersal, montane forest



## 1. INTRODUÇÃO

O banco de sementes representa uma das principais vias de regeneração natural em florestas tropicais (*e.g.* Swaine & Hall 1983, Young *et al.* 1987, Dalling & Hubbell 2002, Castillo & Stevenson 2010). Parte de sua capacidade de regeneração é associada com a quantidade de sementes disponível para o recrutamento durante os eventos de distúrbios na floresta (Dalling & Hubbell 2002), contribuindo para a coexistência e diversidade de espécies da comunidade ao longo do tempo e do espaço (Royo & Ristal 2013). Espécies pioneiras são predominantes no banco de sementes e produzem mais sementes em comparação com espécies sucessionais tardias (Bullock *et al.* 2002). Entretanto, diversos fatores podem afetar as densidades de sementes no solo, incluindo perdas por predação e infecção por patógenos, perda da viabilidade de sementes após a dispersão e o próprio recrutamento, enquanto o tempo e a variação na dispersão de frutos podem atuar no reabastecimento de sementes (Garwood 1989, Dalling *et al.* 1997, Murray & Garcia-C 2002). Mecanismos fisiológicos das sementes como a dormência, podem prevenir a germinação em condições ambientais desfavoráveis e resultar em seu acúmulo no solo (Devlaeminck *et al.* 2005). Esses fatores afetam igualmente a riqueza de espécies e a composição florística do banco de sementes e, em conjunto, determinam sua dinâmica (Fenner & Thompson 2005).

A importância relativa do banco de sementes tem sido considerada a partir de estudos realizados em florestas tropicais situadas em baixas altitudes e/ou sazonais que têm demonstrado alta variabilidade em sua dinâmica temporal, sendo relacionada com as variações nas condições ambientais ao longo do ano, que por sua vez, influenciam a chuva de sementes (*e.g.* Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002, Fornara & Dalling 2005, Martins & Engel 2007). Ao contrário, dinâmicas de regeneração mais lentas poderiam ser esperadas em função da baixa variação nas condições ambientais nas áreas de altitude (Fornara & Dalling 2005).

Florestas tropicais Montanas situam-se em regiões de alta elevação do relevo e apresentam condições ambientais favoráveis para a manutenção de muitas sementes no solo. Dentre elas, a baixa

variação no volume e frequência de precipitação ao longo do ano, baixas temperaturas e alta frequência de nevoeiros e nebulosidade, podem contribuir de maneira significativa no acúmulo de sementes no solo, por aumentar a longevidade das sementes (Cavieres & Arroyo 2001). A diversidade e atividade de patógenos e predadores podem ser reduzidas e influenciar a demografia de sementes no solo (McGraw & Vavrek 1989). Adicionalmente, a alta pluviosidade bem distribuída ao longo do ano pode resultar em baixa sazonalidade e sincronia interespecífica na frutificação (Talora & Morellato 2000, Günter *et al.* 2008) favorecendo um constante abastecimento de sementes no solo por meio da chuva de sementes. Nessas condições, o banco de sementes poderia acumular sementes ao longo do tempo devido à baixa perda sazonal (Cheke *et al.* 1979, Murray & Garcia-C 2002, Fornara & Dalling 2005).

Apesar da ampla literatura disponível sobre a ecologia do banco de sementes, pouca atenção tem sido dada a esse assunto em florestas tropicais Montanas. Em diferentes contextos, alguns estudos têm dado importantes contribuições ao conhecimento do banco de sementes nessas áreas (Cheke *et al.* 1979, Lawton & Putz 1988, Williams-Linera 1993, Baider *et al.* 1999, Murray & Garcia-C 2002, Alvarez-Aquino *et al.* 2005, Fornara & Dalling 2005, Lippok *et al.* 2013), embora a dinâmica temporal do banco de sementes seja raramente investigada (Nathan & Muller-Landau 2000). Com a finalidade de contemplar essa lacuna no conhecimento, nós realizamos um estudo prévio em uma floresta tropical Montana de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil que revelou a existência de sazonalidade na chuva de sementes e uma diferenciação temporal na dispersão de sementes entre as duas principais síndromes de dispersão (anemocoria e zoocoria). Apesar da baixa sazonalidade na maioria dos fatores ambientais avaliados, a precipitação foi sazonal nessas áreas (Vinha *et al.* [in prep.], Cap. 1). Além disso, a chuva de sementes tem forte influência na composição de espécies e estrutura espacial do banco de sementes (Vinha *et al.* [in prep.], Cap. 2). No presente estudo, nós documentamos o banco de sementes nas mesmas áreas e determinamos sua variação temporal. Considerando que a sazonalidade no banco de sementes pode ser dependente da variação no tempo de deposição da chuva de sementes e influenciada pelas condições ambientais, nós levantamos as seguintes questões: (i) variações temporais condicionam

a dinâmica do banco de sementes em uma floresta com baixa sazonalidade ambiental? (ii) essas variações são consistentes dentro de diferentes modos de dispersão?

Nós esperamos encontrar aumento na densidade e riqueza de espécies do banco de sementes no período de maior intensidade na precipitação, o que seria consistente dentro dos diferentes modos de dispersão, uma vez que estudos prévios nessas áreas amostrais mostraram uma dependência florística do banco de sementes em relação à chuva de sementes e variação nos períodos de dispersão da chuva de sementes, assim como nos diferentes modos de dispersão.

## **2. MÉTODOS**

### **2.1. Área de estudo**

O estudo foi conduzido em dois hectares de floresta localizados no Núcleo Santa Virgínia (23°17' a 23°24'S e 45°03' a 45°11'W), no Estado de São Paulo, Sudeste do Brasil. O Núcleo Santa Virgínia (NSV) é uma reserva de 17,5 mil hectares de floresta preservada de Mata Atlântica com altitudes que variam de 995 a 1093 m (Joly *et al.* 2012), inserida em uma matriz de 315 mil hectares de floresta administrada pelo Parque Estadual da Serra do Mar. Solos dos tipos Latossolo Vermelho-Amarelo, Cambissolo e solos Litólicos são predominantes na região (Tabarelli & Mantovani 2000), com textura franco-argilo-arenosa, elevada acidez na camada superficial (até 10 cm), elevado teor de alumínio em todas as profundidades e reserva nutricional restrita aos primeiros centímetros de solo (Martins 2010). Registros meteorológicos coletados desde 2008 por uma torre micrometeorológica instalada no Núcleo Santa Virgínia mostram a média anual de precipitação de 2500 mm. Os meses de dezembro a fevereiro correspondem a um período de intensa precipitação (acima de 250 mm). O período de junho a agosto corresponde aos meses de redução na precipitação que não caracterizam a ocorrência de estação seca (mensais superiores a 60 mm e inferiores a 100 mm). A temperatura média anual é de 22,5°C, com média mensal máxima de 25°C no verão e mínima de 19°C no inverno. O

estudo realizado por Vinha *et al.* ([in prep.], Cap. 1) durante o mesmo período revelou a existência de sazonalidade na frequência e total de precipitação, caracterizada pelo aumento na precipitação entre os meses de dezembro a fevereiro. A radiação fotossinteticamente ativa apresentou sazonalidade com um leve pico ocorrendo entre os meses de novembro e dezembro. Outros parâmetros ambientais, como umidade relativa, temperatura e velocidade dos ventos não foram sazonais (Vinha *et al.* [in prep.], Cap.1).

A vegetação do NSV é predominantemente de Floresta Ombrófila Densa Montana (*sensu* Oliveira-Filho & Fontes 2000), sendo formada por um mosaico de florestas primárias e secundárias. Nas áreas conservadas de floresta, levantamentos florísticos realizados nos mesmos locais em que esse estudo foi conduzido, revelaram a existência de 265 espécies arbóreas distribuídas em 51 famílias (Padgurschi *et al.* 2011). As famílias mais importantes em termos de número de espécies são: Myrtaceae, Lauraceae, Fabaceae e Monimiaceae. As espécies mais abundantes são: *Euterpe edulis* Mart., *Myrcia spectabilis* DC., *Licania hoehnei* Pilg., *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, *Bathysa australis* (A.St.-Hil.) K. Schum., *Ocotea catharinensis* Mez. e *Crysophyllum viride* (Mart.) Bohs.

## **2.2. Amostragem do banco de sementes**

Para esse estudo, duas parcelas de 1 ha (100 x 100 m) foram selecionadas (Área P1 e Área P2), divididas em 100 sub-parcelas de 10 x 10 m em cada área, distantes cerca de 800 m. O banco de sementes do solo foi coletado durante dois anos, com intervalo de 6 meses, totalizando quatro amostragens. Em cada uma das áreas, 50 amostras de solo foram coletadas em um desenho sistemático, sendo que em cada período de coleta, as amostras foram tomadas em locais distintos da região central da mesma parcela. O desenho amostral aqui descrito foi construído para acompanhar a influência da chuva de sementes sobre a composição de espécies e distribuição espacial do banco de sementes (Vinha *et al.* [in prep.], Cap. 2). As coletas de solo foram realizadas no final do período de menor e maior precipitação (agosto e fevereiro, respectivamente), segundo os registros meteorológicos locais.



As coletas do solo foram realizadas com o auxílio de um molde quadrado de ferro com 0,25 m de lado ( $0,0625 \text{ m}^2$ ), até 0,05 m de profundidade, onde o maior número de sementes pode ser obtido (Dalling *et al.* 1995). No momento da coleta, as amostras de solo foram individualmente acondicionadas em sacos pretos de polietileno para evitar a passagem de luz até o momento da instalação do experimento em casa de vegetação. Para padronizar as amostras, o solo foi peneirado (tela com abertura de 0,5 x 0,5 cm) para a retirada de materiais grosseiros, tais como ramos, folhas, pedras e raízes finas, sendo depositado em bandejas plásticas de mesma dimensão (0,30 x 0,30 m, 0,05 m de profundidade). Frutos e sementes retidos na peneira foram adicionados às amostras de solo. As amostras permaneceram em condições adequadas para a germinação do maior número possível de sementes (disponibilidade de luz solar e irrigação periódica). Regularmente, as bandejas foram reposicionadas na casa de vegetação para evitar o efeito de possíveis variações na incidência de luz. Vinte bandejas controle contendo vermiculita foram dispostas aleatoriamente entre as amostras de solo para monitorar a entrada de espécies contaminantes na casa de vegetação, sendo posteriormente identificadas e excluídas das análises. O método de emergência de plântulas foi utilizado para quantificar o número de sementes no solo (Heerdts *et al.* 1996). Para cada amostragem, a germinação das sementes foi registrada durante o período de 6 meses, sendo que ao final do terceiro mês, exemplares das espécies foram removidos para vasos para cultivo e identificação. Posteriormente, o solo foi revolvido para estimular a germinação das sementes remanescentes. Após esse período, as amostras foram descartadas e uma nova amostragem foi iniciada. Para avaliar a quantidade de irradiação incidente recebida pelas amostras de solo na casa de vegetação, medidas de luz foram tomadas no dia 04 de maio de 2012, às 12h, período correspondente ao zênite, usando-se um Radiômetro LI-COR, modelo Li 250 A. O dia estava ensolarado com tênue névoa. A radiação fotossinteticamente ativa dentro da casa de vegetação foi de  $436 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , o que correspondeu a 46,3% da radiação externa, sem incidência de luz na faixa do vermelho extremo. O material botânico foi identificado com base em literatura especializada, comparação com materiais de herbário, checagem no campo e confirmação de especialistas, segundo

classificação do APG III (2009). As espécies foram classificadas de acordo com o sistema de dispersão em zoocóricas, anemocóricas e autocóricas segundo classificação de van der Pijl (1982). Informações sobre o sistema de dispersão das espécies ocorrentes nas áreas foram levantadas em Martins *et al.* (2014). As espécies foram categorizadas segundo suas formas de vida em árvores, trepadeiras, epífitas ervas, arbustos e palmeiras. Espécies de epífitas foram excluídas das análises uma vez que a regeneração dessas espécies não ocorre por meio do banco de sementes do solo.

### 2.3. Análise de dados

Modelos lineares generalizados (GLM, McCullagh & Nelder 1983) foram utilizados para analisar a variação temporal na densidade e riqueza de espécies do banco de sementes do solo. O GLM é estruturalmente similar aos modelos de Análise de Variância (ANOVA) com a vantagem de assumir outras distribuições de erro que não apenas a normal. Essa abordagem é recomendada para análises de dados categóricos e contínuos que apresentam um melhor ajustamento dentro de uma distribuição de Poisson (Austin *et al.* 1990). Devido à presença de *outliers* em nosso conjunto de dados, algumas das variáveis apresentaram *overdispersion* com a distribuição de Poisson. Seguindo recomendações de Zuur *et al.* (2010), para contornar o problema de *overdispersion* nós ajustamos os dados de abundância à distribuição quasipoisson (Material suplementar, Figura S1). Para controlar a autocorrelação temporal nos dados, uma matriz de covariância de erros foi criada e comparada com a distribuição dos dados. O ajuste do modelo mostrou que não houve diferença para a maioria das variáveis, indicando que a autocorrelação temporal não foi um fator importante que poderia mudar o resultado biológico. Para as variáveis que apresentaram correlação, os valores foram baixos (*ca.* 0.22), indicando que não houve variação suficiente na autocorrelação temporal dos dados, autorizando o uso do GLM. Nós usamos o teste de Tukey a posteriori para comparações entre grupos ao nível de significância de 95%. As análises foram realizadas no ambiente R 3.0.3 (R Development Core Team 2010), usando os pacotes “MASS” e “multcomp”.

