



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**O PAPEL DA SERRAPILHEIRA NA EMERGÊNCIA DE PLÂNTULAS
HERBÁCEAS DE TERRA-FIRME, AMAZÔNIA CENTRAL, BRASIL**

FLÁVIO ROGÉRIO DE OLIVEIRA RODRIGUES

**MANAUS, AM
AGOSTO – 2011**

FLÁVIO ROGÉRIO DE OLIVEIRA RODRIGUES

**O PAPEL DA SERRAPILHEIRA NA EMERGÊNCIA DE PLÂNTULAS
HERBÁCEAS DE TERRA-FIRME, AMAZÔNIA CENTRAL, BRASIL**

ORIENTADORA: Dra. FLÁVIA REGINA CAPELLOTO COSTA

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia).

**MANAUS, AM
AGOSTO – 2011**

RELAÇÃO DA BANCA JULGADORA:

BANCA EXTERNA:

Dr. Emílio Bruna (University of Florida) – **Aprovado com correções**

Dra. Julieta Benitez-Malvido (Universidad Nacional Autonoma Del Mexico) – **Aprovado**

Dra. Marli Ranal (Universidade Federal de Uberlândia) – **Aprovado com correções**

BANCA PRESENCIAL:

Dra. Astrid Wittmann (INPA) - **Aprovado**

Dr. Carlos Alberto Quesada (RAINFOR) - **Aprovado**

Dr. Renato Cintra (INPA) - **Aprovado**

- R696 Rodrigues, Flávio Rogério de Oliveira
- O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas de terra firme, Amazônia Central, Brasil / Flávio Rogério de Oliveira Rodrigues.--- Manaus : [s.n.], 2011.
- ix, 47 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado)-- INPA, Manaus, 2011
- Orientador (a) : Flávia Regina Capelloto Costa
- Área de concentração : Ecologia
1. Plantas de sub-bosque – Amazônia. 2. Serrapilheira. 3. Pteridófitas.
4. Plântulas. 5. Ecologia de comunidades. I. Título.

CDD 19. ed. 574.52642

Sinopse:

O efeito da serrapilheira, do teor de argila e do número de indivíduos adultos reprodutivos sobre a emergência de plântulas herbáceas foram estudados em 30 parcelas de uma floresta de terra firme na Amazônia Central, cobrindo uma área de 25 km². Áreas com ausência de serrapilheira constituem microsítios favoráveis para a emergência de plântulas herbáceas, enquanto a produção de sementes e dispersão de esporos podem ser os maiores limitantes deste processo.

Palavras chave:

Limitação de microsítios, estabelecimento inicial, dispersão, produção de frutos, ervas de subosque.

AGRADECIMENTOS

Que fique registrado que o protocolo de não se alongar muito foi propositadamente esquecido para se cumprir um ensinamento aprendido de que “quem não tem gratidão, não tem caráter”. Começando...

A todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para que meu sonho de fazer mestrado no INPA se realizasse.

Aos meus pais, Gilda Maria e Pocidonio, por acreditarem em mim, respeitarem e apoiarem minhas escolhas incondicionalmente. À minha irmã, Elisa, que mesmo distante sempre esteve torcendo pelo meu sucesso.

À Flávia Costa, pela confiança depositada, puxões de orelhas nos momentos de distração e paciência em me auxiliar nesta caminhada.

Ao INPA por toda estrutura e disciplinas oferecidas.

À Coodenação de Pós-Graduação em Ecologia pelo apoio logístico e empenho em proporcionar um curso de qualidade.

Ao CNPQ pela concessão da bolsa de mestrado.

Aos amigos da turma Ecologia-2009 por me fazerem ter esperança na pesquisa no Brasil.

A Carlos D’Apollito e André Rech pelo apoio na chegada em Manaus.

Aos professores Bill Magnusson e Gonçalo Ferraz por me mostrarem que ciência é uma arte.

Aos revisores Emílio Bruna, Julieta Benitez-Malvido e Marli Ranal pelas valiosas críticas e sugestões para a melhoria do trabalho.

A toda equipe de campo, que proporcionou momentos memoráveis e força pra conduzir toda coleta de dados. Não tenho palavras para agradecer a parceria nesse período. Não poderia deixar de nomeá-los:

Nazaré “Tedesco”, minha mãezinha do Norte, exemplo de vida e de vitalidade.

Renato Almeida, futuro grande pesquisador, pela amizade, exemplo de dedicação e humildade.

Carlos Eduardo Barbosa, Cadu, e Cíntia Gomes de Freitas, a dona Belinha, pela amizade, companheirismo, oportunidade de primeiro “emprego” no Norte, apoio financeiro do projeto, convivência... valeu mesmo!!!

Aos ajudantes Daniel, Rosinei “Noni” pelo apoio operacional para superar as ladeiras da Ducke.

Às ajudantes Carol, Paola, Denise, Vanessa, Leka, que foram “mais macho que muito homem” e proporcionaram mais beleza, descontração e organização no campo.

Ao Paulo Rubim pela amizade, “são-paulinidade”, e pela visão crítica da ciência.

Ao Ben Hur Marimon-Júnior pela disponibilização do coletor de serrapilheira utilizado neste estudo.

Ao Marcelo, pela disponibilização das estufas e balanças do laboratório de triagem.

À Isolde Ferraz, por críticas, sugestões e disposição em me ajudar a conduzir experimentos sobre o desconhecido mundo germinativo das Marantáceas.

Aos revisores do plano e banca de qualificação por críticas e sugestões que permitiram a melhora qualitativa deste estudo.

Às professoras da UFMS, Edna Scremin Dias, Ângela Sartori e Maria Rosângela Sigrist, por me apoiarem e incentivarem minha vinda à Manaus e por se fazerem sempre presente, quando solicitadas.

À Claudinha Paz e “Leleu” Boelter, pela amizade sincera, convivência diária, por todos os momentos memoráveis nesta etapa da minha “Saga Manaura”.

À Camila dos Anjos, pela parceria, amizade e sinceridade.

A “Lelo”, “Duzão” Prata, Diego Brandão e Ulisses “Piroka”, pela parceria, conversas agradáveis e hospitalidade nos momentos de necessidade.

A Cláudia Paz, “Cadu” Barbosa, Igor Kaefer, pelas críticas e sugestões valiosas da dissertação.

Ao Christian Dambros pelos vários “Helps” no R.

Ao Rafael Prado pela amizade que continua e continuará mesmo com os quilômetros de distância.

A galera de “Campão” Grande, Thiago Yatros, Igor Higa, André Noguchi, Rodrigo Lima e Wellington Fava.

À Vanessa Irís e Vanessa Sardinha pela amizade e parceria em vários momentos.

A todos que convivi por horas, dias, meses e anos, nas “reps” que morei. “...Que fique a certeza aqui de que ninguém passou perto de mim sem compartilhar...”.

As possíveis pessoas que não citei, mas que foram importantes também!!!

À HP por me forçar a praticar a arte do autocontrole e a DELL por produzir computador de verdade.

Ao meu sistema imune por me deixar trabalhar em paz.

EPIGRAFE**O apanhador de desperdícios**

“Uso a palavra para compor meus silêncios.
Não gosto das palavras fatigadas de informar.
Dou mais respeito às palavras que vivem de barriga no chão tipo água pedra sapo.
Entendo bem o sotaque das águas.
Dou mais respeito às coisas desimportantes e aos seres desimportantes.
Prezo insetos mais que aviões.
Prezo a velocidade das tartarugas mais que a de mísseis.
Tenho em mim esse atraso de nascença.
Eu fui aparelhado para gostar de passarinhos.
Tenho abundância de ser feliz por isso.
Meu quintal é maior do que o mundo.
Sou um apanhador de desperdícios: Amo os restos como as boas moscas.
Queria que a minha voz tivesse um formato de canto.
Porque eu não sou da informática: Eu sou da invencionática.
Só uso a palavra para compor meus silêncios.”