O *Blocked Multi-Response Permutation Procedures* (MRBP) foi utilizado para avaliar diferenças na composição florística do banco de sementes do solo entre os períodos de coleta (McCune and Mefford 2011). O MRBP é um teste multivariado não paramétrico que gera um índice variando de zero a um, tendo seu valor máximo (um) quando a similaridade florística é máxima (McCune & Grace 2002). Nas comparações entre grupos, o limite crítico de confiança ( $p < 0,05$ ) foi corrigido pela função de Bonferroni (Zar 2010). O teste foi realizado com o programa PC-ORD versão 6.0 (McCune & Mefford 2011).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Densidade de sementes no solo e riqueza de espécies

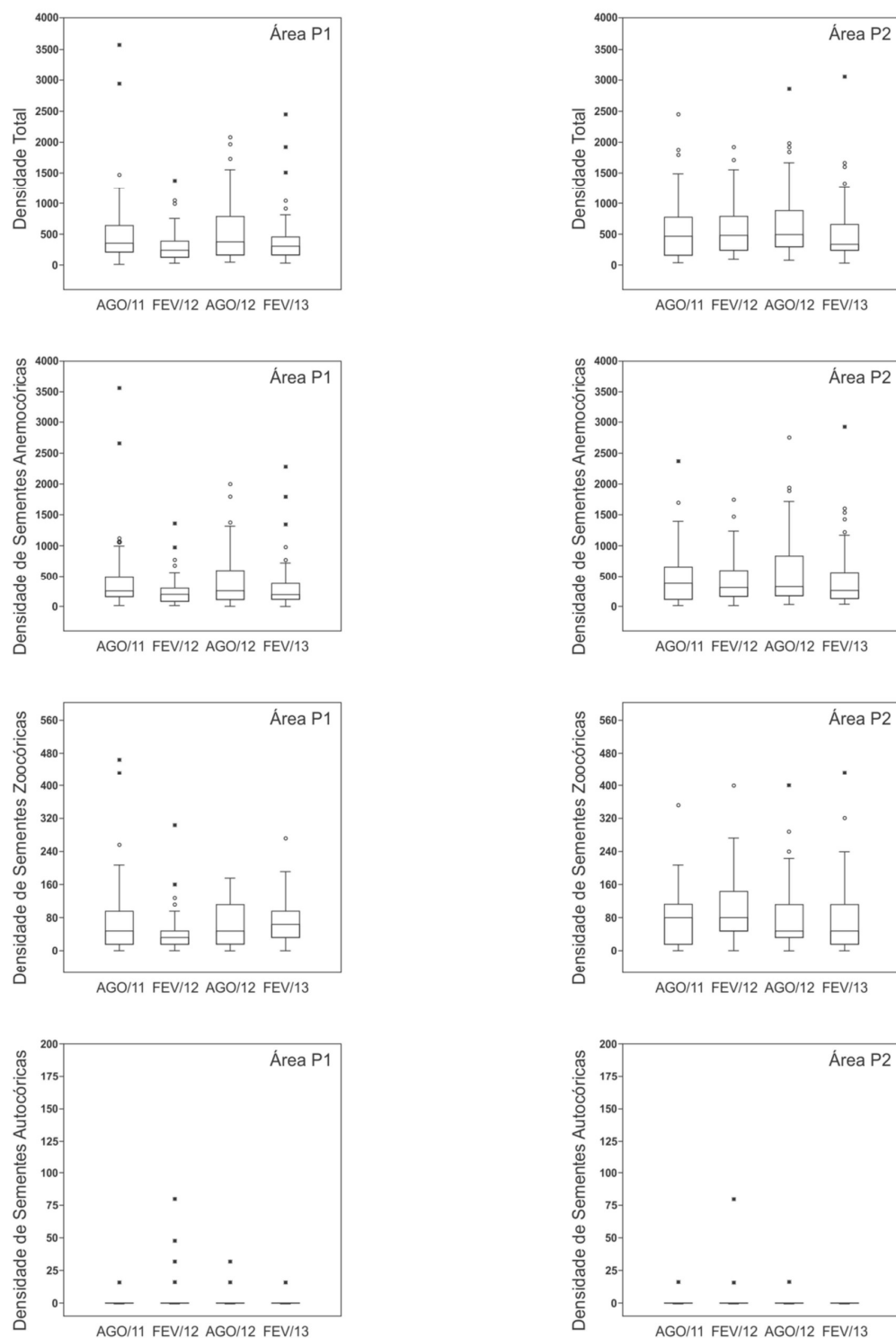
Nas quatro coletas de solo emergiram 14.112 plântulas, sendo 6.288 na área P1 e 7.824 na área P2. Durante o período foram registradas 74 espécies na área P1 e 83 espécies na área P2. Diferenças temporais na densidade de sementes do solo e riqueza de espécies foram detectadas pelo GLM (Tabela 1). Entretanto, na comparação entre grupos, variações temporais na densidade e riqueza de espécies do banco de sementes do solo ocorreram apenas na área P1 (Tabela 2, Figura 1 e 2). Nessa área, a riqueza de espécies da coleta de fevereiro/12 foi menor em comparação com os demais períodos de coleta, sendo essa mesma relação verificada para a densidade de sementes do solo. Esse padrão não foi observado dentro das diferentes síndromes de dispersão, com exceção da autocoria. Assim, um padrão sazonal não foi encontrado.

**Tabela 1.** Parâmetros estimados e erro padrão aproximado para a variação temporal na densidade de sementes e riqueza de espécies total e em diferentes síndromes de dispersão 2 ha de floresta tropical Montana (área P1 e área P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP.

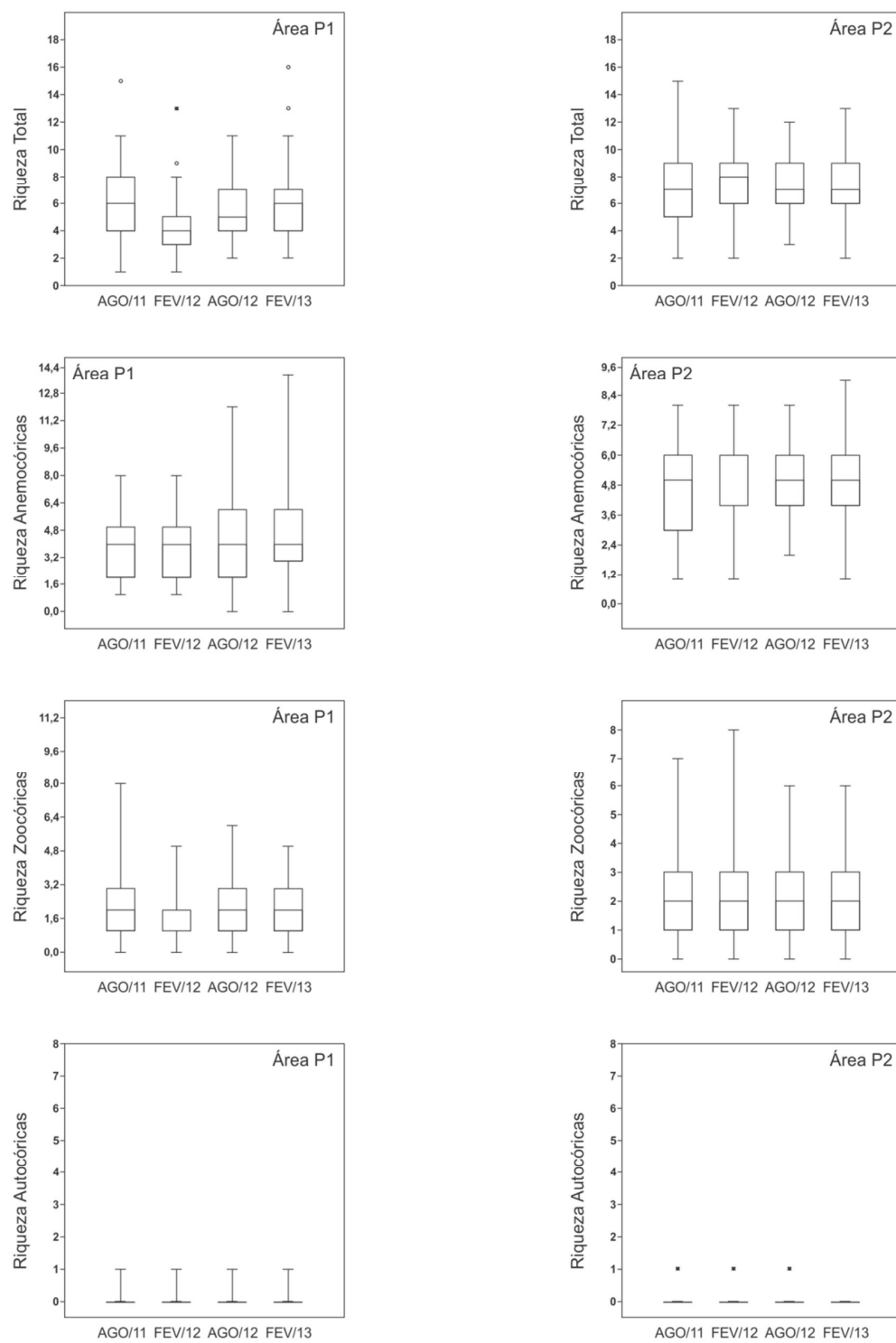
|                              | Área P1                    |                |          |          | Área P2                    |                |          |          |
|------------------------------|----------------------------|----------------|----------|----------|----------------------------|----------------|----------|----------|
|                              | Estimativa<br>(Intercepto) | Erro<br>Padrão | <i>t</i> | <i>P</i> | Estimativa<br>(Intercepto) | Erro<br>Padrão | <i>t</i> | <i>p</i> |
| <b>Densidade de Sementes</b> |                            |                |          |          |                            |                |          |          |
| Densidade Total              | 3.55                       | 0.13           | 26.47    | 0.00     | 3.60                       | 0.12           | 28.92    | 0.00     |
| Densidade Anemocóricas       | 3.33                       | 0.15           | 21.22    | 0.00     | 3.42                       | 0.14           | 23.35    | 0.00     |
| Densidade Zoocóricas         | 1.56                       | 0.18           | 8.30     | 0.00     | 1.59                       | 0.14           | 11.36    | 0.00     |
| Densidade Autocóricas        | -3.91                      | 1.00           | -3.91    | 0.00     | -2.12                      | 0.40           | -5.19    | 0.00     |
| <b>Riqueza de Espécies</b>   |                            |                |          |          |                            |                |          |          |
|                              | Estimativa<br>(Intercepto) | Erro<br>Padrão | <i>z</i> | <i>P</i> | Estimativa<br>(Intercepto) | Erro<br>Padrão | <i>z</i> | <i>p</i> |
| Riqueza Total                | 1.81                       | 0.06           | 28.63    | 0.00     | 1.95                       | 0.05           | 36.83    | 0.00     |
| Riqueza Anemocóricas         | 1.35                       | 0.07           | 17.45    | 0.00     | 1.51                       | 0.06           | 22.79    | 0.00     |
| Riqueza Zoocóricas           | 0.63                       | 0.10           | 6.30     | 0.00     | 0.71                       | 0.09           | 7.18     | 0.00     |
| Riqueza Autocóricas          | -3.91                      | 1.00           | -3.91    | 0.00     | -2.30                      | 0.44           | -5.15    | 0.00     |

**Tabela 2.** Variação temporal na densidade de sementes (sementes.m<sup>2</sup>) e riqueza de espécies do banco de sementes do solo (média ± erro padrão) e em diferentes síndromes de dispersão em 2 ha de floresta tropical Montana (área P1 e área P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP. Letras iguais na mesma coluna (entre períodos de coleta) indicam ausência de diferença estatística (p<0.05) de acordo com o teste de Tukey. A riqueza total de espécies em cada período de coleta é apresentada entre parênteses. Asteriscos indicam valores de *p* marginalmente significativos em relação ao mês anterior.

| Total             | Densidade de Sementes      |                           | Riqueza de Espécies            |                               |
|-------------------|----------------------------|---------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
|                   | Área P1                    | Área P2                   | Área P1                        | Área P2                       |
| Agosto/11         | 560,9 ± 92,6 <sup>a</sup>  | 591,4 ± 73,8 <sup>a</sup> | 6,12 ± 0,39 <sup>a</sup> (41)  | 7,08 ± 0,38 <sup>a</sup> (51) |
| Fevereiro/12      | 307,2 ± 38,7 <sup>b</sup>  | 574,4 ± 60,9 <sup>a</sup> | 4,42 ± 0,29 <sup>b*</sup> (34) | 7,78 ± 0,32 <sup>a</sup> (49) |
| Agosto/12         | 586,6 ± 77,8 <sup>a</sup>  | 681,6 ± 83,2 <sup>a</sup> | 5,56 ± 0,34 <sup>a*</sup> (36) | 7,52 ± 0,30 <sup>a</sup> (45) |
| Fevereiro/13      | 428,6 ± 65,5 <sup>ab</sup> | 531,8 ± 75,9 <sup>a</sup> | 6,02 ± 0,42 <sup>a</sup> (41)  | 7,24 ± 0,38 <sup>a</sup> (44) |
| <b>Anemocoria</b> |                            |                           |                                |                               |
| Agosto/11         | 451,2 ± 89,0 <sup>a*</sup> | 490,9 ± 71,7 <sup>a</sup> | 3,84 ± 0,27 <sup>a</sup> (19)  | 4,6 ± 0,2 <sup>a</sup> (22)   |
| Fevereiro/12      | 244,8 ± 36,4 <sup>a*</sup> | 428,5 ± 56,6 <sup>a</sup> | 3,84 ± 0,27 <sup>a</sup> (16)  | 4,6 ± 0,2 <sup>a</sup> (18)   |
| Agosto/12         | 446,1 ± 69,7 <sup>a</sup>  | 577,3 ± 82,7 <sup>a</sup> | 4,50 ± 0,35 <sup>a</sup> (11)  | 4,9 ± 0,2 <sup>a</sup> (17)   |
| Fevereiro/13      | 350,4 ± 61,7 <sup>a</sup>  | 438,7 ± 73,8 <sup>a</sup> | 4,72 ± 0,33 <sup>a</sup> (18)  | 4,2 ± 0,3 <sup>a</sup> (17)   |
| <b>Zoocoria</b>   |                            |                           |                                |                               |
| Agosto/11         | 76,8 ± 13,5 <sup>a</sup>   | 78,7 ± 9,5 <sup>a</sup>   | 1,88 ± 0,21 <sup>a</sup> (14)  | 2,5 ± 0,2 <sup>a</sup> (21)   |
| Fevereiro/12      | 42,9 ± 7,3 <sup>a</sup>    | 101,7 ± 11,9 <sup>a</sup> | 1,40 ± 0,14 <sup>a</sup> (13)  | 3,4 ± 0,3 <sup>a</sup> (21)   |
| Agosto/12         | 83,5 ± 23,2 <sup>a</sup>   | 82,8 ± 11,8 <sup>a</sup>  | 1,78 ± 0,19 <sup>a</sup> (18)  | 3,1 ± 0,2 <sup>a</sup> (19)   |
| Fevereiro/13      | 68,8 ± 7,8 <sup>a</sup>    | 75,8 ± 12,2 <sup>a</sup>  | 1,94 ± 0,18 <sup>a</sup> (16)  | 3,1 ± 0,2 <sup>a</sup> (22)   |
| <b>Autocoria</b>  |                            |                           |                                |                               |
| Agosto/11         | 0,3 ± 0,3 <sup>a</sup>     | 1,9 ± 0,7 <sup>a</sup>    | 0,02 ± 0,02 <sup>a*</sup> (1)  | 0,4 ± 0,1 <sup>a</sup> (3)    |
| Fevereiro/12      | 7,4 ± 2,4 <sup>b</sup>     | 3,5 ± 1,7 <sup>a</sup>    | 0,22 ± 0,05 <sup>a*</sup> (2)  | 0,4 ± 0,1 <sup>a</sup> (2)    |
| Agosto/12         | 1,6 ± 0,9 <sup>a</sup>     | 0,9 ± 0,5 <sup>a</sup>    | 0,06 ± 0,03 <sup>a</sup> (1)   | 0,3 ± 0,1 <sup>a</sup> (2)    |
| Fevereiro/13      | 1,3 ± 0,6 <sup>a</sup>     | 0,0 ± 0,0 <sup>a</sup>    | 0,08 ± 0,03 <sup>a</sup> (1)   | 0,0 ± 0,0 <sup>a</sup> (0)    |



**Figura 1.** Boxplot da densidade total do banco de sementes do solo e em relação ao modo de dispersão em 2 ha de floresta (Área P1 e Área P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar.