Manuel de Barros
Memórias Inventadas

RESUMO

As relações entre variáveis topográficas e distribuição de ervas são amplamente reconhecidas, porém poucas hipóteses têm sido levantadas para explicar estas relações. Uma das hipóteses levantadas a respeito da distribuição de pteridófitas na Amazônia Central é que a serrapilheira seria um mediador que explicaria a maior riqueza de espécies e maior densidade de tais espécies em áreas inclinadas. Conduzimos um estudo na Reserva Ducke, em Manaus, Brasil, para testar tal hipótese para todas as ervas de subosque, manipulando experimentalmente a quantidade de serrapilheira no campo. Utilizamos 30 parcelas, cobrindo uma extensão de 25 km² de uma floresta tropical úmida, com 5 blocos de manipulação por parcela. Cada bloco foi composto por sub-parcelas (0.4 x 0.6 m) de adição de serrapilheira, controle e exclusão de serrapilheira. Medimos a profundidade (abril e setembro/ 2010), além de quantificar os indivíduos reprodutivos nas parcelas. Conduzimos a observação de emergência de plântulas herbáceas durante 10 meses (dezembro/2009 a setembro/2010). A profundidade da serrapilheira e a frequência de pontos com ausência de serrapilheira na estação chuvosa foi negativamente relacionada à inclinação do terreno, mas não diferiu em relação ao teor de argila no solo. A emergência absoluta de plântulas e a de plântulas com propágulos pequenos foi maior nos tratamentos de exclusão de serrapilheira, sendo significativamente diferente dos tratamentos controle e de adição de serrapilheira. A emergência de plântulas oriunda de propágulos médios e grandes não diferiu entre os tratamentos. O conteúdo de argila no solo esteve relacionado com a emergência absoluta de plântulas e emergência de propágulos pequenos, porém não apresentou relação com a emergência de propágulos médios e grandes. A abundância de indivíduos frutificando na parcela foi o melhor preditor para emergência de plântulas oriundas tanto de propágulos médios quanto grandes. Os resultados estão de acordo com a idéia de que propágulos muito pequenos são mais afetados pela barreira física imposta pela serrapilheira e que ervas aparentemente dispersas por formigas apresentam dispersão espacialmente limitada. Além disso, um sistema de circulação de ar direcional associado com a menor acumulação de serrapilheira em áreas inclinadas são possivelmente os maiores responsáveis pelo padrão de maior riqueza e densidade de pteridófitas nestes ambientes. Estudos experimentais em campo que abordem a dispersão de esporos, ligados à adição de sementes, são necessários para testar as hipóteses alicerçadas no presente estudo.

ABSTRACT (The role of litter on seedling emergence of herbaceous seedlings in Terra Firme, Central Amazonia, Brazil)

The relationships between topographic variables and distribution of herbs are widely recognized, but few hypotheses have been raised to explain these relationships. One of the hypotheses regarding the distribution of ferns in Central Amazonia is that litter would be a mediator that would explain the greater species richness and higher density of such species in sloping areas. We conducted a study in the Ducke Reserve, Manaus, Brazil, to test this hypothesis for all of understory herbs, manipulating experimentally the amount of litter in the field. We used 30 plots, covering an area of 25 km² of tropical rainforest, with 5 blocks per plot manipulation. Each block was composed of sub-plots (0.4 x 0.6 m) of litter addition, control and litter exclusion. We measured litter depth (in April and September/2010) and dry mass (May/2010), in addition to quantifying the reproductive herb individuals in the plots. We conducted observation of emergence for 10 months (December/2009 to September 2010). Litter depth frequency of bare soil in the wet season was negatively related to slope, but did not differ in relation to clay content in soil and were not correlated with surface slope or with clay content in dry season. Total seedling emergence and seedling emergence from small propagules was higher in the litter exclusion treatments, and did not differ between control and addition treatments. Emergence from medium and large propagules was not affected by treatments. The clay content in soil was related to the absolute emergency and seedling emergence of small propagules, but not associated with the seedling emergence of medium and large propagules. The abundance of fruiting individuals in the plot was the best predictor for the emergence of seedlings from both medium and large seeds. The results are consistent with the idea that very small seeds are mostly affected by the physical barrier imposed by litter and that herbs that are apparently dispersed by ants are dispersal limited. Therefore, a system of directional movement of air associated with lower accumulation of leaf litter in sloping areas are possibly responsible for the pattern of highest richness and density of ferns in these environments. Experimental studies in the field to address the dispersal of spores, linked to the addition of seeds are needed to test the hypothesis grounded in this study.