**Figura 2.** Boxplot da riqueza total de espécies e em relação ao modo de dispersão 2 ha de floresta (Área P1 e Área P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar.

### 3.2. Composição florística do banco de sementes do solo

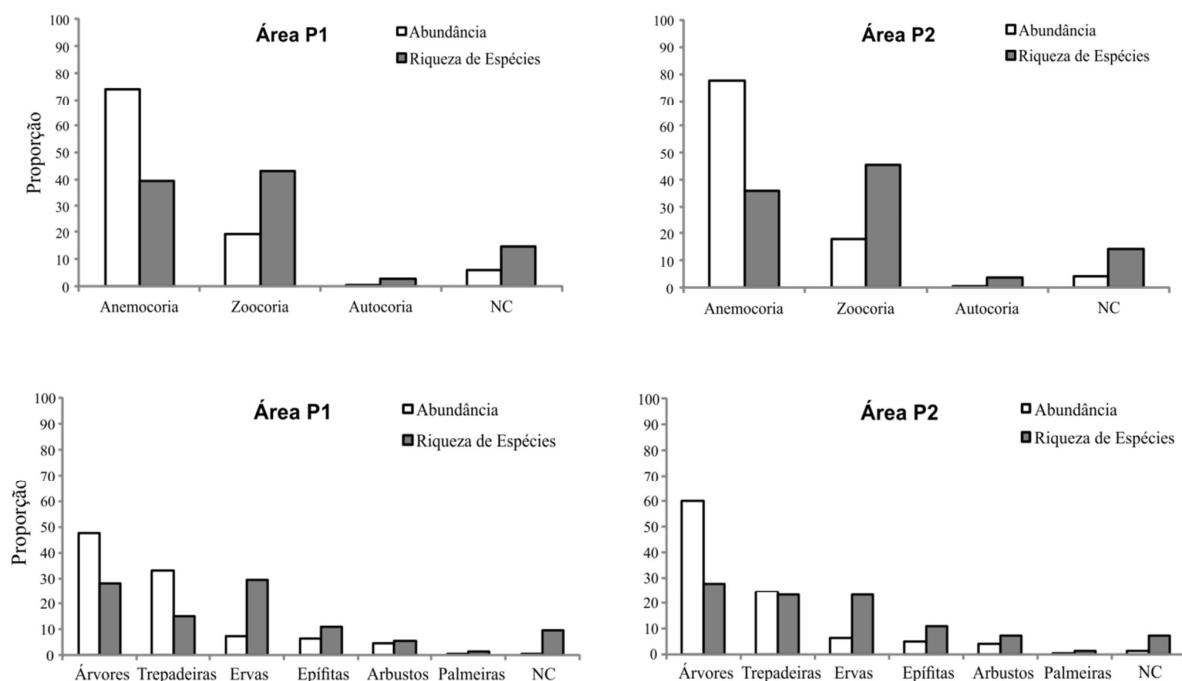
No banco de sementes das duas áreas de estudo foram registradas 99 espécies, distribuídas em 58 gêneros e 41 famílias (Material Suplementar, Tabela S1). Asteraceae, Melastomataceae e Urticaceae foram as famílias com maior importância, representadas por aproximadamente 85% das plântulas recrutadas de cada uma das áreas. Asteraceae foi a família que apresentou a maior riqueza do banco de sementes, com 26 espécies distribuídas em 14 gêneros. Essa família contribuiu com 42,5% do total de plântulas recrutadas na parcela P1 e 45% na parcela P2. As espécies arbóreas *Vernonanthura petiolaris* (DC.) H. Rob e *Piptocarpha macropoda* (DC.) Baker, e as espécies trepadeiras *Mikania* cf. *sericea* Hook. & Arn. e *Mikania micrantha* Kunth foram dominantes no banco de sementes das duas áreas. Adicionalmente, *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae), uma espécie arbórea anemocórica, foi a mais abundante no banco de sementes das duas áreas, representada por cerca de 30% do total de plântulas recrutadas.

A anemocoria foi a principal síndrome de dispersão das duas áreas contribuindo com cerca de 75% das plântulas recrutadas. Espécies zoocóricas dominantes incluíram *Miconia cabucu* Hoehne (Melastomataceae) e *Cecropia glaziovii* Snethl. (Urticaceae), que juntas corresponderam a 10% (área P1) e 6% (área P2) do total de plântulas. Em termos de riqueza de espécies, a zoocoria foi mais representativa no banco de sementes das duas áreas (43,2 a 45,6% do total de espécies), mas contribuiu com menos de 20% do total de plântulas (Figura 3). O banco de sementes apresentou maior proporção de plântulas de espécies arbóreas (com 47,7% na área P1 e 59,8% na área P2), seguido de trepadeiras (33,2% e 24,2%) e herbáceas (14% e 10,9%, respectivamente). Entretanto, a maior riqueza de espécies nas duas áreas foi de espécies herbáceas que, junto com trepadeiras, somaram cerca de 55% do total de espécies do banco de sementes, enquanto arbóreas com menos de 30% (Figura 3).

Considerando o total de espécies, a composição florística do banco de sementes do solo não variou temporalmente. Não houve variação temporal na composição de espécies quando os diferentes modos de dispersão foram considerados nas duas áreas. A similaridade florística foi maior para o total



de espécies e entre espécies anemocóricas, enquanto espécies zoocóricas e autocóricas apresentaram valores baixos de similaridade (Tabela 3).



**Figura 3.** Abundância de sementes e riqueza de espécies (%) do banco de sementes do solo segundo modo de dispersão e hábito em duas áreas de Floresta Tropical Montana (P1 e P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. NC: não classificado.

**Tabela 3.** Similaridade na composição florística do banco de sementes do solo em duas áreas de Floresta Montana (P1 e P2) no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. As comparações temporais foram feitas para o total de espécies e considerando separadamente cada modo de dispersão. Valores de similaridade (A) do teste de permutação de resposta múltipla são apresentados, juntamente com os parâmetros que o descrevem.

| Área P1               | $\delta_{Obs}$ | $\delta_{Exp}$ | Variância | Skewness | T     | p    | A    |
|-----------------------|----------------|----------------|-----------|----------|-------|------|------|
| Total de Espécies     | 18.4           | 29.0           | 0.32      | -0.51    | -18.7 | 0.00 | 0.36 |
| Espécies Anemocóricas | 16.2           | 27.7           | 0.34      | -0.50    | -18.7 | 0.00 | 0.40 |
| Espécies Zoocóricas   | 5.56           | 6.1            | 0.49      | -0.35    | -7.56 | 0.00 | 0.08 |
| Espécies Autocóricas  | 2.7            | 3.0            | 0.60      | -1.06    | -2.86 | 0.01 | 0.07 |
| <b>Área P2</b>        |                |                |           |          |       |      |      |
| Total de Espécies     | 17.8           | 29.7           | 0.35      | -0.45    | -20.1 | 0.00 | 0.40 |
| Espécies Anemocóricas | 15.7           | 27.1           | 0.37      | -0.44    | -19.4 | 0.00 | 0.44 |
| Espécies Zoocóricas   | 5.2            | 6.5            | 0.00      | -0.34    | -14.5 | 0.00 | 0.19 |
| Espécies Autocóricas  | 1.6            | 2.0            | 0.00      | -0.83    | -10.1 | 0.00 | 0.22 |

#### 4. DISCUSSÃO

As densidades obtidas neste estudo, assim como a representação por diferentes espécies e formas de vida, sugerem que o banco de sementes dos trechos de floresta Montana é uma importante via de regeneração natural (Dalling & Hubbell 2002, Castillo & Stevenson 2010). Os valores de densidade obtidos variaram entre 320 e 711 sementes.m<sup>2</sup> (média de 503 sementes.m<sup>2</sup> na área P1 e 625 sementes.m<sup>2</sup> na área P2) sendo inferiores aos verificados em outros estudos conduzidos em florestas tropicais em áreas de altitude com padrão de precipitação semelhante. Em uma área de floresta sucessional no Brasil, Baider *et al.* (1999) obtiveram 872 sementes.m<sup>2</sup>. Entretanto, densidades muito superiores foram relatadas por Murray & Garcia (2002) em florestas Montanas na Costa Rica (*ca.* 3000 a 6000 sementes.m<sup>2</sup>), por Alvarez-Aquino *et al.* (2005) e Williams-Linera (1993) em fragmentos de floresta madura no México (3632 sementes.m<sup>2</sup> e 2341 sementes.m<sup>2</sup>, respectivamente) e por Lindner (2009) em florestas Montanas de Mata Atlântica no Brasil (*ca.* 2200 sementes.m<sup>2</sup>). Com exceção do estudo de Baider *et al.* (1999), que amostrou uma floresta com altitude similar (930 m de altitude), todos os demais estudos citados foram realizados em áreas com elevação variando entre 1300 e 2200 m. Por outro lado, densidades inferiores (130 sementes.m<sup>2</sup>) foram reportadas para localidades menos elevadas de florestas tropicais não-sazonais (até 350 m de altitude) por Souza (2008). Essas comparações, portanto, sugerem um aumento na densidade de sementes do solo ao longo do gradiente de altitude de florestas tropicais não-sazonais. Uma possível explicação para esse padrão é que a redução na temperatura com o aumento da altitude reduz a atividade de patógenos (McGraw & Vavrek 1989) e pode atuar como um filtro ambiental que favorece a longevidade das sementes nessas áreas (Cavieres & Arroyo 2001, Espinosa *et al.* 2013).

Diferentemente da densidade de sementes no solo, a riqueza de espécies parece seguir um padrão oposto ao gradiente de temperatura. Neste estudo, nós registramos um total entre 74 a 83 espécies no banco de sementes do solo, sendo consistente com a riqueza de espécies verificada por Baider *et al.* (1999) em uma área sucessional (85 spp.). Em regiões de altitudes intermediárias de Mata

Atlântica, a riqueza de espécies do banco de sementes pode ser ligeiramente maior (93 spp.), como verificado por Souza (2008). Entretanto, em áreas onde as florestas ocorrem em altitudes acima de 1300 m, alguns estudos reportam uma grande redução na riqueza de espécies (entre 17 e 22 espécies), como verificado por Lindner (2009), enquanto outros apontam uma redução mais moderada (entre 65 e 75 spp.), como descrito por Alvarez-Aquino *et al.* (2005) e Williams-Linera (1993). Outros estudos têm fornecido evidências de redução na riqueza de espécies do banco de sementes com o aumento da altitude em áreas de florestas tropicais úmidas (Fornara & Dalling 2005). Contudo, a riqueza de espécies é fortemente influenciada pela área amostral (Magurran & McGill 2011) e os estudos disponíveis apresentam diferenças no tempo de avaliação da emergência de plântulas, na estação de coleta do banco de sementes, na profundidade de solo amostrada, nos métodos de contagem de sementes e no tamanho e número de amostras. Assim, a falta de padronização metodológica limita comparações entre diferentes áreas (Dalling *et al.* 1995, Butler & Chazdon 1998) e, como consequência, generalizações sobre a variação altitudinal da densidade e riqueza de espécies do banco de sementes em florestas tropicais com baixa sazonalidade na precipitação dependem de um escopo maior de evidências. As relações aqui levantadas também podem resultar da diferenciação florística comumente descrita entre diferentes áreas de florestas Montanas em função de suas particularidades climáticas e geológicas (Oliveira-Filho & Fontes 2000, Meireles *et al.* 2008, Richter 2008), bem como do histórico local de perturbação (Lippok *et al.* 2013).

Asteraceae, Melastomataceae e Urticaceae foram as famílias mais importantes do banco de sementes das duas áreas, sendo também verificadas em outras áreas de florestas tropicais de altitude (Williams-Linera 1993, Murray & Garcia-C 2002, Vinha *et al.* 2011) e de terras baixas (Dalling & Denslow 1998, Dalling *et al.* 1998). A alta dominância de espécies é frequentemente relatada no banco de sementes (Dalling *et al.* 1997, Dalling & Denslow 1998, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002, Lindner 2009) e, em nosso estudo, *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae) foi a espécie mais abundante ao longo de todos os períodos de coleta das duas áreas. Essa espécie apresenta ampla

distribuição no gradiente de altitude da Mata Atlântica da Serra do Mar, frequentemente apresentando reprodução por apomixia que resulta na alta produtividade de sementes (Brito & Sazima 2012). Outras espécies, como *Cecropia glaziovii* e *Miconia cabucu* também foram bem representadas no banco de sementes. *Cecropia glaziovii* tem grande amplitude ao longo da encosta, ocorrendo desde áreas de restinga até as regiões de floresta Montana (Joly *et al.* 2012) e espécies de *Miconia*, assim como *Cecropia*, integram boa parte de banco de sementes de muitas regiões tropicais (Dalling & Denslow 1998, Dalling *et al.* 1998, Baider *et al.* 1999). Nas regiões de Mata Atlântica, Melastomataceae tem sido reconhecida como a principal família envolvida com as fases iniciais e intermediárias de regeneração após distúrbios (Baider *et al.* 1999, Tabarelli & Mantovani 2000, Aida *et al.* 2001, Vinha *et al.* 2011) e nosso estudo sugere sua forte representação nas áreas de maior elevação. *Vernonanthura petiolaris* e *Piptocarpha macropoda*, além das trepadeiras *Mikania* cf. *sericea* e *Mikania micrantha* contribuíram para a dominância da família Asteraceae no banco de sementes, que também contou com a maior riqueza de espécies. Asteraceae é uma das famílias com maior importância e endemismo em áreas de altitude (Meireles *et al.* 2008, Richter 2008) e a forte representatividade dessa família no banco de sementes do solo foi relacionada com a alta produtividade da chuva de sementes de alguns indivíduos arbóreos nas áreas amostradas e de trepadeiras ocupando o dossel (obs. pessoal), incluindo outras espécies herbáceas e arbustivas (Vinha *et al.*, [in prep.], Cap. 1). Entretanto, dentre todas as espécies e gêneros citados, que contribuem para o padrão de dominância no banco de sementes do solo, apenas *Miconia* está bem representada em clareiras nas áreas de Santa Virgínia (Tabarelli & Mantovani 2000). O banco de sementes dessas áreas apresenta um padrão espacial bastante agregado (Vinha *et al.* [in prep.], Cap 2), o que sugere que as sementes de poucas espécies são capazes de chegar em clareiras e se estabelecer.

Espécies arbóreas contribuíram para a maior abundância de sementes no solo, concordando com outros estudos realizados em áreas de floresta tropical úmida onde baixos níveis de distúrbios foram relatados (Hopkins & Graham 1983, Lawton & Putz 1988, Williams-Linera 1993). Apesar disso, o

banco de sementes da floresta Montana apresentou alta riqueza de espécies herbáceas. A presença de herbáceas é frequentemente relacionada com alto grau de perturbações antrópicas (Quintana-Ascencio *et al.* 1996, Alvarez-Aquino *et al.* 2005, Martins & Engel 2007). Entretanto, em nosso estudo, a ocorrência de espécies dessa forma de vida foi relacionada com a abundância de epífitas, que são altamente diversas em florestas de altitude (Nadkarni *et al.* 2001). Nas áreas amostradas neste estudo, as herbáceas foram particularmente representadas por espécies das famílias Araceae, Cactaceae, Bromeliaceae, Gesneriaceae e Piperaceae. A maioria dessas espécies não se regenera por meio do banco de sementes do solo, o que caracteriza uma passagem accidental por essa via, segundo os resultados obtidos neste estudo. Entretanto, sua presença no banco de sementes pode ser considerada como um bom indicativo do grau de conservação da floresta. Outras herbáceas como *Juncus* sp., *Typha* sp. e *Cyperus* sp. também contribuíram, sendo frequentes em áreas mais frias e/ou muito úmidas.

Adicionalmente, embora a vegetação arbórea seja constituída predominantemente por espécies com dispersão zoocórica (Martins *et al.* 2014), a dominância por espécies com dispersão anemocórica diferencia o banco de sementes das áreas de floresta Montana amostradas neste estudo de outras áreas de florestas tropicais, onde espécies zoocóricas são frequentemente relatadas (Garwood 1989, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002, Martins & Engel 2007, Vinha *et al.* 2011). Entretanto, a riqueza de espécies do banco de sementes contou com uma maior proporção de zoocóricas, o que pode ser reflexo da alta representatividade desse grupo funcional na vegetação das áreas (Martins *et al.* 2014).

Ao contrário de nossas expectativas, que previam encontrar variação temporal na densidade e riqueza de espécies do banco de sementes, nossos resultados mostram relativamente pouca variação temporal. As variações temporais encontradas foram relacionadas com um mês específico de coleta (fevereiro/12) que influenciou igualmente as variações na densidade e na riqueza de espécies, não sendo consistentes dentro dos diferentes modos de dispersão. Isso sugere que a variação verificada em fevereiro/12 foi provavelmente relacionada com um menor número de espécies frutificando, uma vez

que a chuva de sementes dessas áreas influencia diretamente a composição de espécies e contribui com *ca.* de 80% da abundância de sementes no solo (Vinha *et al.* [in prep.], Cap. 2). Por outro lado, uma vez que a chuva de sementes nessas áreas é sazonal (Vinha *et al.* [in prep.], Cap. 1), seria esperado que a densidade de sementes e a riqueza de espécies do banco de sementes fosse maior em fevereiro, uma vez que a maioria das sementes são dispersas entre outubro e janeiro. Um aspecto interessante é que a chuva de sementes da área P2 foi duas vezes maior em relação à P1, mas diferenças em termos de densidade de sementes no solo foram pequenas entre elas. Isso sugere que possa ocorrer uma perda sazonal de sementes em fevereiro, que corresponde ao final do período mais úmido (quando há maior concentração de água no solo) e que pode estar relacionada com processos que levam à mortalidade de sementes no solo, como a atividade de patógenos e predadores, ou ao recrutamento (Garwood 1989, Dalling *et al.* 1997, Dalling *et al.* 1998, Murray & Garcia-C 2002, Gallery *et al.* 2007). Esses processos parecem atuar indistintamente entre os diferentes modos de dispersão, mas podem ser mais prejudiciais para espécies zoocóricas e autocóricas uma vez que houve menor similaridade temporal na composição florística desse grupo de espécies.

Nossos resultados estão de acordo com o estudo de Fornara & Dalling (2005) que relataram ausência de variação sazonal no banco de sementes de uma floresta Montana no Panamá. Esses autores sugeriram a baixa sincronia na fenologia de frutificação ou a baixa perda sazonal de sementes no solo como causas possíveis. Entretanto, nossos resultados não apoiam esses pressupostos. Nós sugerimos que a baixa variação sazonal no banco de sementes das áreas de floresta Montana possa estar relacionada com fatores de mortalidade no solo, em função do elevado conteúdo de água e o favorecimento da infecção de sementes por patógenos que pode levar à deteriorização das sementes. Em locais mais elevados de floresta tropical (acima de 1500 m), há registros que evidenciam o acúmulo de sementes no solo, provavelmente ocasionado por algumas espécies em particular, embora outras sejam extremamente susceptíveis ao ataque por fungos e outros patógenos (Murray & Garcia-C 2002).

Estudos futuros devem avaliar a relação entre as peculiaridades climáticas nas áreas de altitude e a dinâmica do banco de sementes do solo em diferentes áreas.

## **AGRADECIMENTOS**

Nós agradecemos a Wagner de Toledo, Vanderlei de Toledo, Renato Belinello e a todas as demais pessoas que ajudaram na árdua tarefa de coleta de solo no campo. Também agradecemos a João Paulo Villani por facilitar o acesso e apoio na pesquisa de campo e a toda equipe do Núcleo Santa Virgínia. A identificação do material botânico contou com o apoio de diversos especialistas: Geraldo Daher Franco, João Semir, João Renato Stehmann, Gustavo Shimizu, Marcelo Monge, Rubens Queiroz, João A. Martins do Carmo, André Olmos, Fabrício S. Meyer, Maria do Carmo S. do Amaral, Suzana Costa, Sérgio Romaniuc, Tarcísio Filgueiras e Leonardo Meireles. Essa pesquisa foi financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP 2011/02390-5 e foi autorizada pela Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo 013.059/2011.

## 5. LITERATURA CITADA

- AIDAR, M.M.P, GODOY, J.R.L., BERGMANN, J. & JOLY, C.A. 2001. Atlantic forest succession over calcareous soil, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 455-469.
- ALVAREZ-AQUINO, C., WILLIAMS-LINERA, G. & NEWTON, A.C. 2005. Disturbance effects on the seed bank of Mexican cloud forest fragments. *Biotropica* 37: 337-432
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP/APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of Linnean Society* 161: 105–121.
- AUSTIN, M.P., NICHOLIS, A.O. & MARGULES, C.R. 1990. Measurement of the realized qualitative niche of plant species: examples of the environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs* 60: 161-177.
- BAIDER, C., TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1999. O banco de sementes de um trecho de floresta atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 319-328.
- BEHLING, H. 2008. Tropical mountain forest dynamics in Mata Atlantica and northern Andean biodiversity hotspots during the late Quaternary. 25-33 in Gradstein, S.R., Homeier, J., Gansert, D. (eds). *The tropical mountain forests: patterns and process in a biodiversity hotspot*. Biodiversity and Ecology Series, Universitätsverlag Göttingen.
- BRITO, V.L.G & SAZIMA, M. 2012. *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae): reproductive biology of a tree species at two sites of an elevational gradient in the Atlantic rainforest in Brazil. *Plant Systematic and Evolution* 298: 1271-1279.
- BULLOCK, J.M., KENWARD, R.E. & HAILS, R. 2002. *Dispersal Ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- BUTLER, B.J. & CHAZDON, R.L. 1998. Species richness, species variation and abundance of soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30: 214-222.



- CASTILLO, L.S. & STEVENSON, P.R. 2010. Relative importance of seed-bank and post-disturbance seed dispersal on early gap regeneration in a Colombian Amazon forest. *Biotropica* 42: 488-492.
- CAVIERES, L.A. & ARROYO, M.T.K. 2001. Persistence soil seed banks in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): experimental detection of variation along an altitudinal gradient in the Andes of central Chile (33°S). *Journal of Ecology* 89: 31-39.
- CHEKE, A.S., NANAKORN, W. & YANKOSES, C. 1979. Dormancy and dispersal of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotropica* 11: 88-95.
- DALLING, J.W., SWAINE, M.D. & GARWOOD, N.C. 1995. Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. *Functional Ecology* 9: 119-121.
- DALLING, J.W., SWAINE, M.D. & GARWOOD, N.C. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13: 659-680.
- DALLING, J.W. & DENSLOW, J.S. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *Journal of Vegetation Science* 9: 669-678.
- DALLING, J.W., SWAINE, M.D. & GARWOOD, N. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.
- DALLING, J.W. & HUBBELL, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.
- DEVLAEMINCK, R., BOSSUYT, B. & HERMY, M. 2005. Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology* 176: 1-17.
- ESPINOSA, C.I., LUZURIAGA, A.L., CRUZ, M., MONTERO, M. & ESCUDERO, A. 2013. Co-occurring grazing and climate stressors have different effects on the total seed bank when compared to the persistence seed bank. *Journal of Vegetation Science* 24: 1098-1107.
- FAO 2011. *State of the world's forests 2011*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Rome. 164 pp.

- FENNER, M. & THOMPSON, K. 2005. *The ecology of seeds*. University Press, Cambridge.
- FORNARA, D.A. & DALLING, J.W. 2005. Seed bank dynamics in five Panamanian forests. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 223-226.
- GALLERY, R., MOORE, D.J.P. & DALLING, J.W. 2010. Interspecific variation in susceptibility to fungal pathogens in seeds of 10 tree species in the neotropical genus *Cecropia*. *Journal of Ecology* 98: 147-155.
- GARWOOD, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L. (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc., New York.
- GROMBONE-GUARATINI, M.T. & RODRIGUES, R.R. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 759-774.
- GÜNTER, S., STIMM, B., CABRERA, M., DIAZ, M.L., LOJAN, M., ORDOÑEZ, E., RICHTER, M. & WEBER, M. 2008. Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology* 24: 247-258.
- HEERDT, G.N.J.; VERWEIJ, G.L.; BAKKER, R.M. & BAKKER, J.P. 1996. An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* 10: 144-151.
- HOLL, K.D., LOIK, M.E., LINS, E.H.V. & SAMUELS, I.A. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349.
- HOPKINS, M.S. & GRAHAM, A.W. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. *Biotropica* 15: 90-99.
- JOLY, C.A., ASSIS, M.A., BERNACCI, L.C., TAMASHIRO, J.Y., CAMPOS, M.C.R., GOMES, J.A.M.A., LACERDA, M.S., SANTOS, F.A.M., PEDRONI, F., PEREIRA, L.S.P., PADGURSCHI, M.C.G., PRATA, E.M.B., RAMOS, E., TORRES, R.B., ROCHELLE, A., MARTINS, F.R., ALVES, L.F., VIEIRA, S.A., MARTINELLI, L.A., CAMARGO, P.B., AIDAR,

- M.P.M., EISENLOHR, P.V., SIMÕES, E., VILLANI, J.P. & BELINELLO, R. 2012. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. *Biota Neotropica* 12: 123-145.
- KÖRNER, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- LAWTON, R.O. & PUTZ, F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764-777.
- LINDNER, A. 2009. A rapid assessment approach on soil seed banks of Atlantic forest sites with different disturbance history in Rio de Janeiro, Brazil. *Ecological Engineering* 35: 829-835.
- LIPPOK, D., WALTER, F., HENSEN, I., BECK, S.G. & SCHLEUNING, M. 2013. Effects of disturbance and altitude on soil seed bank of tropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 29: 523-529.
- MAGURRAN, A.E. & MCGILL, B.J. 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, 368p.
- MARTINS, A.M. & ENGEL, V.L. 2007. Soil seed banks in tropical forest fragments with different disturbance histories in southeastern Brazil. *Ecological Engineering* 31: 165-174.
- MARTINS, S.C. 2010. Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- MARTINS, V.F., CAZOTTO, L.P.D. & SANTOS, F.A.M. 2014. Dispersal spectrum of four forest types along an altitudinal range of the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biota Neotropica*, 14: 1-22.
- MCCULLAGH, P. & NELDER, J.A. 1983. *Generalized linear models. Monographs on statistics and applied probability*. Chapman and Hall, London, 261p.
- McCUNE, B. & GRACE, J.B. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA ([www.pcord.com](http://www.pcord.com)), 304 pages.

- McCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 2011. *PC-ORD Multivariate analysis of ecological data*, Version 6.00. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McGRAW, J.B. & VAVRECK, M.C. 1989. The role of buried viable seed in arctic and alpine plant communities. 91-105 in Leck, M.A., Parker, V.P. & Simpson, R.L. (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, CA, US.
- MEIRELES, L.D., SHEPHERD, G.J. & KINOSHITA, L.S. 2008. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 559-574.
- MURRAY, K.G. & GARCIA-C, J.M. 2002. Contributions of seed dispersal and demography to recruitment limitation in Costa Rican cloud forest. 323-338 in Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, England.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NADKARNI, N.M., MERWIN, M.C. & NIEDER, J. 2001. Forest canopies: plant diversity. 27-40 in Levin, S. (ed). *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, San Diego, California.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H.C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* 15: 278-285.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- PADGURSCHI, M.C.G., PEREIRA, L.S., TAMASHIRO, J.Y. & JOLY, C.A. 2011. Floristic composition and similarities between areas of Montane Atlantic Rainforest, São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 11: 139-152.
- QUINTANA-ASCENCIO, P.F., GONZALEZ-SPINOSA, M., RAMIREZ-MACIAL, N., DOMINGUEZ-VASQUEZ, G. & MARTINEZ-ICO, M. 1996. Soil seed banks and regeneration of

- tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28: 192-209.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. R: a language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org>
- RICHTER, M. 2008. Tropical mountain forests – distribution and general features. 7-24 in Gradstein, S.R., Homeier, J., & Gansert, D. (eds). *The tropical mountain forests: patterns and process in a biodiversity hotspot*.
- ROYO, A.A. & RISTAL, T.E. 2012. Stochastic and deterministic processes regulate spatio-temporal variation in seed bank diversity. *Journal of Vegetation Science* 24: 724-734.
- SCUDELLER, V.V., MARTINS, F.R. & SHEPHERD, G.J. 2001. Distribution and abundance of arboreal in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecology* 152: 185-199.
- SOUZA, S.C.P.M. 2008. Estratégias de regeneração das espécies arbóreas de um trecho de Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual de Carlos Botelho, Brasil. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- SWAINE, M.D. & HALL, J.B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *The Journal of Ecology* 71: 601-627.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.
- TALORA, D.C. & MORELLATO, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 13-26.
- VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, New York.
- VINHA, D.; ALVES, L.F.; ZAIDAN, L.B.P. & GROMBONE-GUARATINI, M.T. 2011. The potential of the soil seed bank for the regeneration of a tropical urban forest dominated by bamboo. *Landscape and Urban Planning* 99: 178-185.

- WILLIAMS-LINERA, G. 1993. Soil seed bank in four lower montane forests of Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 321-337.
- YOUNG, K.R. EWEL, J.J. & BROWN, B.J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71: 157-173.
- ZAR, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA, 944p.
- ZURR, A.F., IENO, E.N. & ELPHICK, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3-14.