SUMÁRIO

1. Introdução.....	x
2. Objetivos.....	xiv
3. Capítulo 1 (manuscrito formatado de acordo com as normas da revista <i>Journal of Tropical Ecology</i>).....	xv
Resumo.....	17
Abstract.....	18
Introduction.....	19
Methods.....	21
Results.....	25
Discussion.....	29
Acknowledgements.....	34
Literature Cited.....	34
4. Conclusão.....	43
5. Apêndices.....	44

INTRODUÇÃO

Os padrões de distribuição das plantas tropicais têm sido bem descritos ao longo dos anos (p.ex. Gentry 1988; Clark *et al.* 1998, 1999; Paoli *et al.* 2006), juntamente com as teorias para explicar tais padrões (revisão em Wrigth 2002). Vários estudos têm reportado a influência de fatores edáficos e topográficos na distribuição de vários grupos de plantas tropicais e em várias escalas espaciais (Ruokolainen *et al.* 1997; Tuomisto *et al.* 2003a,b; Kinupp & Magnusson 2005; Valencia *et al.* 2004; Ruokolainen *et al.* 2007; Costa *et al.* 2009). Em contrapartida, poucos estudos têm avaliado os processos causais por de trás destes padrões observados (ver Engelbrecht *et al.* 2007).

Na Amazônia central, o padrão de distribuição de ervas de subosque em mesoescala é comumente associado a variáveis topográficas, como altitude e a inclinação do terreno (Tuomisto & Poulsen 1996; Costa *et al.* 2005; Costa 2006; Zuquim *et al.* 2008) e às características do solo como a textura e fertilidade do solo (Gentry & Emmons 1987; Tuomisto *et al.* 2003a,b). Entretanto, o mecanismo causal da distribuição de ervas pode não estar diretamente ligado às variáveis topográficas mensuradas, mas associado a outras características do ambiente e que também variam com a topografia. Estudos recentes na floresta tropical do Panamá têm abordado estas características ambientais e apontado à disponibilidade hídrica como processo causal da distribuição de árvores e arbustos associada anteriormente à topografia (Comita *et al.* 2007; Engelbrecht *et al.* 2007; Comita & Engelbrecht 2009). Nas florestas tropicais, a quantidade de serrapilheira (Luizão & Schubart 1987; Luizão *et al.* 2004), o teor de argila no solo (Chauvel *et al.* 1987), a luz ou taxa de perturbação (Gale 2000) e o potencial hídrico do solo (Becker *et al.* 1988; Daws *et al.* 2005) variam com a topografia. Desse modo, torna-se necessário desassociar essas variáveis da topografia para obter respostas mais refinadas dos mecanismos causais da distribuição de plantas herbáceas.

Por exercer um papel importante no processo germinativo e de estabelecimento inicial, e estas etapas serem consideradas determinantes na estruturação populacional das espécies (Harper 1977; Schupp 1995), Costa (2006) sugeriu que fatores mediados pela serrapilheira podem explicar padrões de alta riqueza e abundância de pteridófitas ao longo do gradiente topográfico da Amazônia central. Como pteridófitas dependem de água para reprodução e são resistentes a patógenos favorecidos pela umidade elevada (Page 2002), seria esperado que áreas mais baixas associadas a cursos d'água apresentassem uma maior riqueza e abundância de pteridófitas. Entretanto o estudo evidenciou que isto ocorre nas áreas mais inclinadas,

possivelmente, pela menor quantidade de serrapilheira neste ambiente. Levando-se em consideração que áreas inclinadas favorecem o carregamento da serrapilheira, gerando manchas de solo exposto, é plausível apontar a serrapilheira como mediador do padrão de riqueza observado em ervas de subbosque, por aumentar a heterogeneidade ambiental (Molofsky & Augspurger 1992). Entretanto nenhum estudo abordando o papel da serrapilheira no contexto dos padrões observados foi conduzido na área, havendo a necessidade de abordagens experimentais que dêem suporte a esta hipótese.