### Material Suplementar

**Tabela S1.** Relação de espécies por família mostrando o número de plântulas recrutadas no banco de sementes do solo em duas parcelas (P1 e P2) de floresta Atlântica Montana no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. Forma de vida: Herb = herbácea, Trep = trepadeira, Abt = arbustiva, Arb = arbórea, Pal = palmeira. Síndrome de Dispersão (SD): Zoo = zoocoria; Ane = anemocoria; Aut = autocoria. O número de registro de inclusão no herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC) é indicado para cada espécie.

| Família/Espécie                                      | Forma de Vida | SD  | No. de Sementes |         | Voucher    |
|--|---------------|-----|-----------------|---------|------------|
|  |               |     | Área P1         | Área P2 |            |
| ACANTHACEAE  |               |     |                 |         |            |
| <i>Mendoncia velloziana</i> Mart.                    | Trep          | Zoo | -               | 2       | UEC011490  |
| AMARANTHACEAE  |               |     |                 |         |            |
| <i>Celosia corymbifera</i> Didr.                     | Herb          | -   | -               | 102     | UEC011488  |
| <i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth             | Trep          | Ane | -               | 5       | UEC011487  |
| APOCYNACEAE  |               |     |                 |         |            |
| <i>Cynanchum</i> cf. <i>montevidense</i> Spreng.     | Trep          | Ane | -               | 4       | UEC 011485 |
| ARACEAE  |               |     |                 |         |            |
| <i>Philodendron</i> sp. # 1                          | Herb          | Zoo | 102             | 54      | UEC011398  |
| <i>Philodendron</i> sp. # 2                          | Herb          | Zoo | -               | 1       | -          |
| ARALIACEAE   |               |     |                 |         |            |
| <i>Schefflera</i> sp.                                | Arb           | Zoo | 4               | 1       | -          |
| ARECACEAE  |               |     |                 |         |            |
| <i>Euterpe edulis</i> Mart.                          | Pal           | Zoo | 4               | 15      | UEC011400  |
| ARISTOLOCHIACEAE                                     |               |     |                 |         |            |
| <i>Aristolochia paulistana</i> Hoehne                | Trep          | -   | 3               | -       | UEC011465  |
| ASTERACEAE   |               |     |                 |         |            |
| <i>Ageratum conyzoides</i> L.                        | Herb          | Ane | 1               | -       | UEC011419  |
| <i>Baccharidastrum triplinervium</i> (Less.) Cabrera | Herb          | Ane | 7               | 10      | UEC011418  |
| <i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.                 | Herb          | Ane | 14              | 20      | UEC011417  |
| <i>Baccharis junciformis</i> DC.                     | Herb          | Ane | 1               | 2       | UEC011415  |
| <i>Baccharis</i> cf. <i>mesoneura</i> DC.            | Abt           | Ane | 7               | 15      | UEC011416  |
| <i>Baccharis</i> sp.                                 | -             | Ane | 1               | 2       | UEC011414  |
| <i>Eclipta alba</i> (L.) Hassk.                      | Herb          | Ane | -               | 1       | UEC011413  |
| <i>Erechtites hieracifolius</i> (L.) Raf. ex DC.     | Herb          | Ane | 2               | -       | UEC011411  |
| <i>Erechtites valerianifolius</i> (Wolf) DC.         | Herb          | Ane | 3               | 3       | UEC011409  |
| <i>Eupatorium inulifolium</i> Kunth                  | Abt           | Ane | 4               | 6       | UEC011407  |
| <i>Grazielia alpestris</i> (Gardner) R. L. Esteves   | Abt           | Ane | 273             | 265     | UEC011405  |
| <i>Heterocondylus</i> sp.                            | Herb          | Ane | 29              | 14      | -          |

(Capítulo 3) - Continuação Tabela S1:

| Família/Espécie                                 | Forma de Vida | SD  | No. de Sementes |         | Voucher   |
|---|---------------|-----|-----------------|---------|-----------|
|   |               |     | Área P1         | Área P2 |           |
| <i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.         | Trep          | Ane | 1               | 1       | UEC011412 |
| <i>Mikania laevigata</i> Sch.Bip. ex Baker      | Trep          | Ane | 84              | 39      | UEC011410 |
| <i>Mikania micranta</i> Kunth                   | Trep          | Ane | 67              | 616     | UEC011408 |
| <i>Mikania</i> cf. <i>myriocephala</i> DC.      | Trep          | Ane | 28              | 4       | UEC011403 |
| <i>Mikania</i> cf. <i>sericea</i> Hook. & Arn.  | Trep          | Ane | 1823            | 970     | UEC011434 |
| <i>Mikania</i> sp. # 1                          | Trep          | Ane | 62              | 34      | UEC011404 |
| <i>Mikania</i> sp. # 2                          | Trep          | Ane | 11              | 168     | UEC011420 |
| <i>Mikania</i> sp. # 3                          | Trep          | Ane | -               | 3       | -         |
| <i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker        | Arb           | Ane | 231             | 1079    | UEC011402 |
| <i>Pterocaulon alopecuroides</i> (Lam.) DC.     | Herb          | Ane | 2               | 1       | UEC011401 |
| <i>Senecio</i> sp.                              | -             | Ane | 2               | -       | UEC011421 |
| <i>Sonchus oleraceus</i> L.                     | Herb          | Ane | 1               | -       | UEC011406 |
| <i>Vernonanthura discolor</i> (Spreng.) H. Rob. | Arb           | Ane | 5               | 2       | UEC011399 |
| <i>Vernonanthura petiolaris</i> (DC.) H. Rob.   | Arb           | Ane | 13              | 259     | UEC011422 |
| BIGNONIACEAE                                    |               |     |                 |         |           |
| <i>Jacaranda montana</i> Morawetz               | Arb           | Ane | -               | 2       | UEC011486 |
| BORAGINACEAE                                    |               |     |                 |         |           |
| <i>Cordia sellowiana</i> Cham.                  | Arb           | Zoo | 1               | 14      | -         |
| BROMELIACEAE                                    |               |     |                 |         |           |
| Bromeliaceae sp. # 1                            | Herb          | Ane | 2               | 6       | UEC011484 |
| Bromeliaceae sp. # 2                            | Herb          | Ane | -               | 6       | UEC011483 |
| CACTACEAE                                       |               |     |                 |         |           |
| Cactaceae sp. # 1                               | Herb          | Zoo | 4               | 6       | UEC011481 |
| Cactaceae sp. # 2                               | Herb          | Zoo | 4               | 5       | UEC011482 |
| CELASTRACEAE                                    |               |     |                 |         |           |
| <i>Maytenus</i> cf. <i>schumanniana</i> Loes.   | Arb           | Zoo | 2               | -       | -         |
| CLUSIACEAE                                      |               |     |                 |         |           |
| <i>Clusia</i> sp.                               | Arb           | Zoo | 5               | -       | UEC011478 |
| CONVOLVULACEAE                                  |               |     |                 |         |           |
| <i>Ipomoea</i> cf. <i>syringifolia</i> Meisn.   | Trep          | Aut | -               | 5       | UEC011477 |
| CUCURBITACEAE                                   |               |     |                 |         |           |
| Cucurbitaceae sp.                               | Trep          | Zoo | -               | 6       | UEC011476 |
| CYPERACEAE                                      |               |     |                 |         |           |
| <i>Cyperus distans</i> L.                       | Herb          | Aut | 18              | 5       | UEC011479 |
| <i>Cyperus</i> sp. 1                            | Herb          | -   | 294             | 112     | UEC011480 |



(Capítulo 3) - Continuação Tabela S1:

| Família/Espécie                                    | Forma de Vida | SD  | No. de Sementes |         | Voucher   |
|--|---------------|-----|-----------------|---------|-----------|
|  |               |     | Área P1         | Área P2 |           |
| EUPHORBIACEAE                                      |               |     |                 |         |           |
| <i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.         | Arb           | Zoo | 31              | -       | UEC011474 |
| <i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg. | Arb           | Zoo | -               | 37      | UEC011473 |
| <i>Croton macrobothrys</i> Baill.                  | Arb           | Zoo | 15              | 10      | UEC011475 |
| <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong              | Arb           | Zoo | 1               | 3       | UEC011471 |
| FABACEAE   |               |     |                 |         |           |
| Fabaceae sp.                                       | Arb           | -   | -               | 1       | -         |
| GESNERIACEAE                                       |               |     |                 |         |           |
| <i>Nematanthus</i> sp.                             | Herb          | -   | 54              | 36      | UEC011472 |
| <i>Sinningia</i> sp.                               | Herb          | -   | 10              | -       | -         |
| IRIDACEAE  |               |     |                 |         |           |
| <i>Sisyrinchium</i> sp.                            | Herb          | -   | 2               | 1       | UEC011470 |
| JUNCACEAE  |               |     |                 |         |           |
| <i>Juncus</i> sp.                                  | Herb          | Ane | 1               | -       | UEC011469 |
| MELASTOMATACEAE                                    |               |     |                 |         |           |
| <i>Miconia cabucu</i> Hoehne                       | Arb           | Zoo | 332             | 114     | UEC011467 |
| <i>Miconia</i> sp.                                 | Arb           | Zoo | 8               | 5       | UEC011468 |
| <i>Tibouchina herbacea</i> (DC.) Cogn.             | Abt           | Ane | 1               | -       | UEC011435 |
| <i>Tibouchina pulchra</i> Cogn.                    | Arb           | Ane | 1926            | 2466    | UEC011436 |
| MORACEAE   |               |     |                 |         |           |
| <i>Ficus guaranitica</i> Chodat                    | Arb           | Zoo | 6               | 60      | UEC011423 |
| ONAGRACEAE   |               |     |                 |         |           |
| <i>Fuchsia regia</i> (Vell.) Munz                  | Abt           | Zoo | -               | 1       | UEC011433 |
| PASSIFLORACEAE                                     |               |     |                 |         |           |
| <i>Passiflora amethystina</i> J.C. Mikan           | Trep          | Zoo | -               | 3       | UEC011424 |
| <i>Passiflora sidifolia</i> M. Roem.               | Trep          | Zoo | 1               | 14      | UEC011425 |
| PHYLLANTHACEAE                                     |               |     |                 |         |           |
| <i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão             | Arb           | Zoo | -               | 8       | UEC011426 |
| PHYTOLACCACEAE                                     |               |     |                 |         |           |
| Phytolaccaceae sp.                                 | -             | -   | 15              | 58      | UEC011438 |
| PIPERACEAE   |               |     |                 |         |           |
| <i>Peperomia</i> sp.                               | Herb          | Zoo | 221             | 224     | UEC011427 |
| <i>Piper</i> sp.                                   | Herb          | Zoo | 16              | 51      | UEC011428 |
| Piperaceae sp.                                     | Herb          | Zoo | 1               | -       | -         |

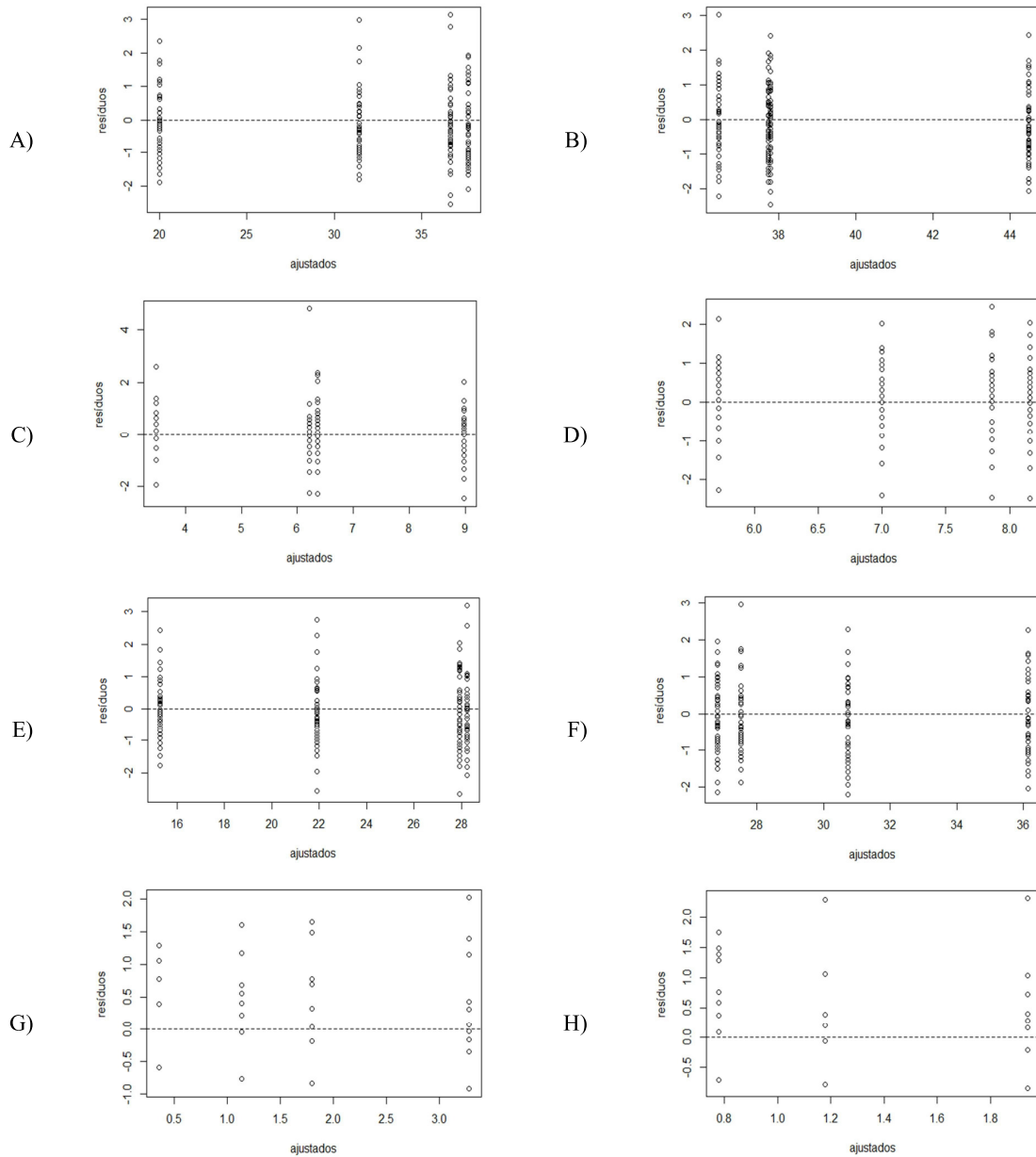
(Capítulo 3) – Continuação Tabela S1:

| Família/Espécie  | Forma de Vida | SD  | No. de Sementes |         | Voucher   |
|--|---------------|-----|-----------------|---------|-----------|
|  |               |     | Área P1         | Área P2 |           |
| POACEAE  |               |     |                 |         |           |
| Poaceae sp. # 1  | Herb          | Zoo | 6               | 122     | UEC011437 |
| Poaceae sp. # 2  | Herb          | Zoo | 3               | 1       | -         |
| Poaceae sp. # 3  | Herb          | Zoo | -               | 1       | -         |
| POLYGONACEAE   |               |     |                 |         |           |
| <i>Polygonum punctatum</i> Elliott                     | Herb          | -   | 2               | 1       | UEC011430 |
| PRIMULACEAE  |               |     |                 |         |           |
| <i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult. | Arb           | Zoo | 3               | 2       | UEC011429 |
| <i>Myrsine gardneriana</i> (A. DC.) Mez                | Arb           | Zoo | 10              | 25      | UEC011431 |
| RANUNCULACEAE  |               |     |                 |         |           |
| <i>Clematis dioica</i> L.                              | Trep          | Ane | -               | 1       | UEC011440 |
| RUBIACEAE  |               |     |                 |         |           |
| <i>Coccocypselum</i> sp.                               | Herb          | Zoo | 11              | 2       | UEC011439 |
| <i>Emmeorhiza umbelata</i> (Spreng.) K. Schum.         | Trep          | Zoo | 4               | 2       | -         |
| RUTACEAE   |               |     |                 |         |           |
| <i>Zanthoxylum</i> sp.                                 | Arb           | Zoo | 2               | -       | UEC011432 |
| SALICACEAE   |               |     |                 |         |           |
| <i>Casearia sylvestris</i> Sw.                         | Arb           | Zoo | 11              | 2       | UEC011442 |
| <i>Casearia decandra</i> Jacq.                         | Arb           | Zoo | 7               | 33      | UEC011441 |
| SAPINDACEAE  |               |     |                 |         |           |
| <i>Allophylus</i> cf. <i>petiolatus</i> Radlk.         | Arb           | Zoo | -               | 3       | UEC011396 |
| <i>Paullinia</i> sp.                                   | Trep          | Zoo | 1               | 11      | -         |
| Sapindaceae sp.  | -             | Zoo | 1               | -       | -         |
| SCROPHULARIACEAE                                       |               |     |                 |         |           |
| <i>Buddleja brasiliensis</i> Jacq. ex Spreng.          | Abt           | -   | -               | 4       | UEC011395 |
| SOLANACEAE   |               |     |                 |         |           |
| <i>Solanum hexandrum</i> Vell.                         | Herb          | Zoo | 1               | 7       | UEC011397 |
| <i>Solanum nigrescens</i> M. Martens & Galeotti        | Abt           | Zoo | 11              | 2       | -         |
| <i>Solanum odoriferum</i> Vell.                        | Trep          | Zoo | -               | 6       | UEC011384 |
| <i>Solanum</i> sp. # 1                                 | Arb           | Zoo | -               | 8       | UEC011394 |
| <i>Solanum</i> sp. # 2                                 | -             | Zoo | -               | 4       | UEC011383 |
| TYPHACEAE  |               |     |                 |         |           |
| <i>Typha</i> sp.                                       | Herb          | Ane | 64              | 56      | UEC011393 |

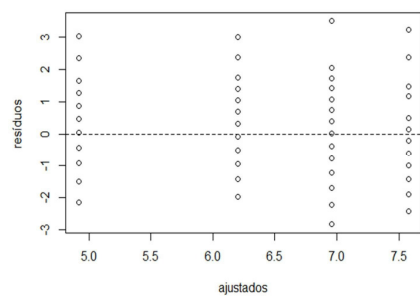
(Capítulo 3) - Continuação Tabela S1:

| Família/Espécie                              | Forma de Vida | SD  | No. de Sementes |         | Voucher   |
|--|---------------|-----|-----------------|---------|-----------|
|  |               |     | Área P1         | Área P2 |           |
| URTICACEAE                                   |               |     |                 |         |           |
| <i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.            | Arb           | Zoo | 329             | 475     | UEC011392 |
| <i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini | Arb           | Zoo | 55              | 71      | UEC011391 |
| Indeterminados                               |               |     |                 |         |           |
| Indet. # 1                                   | -             | -   | -               | 1       | -         |
| Indet. # 2                                   | -             | -   | -               | 3       | -         |
| Indet. # 3                                   | -             | -   | 1               | -       | -         |
| Indet. # 4                                   | -             | -   | 1               | -       | -         |
| Indet. # 5                                   | -             | -   | 2               | 3       | -         |
| Indet. # 6                                   | -             | -   | 7               | 21      | -         |
| Total de Plântulas                           |               |     | 6288            | 7824    |           |
| Total de Espécies                            |               |     | 74              | 83      |           |

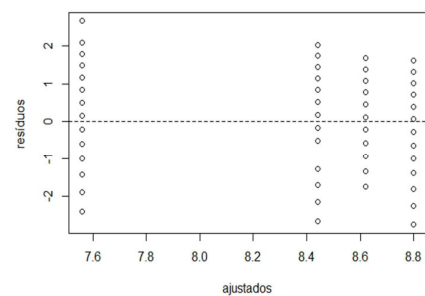
**Figura S1.** Gráficos de resíduos dos modelos da abundância e riqueza de espécies do banco de sementes do solo em duas áreas de floresta (P1 e P2) do Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar. Valores de abundância e riqueza de espécies foram ajustados à distribuição de poisson ou quasipoisson. **A:** Abundância total área P1; **B:** Abundância total área P2; **C:** Abundância zoocóricas área P1; **D:** Abundância zoocóricas área P2; **E:** Abundância anemocóricas área P1; **F:** Abundância anemocóricas área P2; **G:** Abundância autocóricas área P1; **H:** Abundância autocóricas área P2; **I:** Riqueza total área P1; **J:** Riqueza total área P2; **K:** Riqueza zoocóricas área P1; **L:** Riqueza zoocóricas área P2; **M:** Riqueza anemocóricas área P1; **N:** Riqueza anemocóricas área P2; **O:** Riqueza autocóricas área P1; **P:** Riqueza autocóricas área P2.



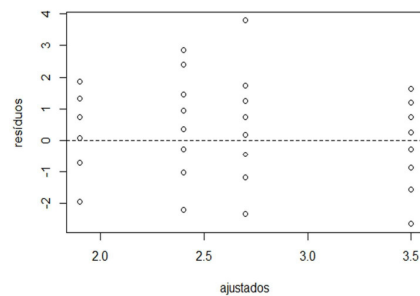
I)



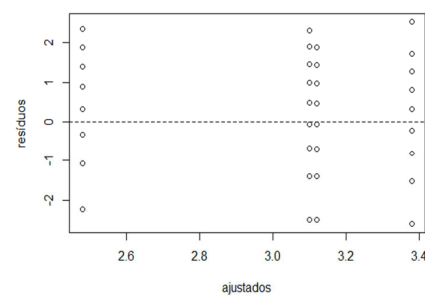
J)



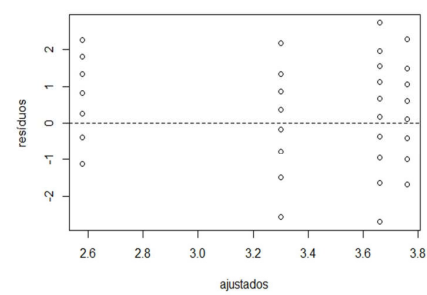
K)



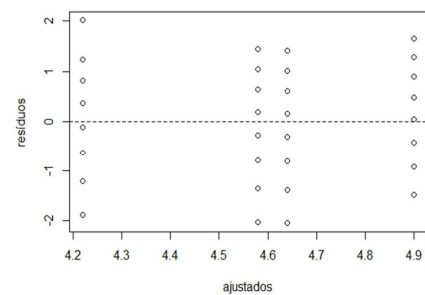
L)



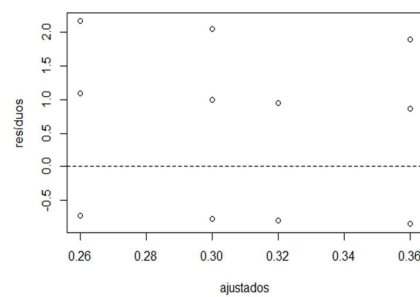
M)



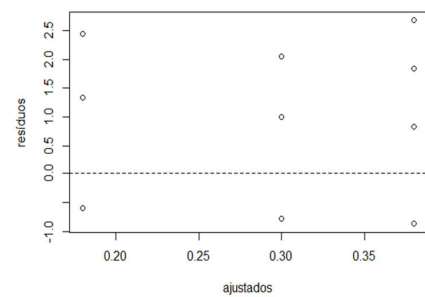
N)



O)

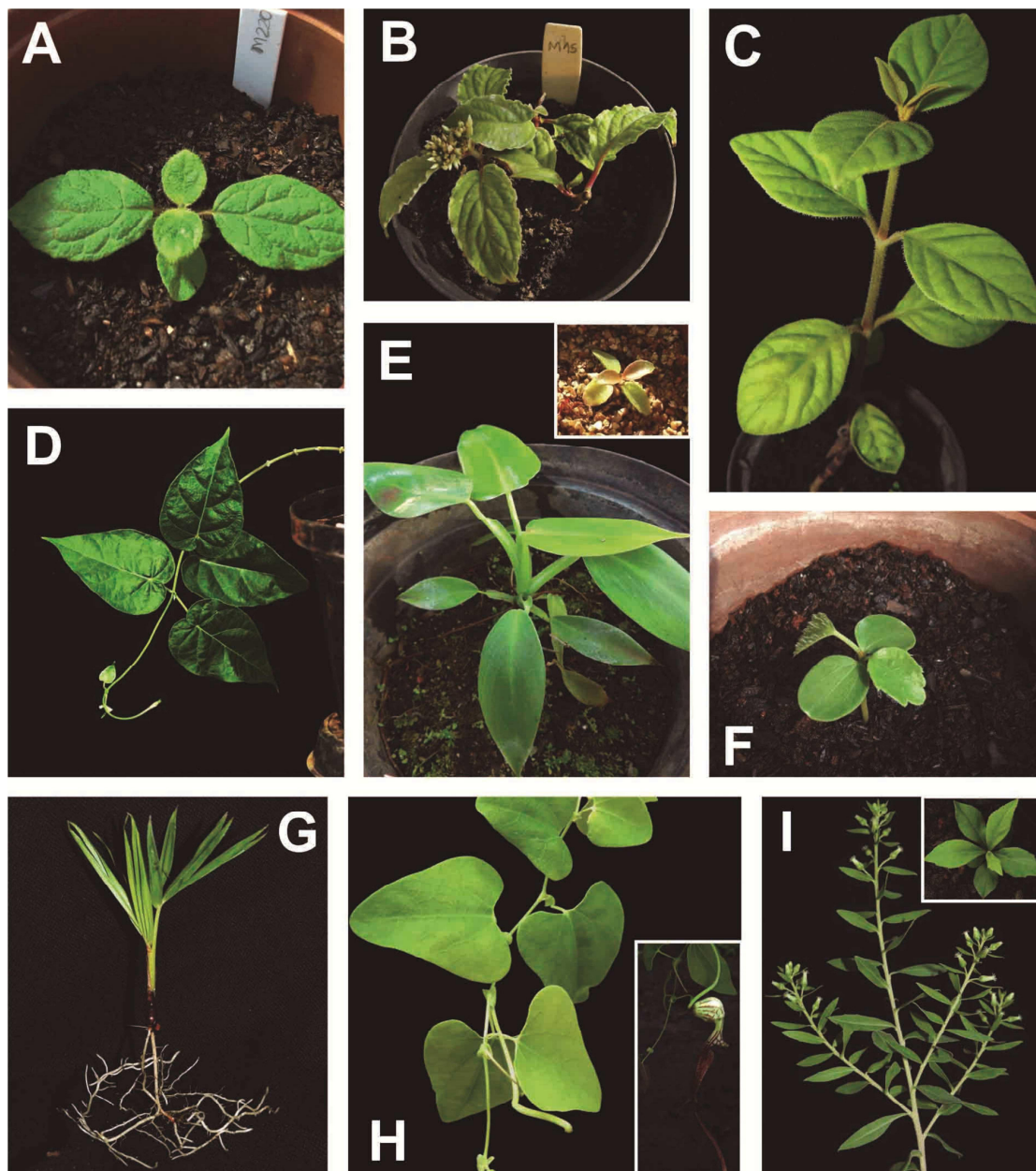


P)





**PLÂNTULAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO**  
**NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**

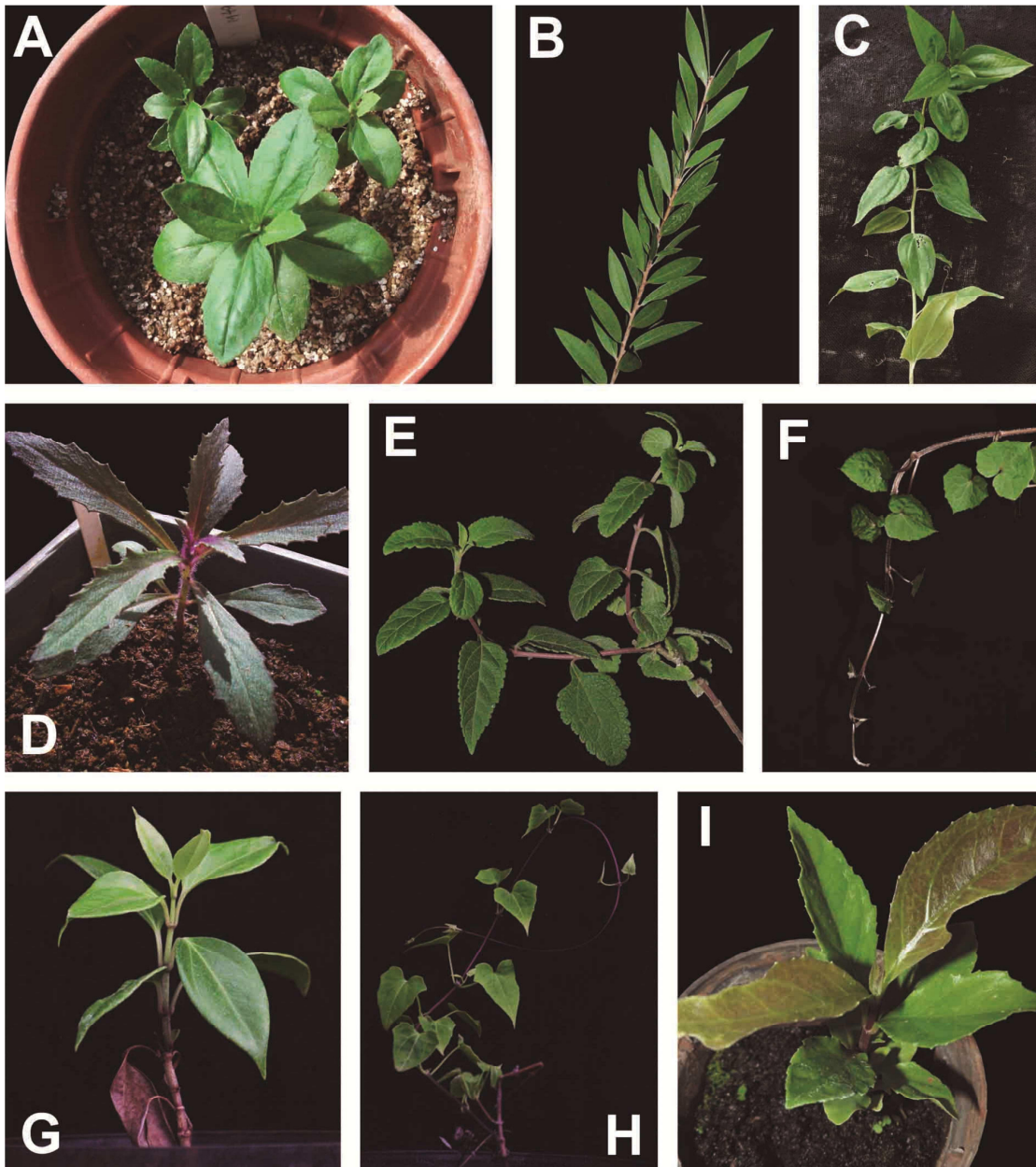


**FIGURA 1.** Acanthaceae: A *Mendoncia velloziana*; Amaranthaceae: B *Celosia corymbifera*; C *Chamissoa altissima*; Apocynaceae: D *Chinanchum* cf. *montevidense*; Araceae: E *Philodendron* sp. # 1; Araliaceae: F *Schefflera* sp.; Arecaceae: G *Euterpe edulis*; Aristolochiaceae: H *Aristolochia paulistana*; Asteraceae: I *Baccharis dracunculifolia*.





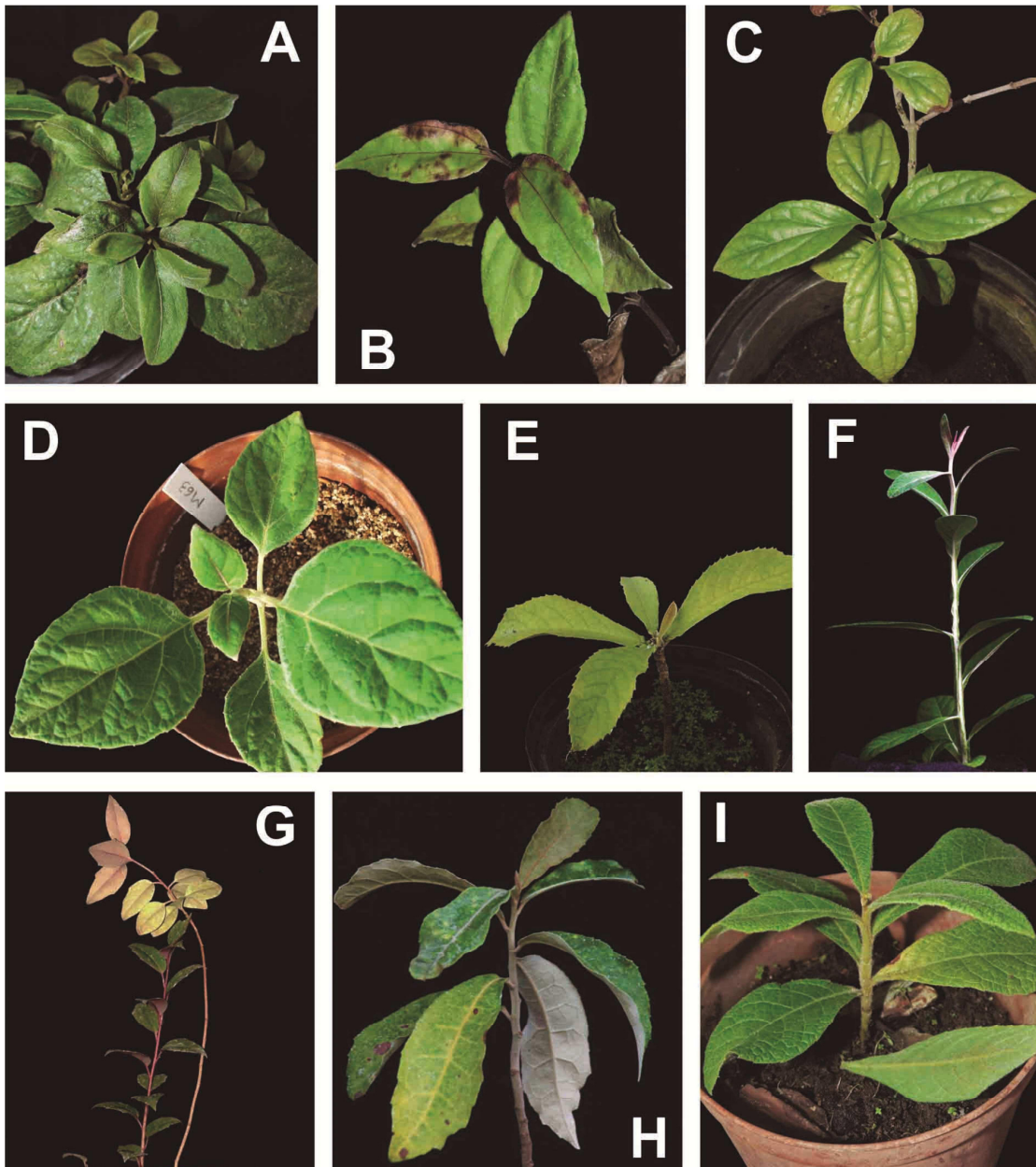
**PLÂNTULAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO**  
**NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**



**FIGURA 2.** Asteraceae: A *Baccharis* cf. *mesoneura*; B *Baccharis* sp.; C *Baccharidastrum triplinervium*; D *Erechites valerianifolius*; E *Eupatorium inulifolium*; F *Mikania cordifolia*; G *Mikania laevigata*; H *Mikania micranta*; I *Mikania* cf. *myriocephala*.



**PLÂNTULAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO**  
**NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**

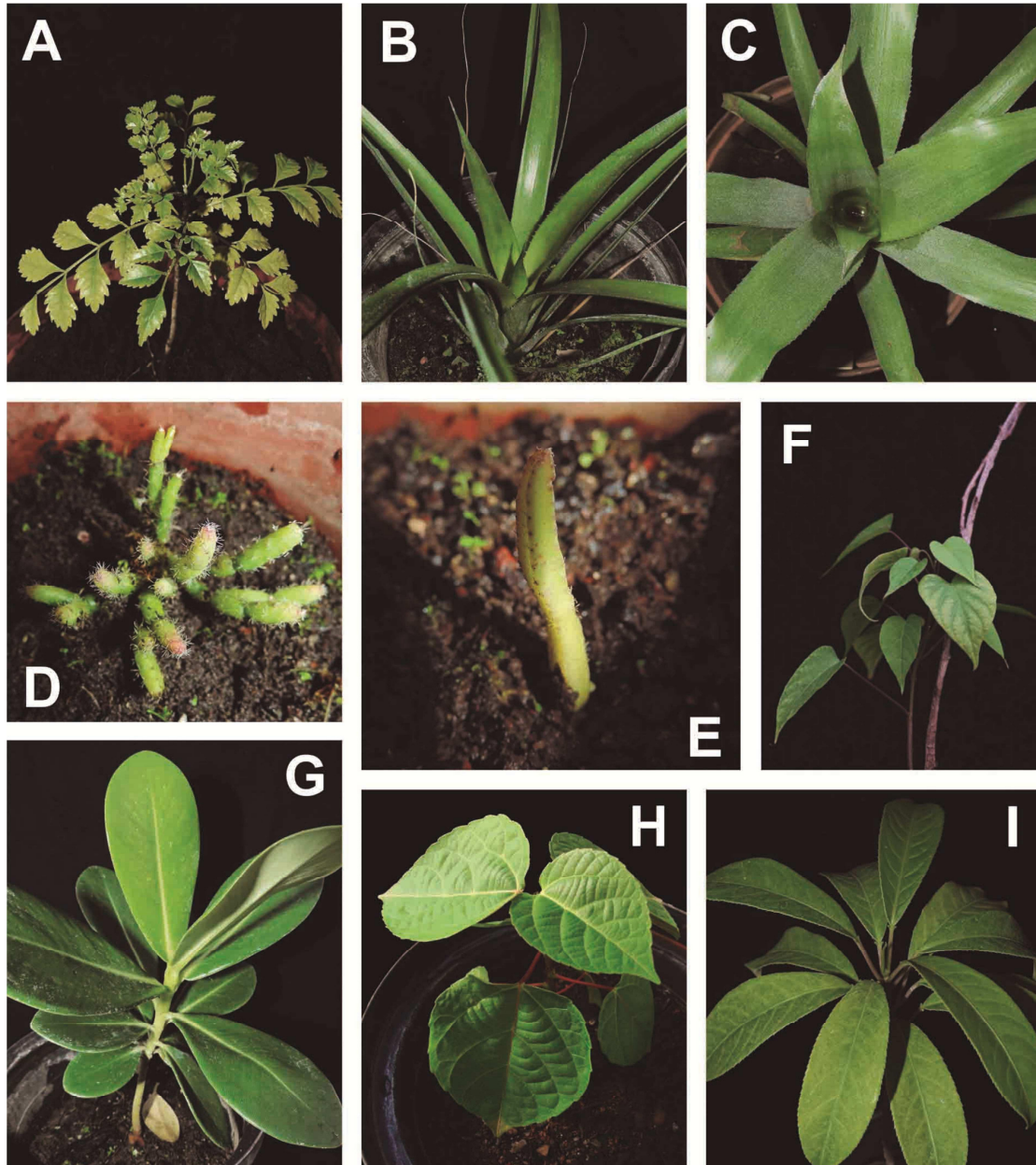


**FIGURA 3.** Asteraceae: A *Mikania* cf. *sericea*; B *Mikania* sp. # 1; C *Mikania* sp. # 2; D *Mikania* sp. # 3; E *Piptocarpha* *macropoda*; F *Pterocaulon* *alopecurioides*; G *Senecio* sp.; H *Vernonanthura* *discolor*; I *Vernonanthura* *petiolaris*.





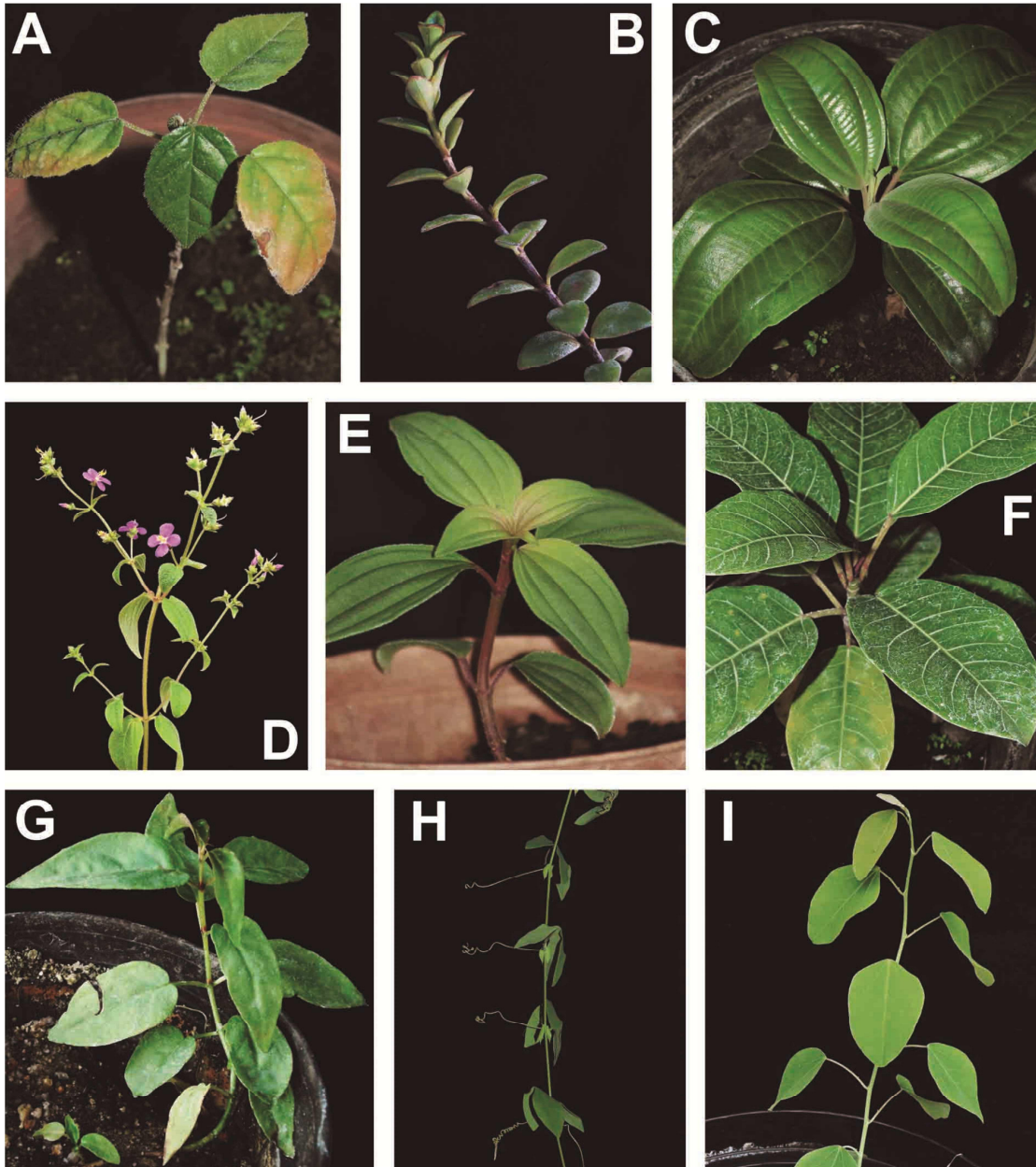
**PLÂNTULAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO**  
**NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**



**FIGURA 4.** Bignoniaceae: A *Jacaranda montana*; Bromeliaceae: B Bromeliaceae sp. #1; C Bromeliaceae sp. # 2; Cactaceae: D Cactaceae sp. # 1; E Cactaceae sp. # 2; Convolvulaceae: F *Ipomoea* cf. *syringifolia*; Clusiaceae: G *Clusia* sp.; Euphorbiaceae: H *Alchornea glandulosa*; I *Sapium glandulosum*.



**PLÂNTULAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO**  
**NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**

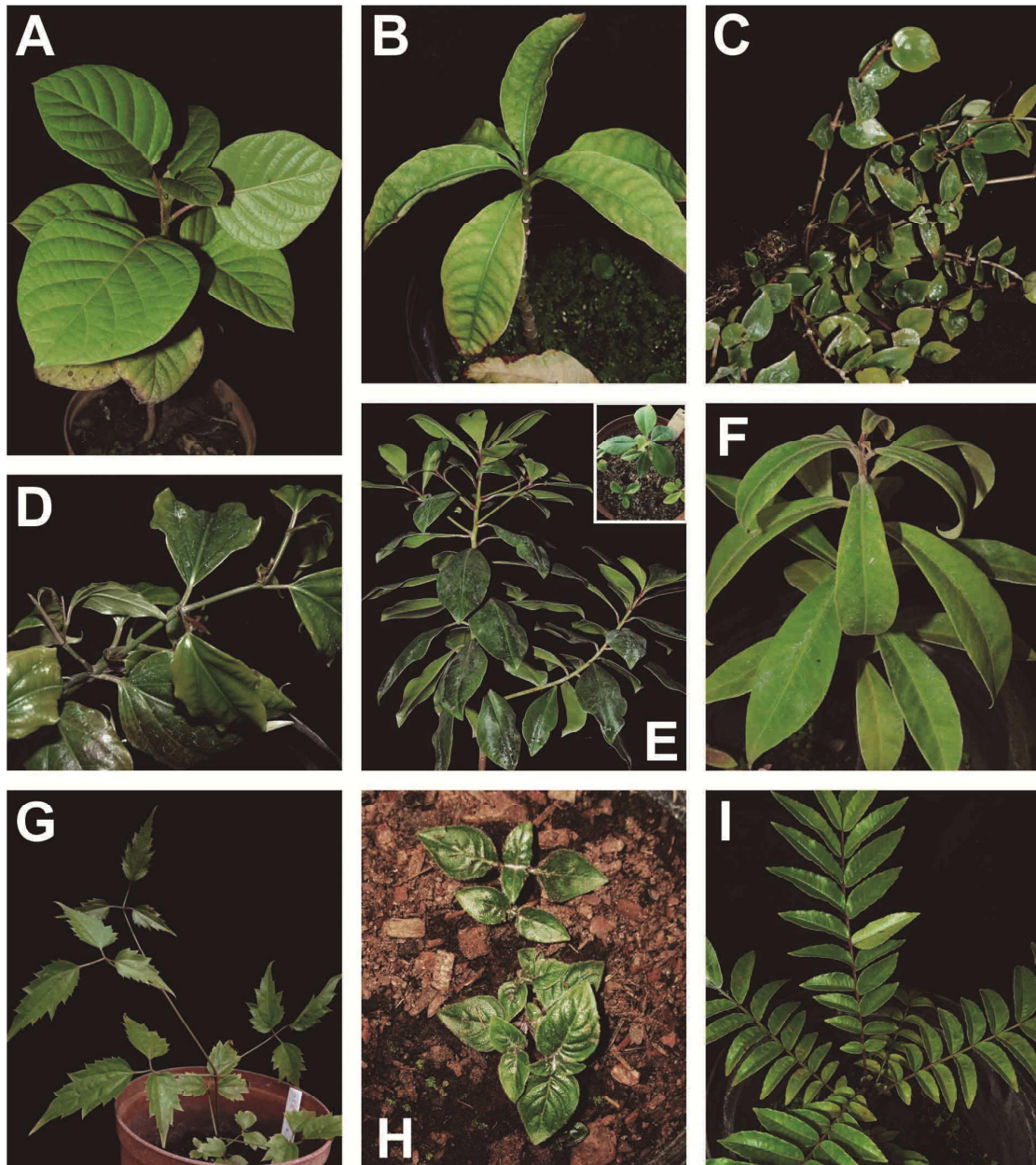


**FIGURA 5.** Euphorbiaceae: A *Croton macrobothrys*; Gesneriaceae: B *Nemanthus* sp.; Melastomataceae: C *Miconia cabucu*; D *Tibouchina herbacea*; E *Tibouchina pulchra*; Moraceae: F *Ficus guaranitica*; Onagraceae: G *Fuchsia regia*; Passifloraceae: H *Passiflora amethystina*; I *Passiflora sidifolia*.





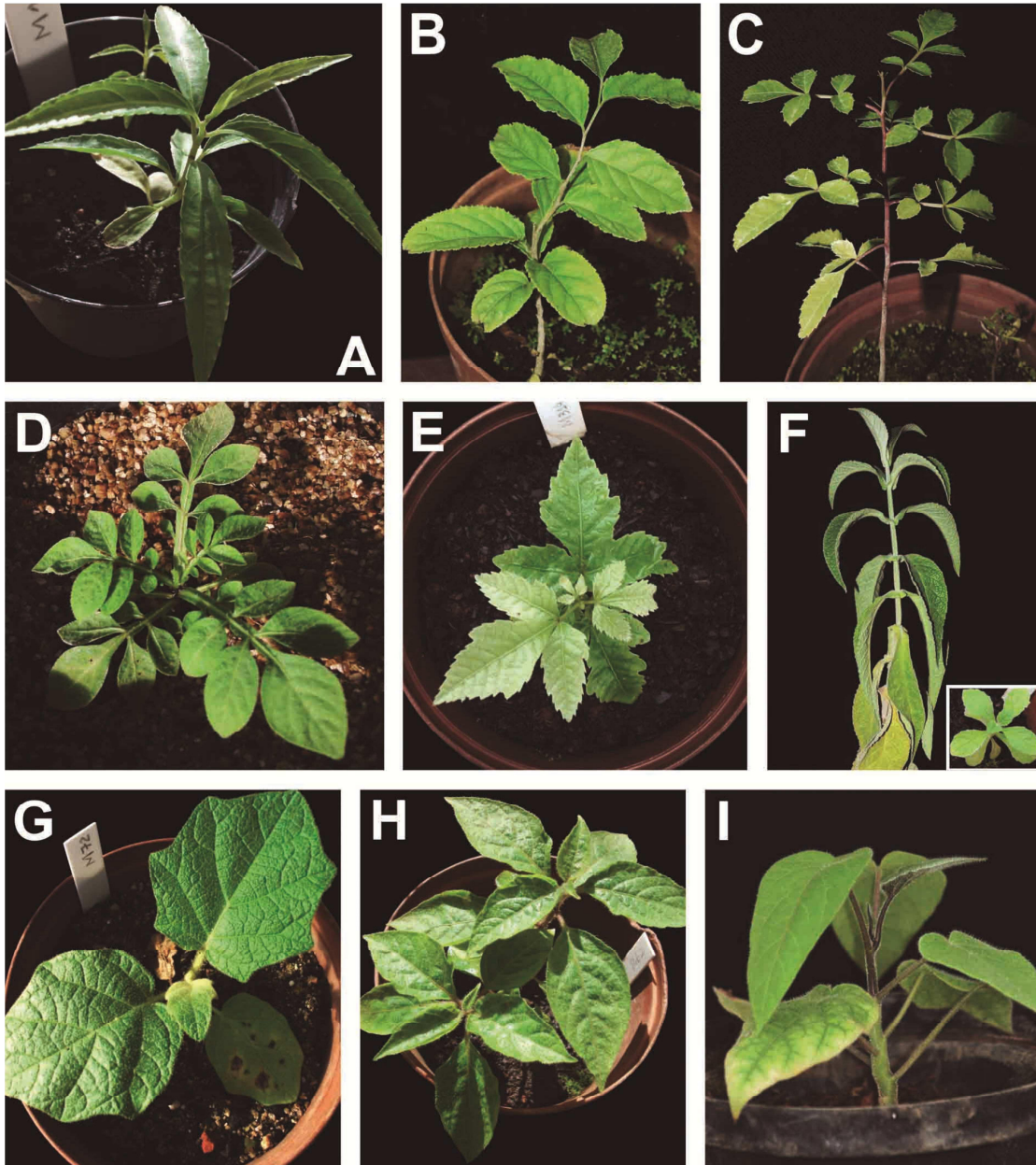
**PLÂNTULAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO**  
**NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**



**FIGURA 6.** Phyllanthaceae: A *Hieronyma alchorneoides*; Phytolaccaceae: B Phytolaccaceae sp.; Piperaceae: C *Peperomia* sp.; D *Piper* sp.; Primulaceae: E *Myrsine gardneriana*; F *Myrsine coriacea*; Ranunculaceae: G *Clematis dioica*; Rubiaceae: H *Coccocypselum* sp.; Rutaceae: I *Zanthoxylum* sp.



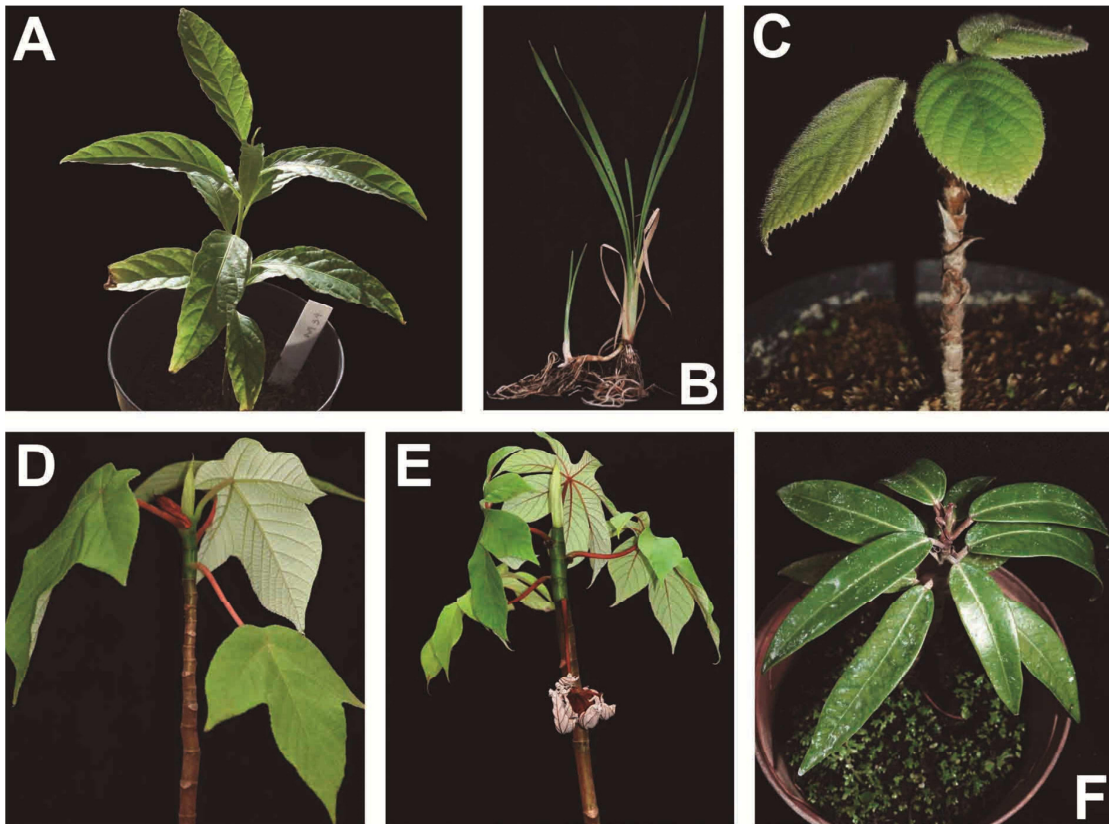
**PLÂNTULAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO**  
**NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**



**FIGURA 7.** Salicaceae: A *Casearia sylvestris*; B *Casearia decandra*; Sapindaceae: C *Allophylus* cf. *petiolatus*; D *Paullinia* sp.; E Sapindaceae sp.; Scrophulariaceae: F *Buddleja brasiliensis*; Solanaceae: G *Solanum hexandrum*; H *Solanum nigrescens*; I *Solanum* sp. # 1.



**PLÂNTULAS DO BANCO DE SEMENTES DO SOLO**  
**NÚCLEO SANTA VIRGÍNIA, PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**



**FIGURA 8.** Solanaceae: A *Solanum* sp. # 2; Typhaceae: B *Typha* sp.; Urticaceae: C *Cecropia glaziovii* – plântula com 2 meses; D *Cecropia glaziovii* – planta com 4 meses; E *Cecropia glaziovii* – planta com 8 meses; F *Coussapoa microcarpa*.





## CONCLUSÕES GERAIS

Esse estudo avança o conhecimento sobre a dinâmica da regeneração natural em uma floresta caracterizada pela baixa sazonalidade ambiental, assunto que tem sido pouco explorado no contexto de florestas tropicais, além de contribuir para o entendimento do funcionamento da Mata Atlântica.

Embora a maioria dos parâmetros ambientais apresente baixa variação temporal em florestas tropicais Montanas, o aumento na precipitação durante o verão pode ocasionar um grau moderado de sazonalidade nesses ambientes e influenciar a regeneração natural. A baixa sincronia interespecífica na fenologia de frutificação observada nessas condições ambientais é mantida durante a dispersão da semente da maioria das espécies, embora a dispersão massiva de frutos ocorra em períodos que coincidem com o aumento na precipitação. Esse padrão geral se diferencia dentro dos dois principais modos de dispersão, com sementes de espécies anemocóricas sendo dispersas na transição do período de menor e maior intensidade na precipitação e zoocóricas principalmente durante o período de maior precipitação. Essa configuração tem semelhança com o padrão temporal observado para a fenologia de frutificação e para a chuva de sementes de florestas tropicais estacionais, incluindo a Floresta Atlântica Semidecídua. Contudo, dadas as relações florísticas entre as florestas de encosta e estacionais na formação de Mata Atlântica, a semelhança no padrão temporal da chuva de sementes poderia ter relação filogenética, a menos que a variação climática seja mais importante na modulação do padrão sazonal. Essa questão permanece em aberto para investigações futuras.

Dentro do nosso conhecimento, pela primeira vez, a estrutura espacial do banco de sementes do solo foi analisada considerando o conjunto de espécies disponível para a regeneração natural e sua relação com a fonte de origem das sementes, *i.e.*, a chuva de sementes. Um forte padrão de agregação de sementes é consistente em todas as vias de regeneração, podendo ser espacialmente coincidentes entre si. Isso revela que os padrões agregados gerados pela limitação de sementes durante a dispersão primária são mantidos ao longo do ciclo de regeneração, resultando em porções do habitat que recebem

quantidade expressiva de sementes, enquanto outras regiões são completamente desprovidas. Esse padrão espacial, juntamente com a estreita relação florística entre chuva de sementes e banco de sementes sugere a baixa resiliência do ecossistema em condições de distúrbios severos, nos quais as fontes de sementes sejam removidas.

Além disso, esse estudo inova ao avaliar a dinâmica do banco de sementes do solo, demonstrando a baixa variação temporal em sua estrutura e composição florística em habitats de floresta tropical Montana. Embora ainda não testado, esse padrão já havia sido sugerido na literatura para florestas tropicais caracterizadas pela baixa sazonalidade ambiental, assim como suas possíveis causas. Dentre as possíveis explicações sugeridas para esse padrão, a baixa sazonalidade na chuva de sementes e a baixa atividade de patógenos e predadores não foram apoiadas em nosso estudo. Ainda que a baixa variação temporal possa representar um banco de sementes com dinâmica mais lenta nessas áreas, o acúmulo de sementes não ocorre após os picos de dispersão da chuva de sementes que seria esperado em função da relação florística entre essas vias de regeneração. Desse modo, o banco de sementes nessas áreas é dinâmico e sua regulação pode depender de processos que resultam na mortalidade das sementes no solo, como a predação e infecção por patógenos, ou por excesso de água durante o período de maior intensidade na precipitação. Outros processos como o recrutamento de plântulas e a baixa longevidade das sementes poderiam explicar a dinâmica do banco de sementes nessas condições ambientais. Contudo, a importância de filtros ambientais e bióticos na estruturação e dinâmica do banco de sementes do solo em florestas de altitude e suas implicações para as etapas posteriores de regeneração natural devem ser investigadas futuramente.