A serrapilheira, aqui definida como a camada de matéria orgânica, consistindo de folhas, flores, frutos e galhos pequenos ($DAP < 2$ cm) (Sayer 2006) é capaz de facilitar ou inibir a germinação e emergência de plântulas (Sydes & Grime 1981; Facelli 1994; Hovstand & Ohlson 2009). Em locais com maior quantidade de serrapilheira, a entrada de luz é substancialmente menor, reduzindo a razão *red* : *far-red* (Vázquez-Yanes *et al.* 1990), o que inibe a germinação de espécies fotoblásticas positivas (Facelli & Picket 1991b). A serrapilheira também pode representar uma barreira física limitante tanto por dificultar a penetração da raiz até o solo (Sydes & Grime 1981; Boser & Reader 1995; Sayer 2006) quanto por cobrir sementes e plântulas dificultando a emergência das plântulas (Sydes & Grime 1981; Boser & Reader 1995). Além disso, a serrapilheira pode criar um microambiente com condições favoráveis para o desenvolvimento de fungos patógenos (García-Guzmán & Benitez-Malvido 2003), e favorecer o aumento dos danos físicos por herbivoria (Facelli 1994; Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999; García-Guzmán & Benitez-Malvido 2003). Por outro lado, a serrapilheira pode garantir uma umidade adequada em curtos períodos de seca, o que aumenta a sobrevivência de plântulas em áreas tropicais (Fowler 1988), diminuir a probabilidade de predadores encontrarem sementes (Cintra 1997), ou ainda garantir disponibilidade de nutrientes para plântulas (Facelli & Picket 1991a, Brearley *et al.* 2003). De modo geral, a resposta das espécies à quantidade de serrapilheira é variável, podendo constituir um importante fator na promoção da diversidade e distribuição de plantas (Molofsky & Augspurger 1992; Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999; Hovstand & Ohlson 2009).

A granulometria do solo também varia em relação à posição topográfica na Amazônia central, sendo os solos mais argilosos nas altitudes mais elevadas e tornando-se substancialmente mais arenosos à medida que se aproxima de áreas com altitude mais baixas (Chauvel *et al.* 1987; Mertens 2004). Nestes locais, solos com maior teor de argila tendem a ser mais ricos em nutrientes (Luizão *et al.* 2004). Além disso, solos com maior teor de argila possuem maior capacidade de retenção hídrica em relação aos mais arenosos (Jenny 1980;

Pachepsky *et al.* 2001). Desse modo, maiores teores de argila no solo, associados à áreas mais altas, podem favorecer o estabelecimento inicial por favorecer a sobrevivência de plântulas em áreas com maior fertilidade do solo (Herrera 2002) e disponibilidade hídrica (Daws *et al.* 2005; Comita & Engelbrecht 2009).

Além da serrapilheira e granulometria do solo, características intrínsecas das espécies, como o tamanho dos propágulos, também podem produzir respostas heterogêneas tanto nos padrões de dispersão quanto no estabelecimento de plântulas (Turnbull *et al.* 1999; Moles & Westoby 2004). Estudos com espécies arbóreas mostram que a massa dos propágulos é relacionada com a quantidade de reserva, e plântulas oriundas de propágulos maiores tem maior facilidade de se estabelecer como plântulas (Leishman *et al.* 2000; Westoby *et al.* 2002; Moles & Westoby 2004). Em contrapartida, propágulos maiores tendem a ter dispersão mais limitada que sementes pequenas, não ocupando sítios favoráveis por falha em alcançá-los (Hurt & Pacala 1995). Como a quantidade de recurso é limitada para a reprodução, vários autores sugerem haver um “compromisso” entre a produção e o tamanho dos propágulos, e uma relação positiva entre estabelecimento de plântulas e o tamanho do propágulo (Wright & Westoby 1999; Turnbull *et al.* 1999; Leishman *et al.* 2000; Westoby *et al.* 2002).

O componente herbáceo analisado neste estudo tende a ter propágulos menores que propágulos de árvores. Consequentemente seus propágulos possuem menos reserva para superar os efeitos negativos, como a barreira física imposta pela serrapilheira (Sydes & Grime 1981; Gross 1984; Boserup & Reader 1995; Xiong & Nilsson 1999; Jensen & Gutkunst 2003). Desse modo, espera-se que na etapa de estabelecimento inicial, as espécies herbáceas responderão mais intensamente a variação na quantidade de serrapilheira que árvores.

Uma vez que a distribuição de ervas de subbosque na área do presente estudo é relacionada com variáveis topográficas (Costa *et al.* 2005; Costa 2006) e a serrapilheira pode variar juntamente com estas variáveis e exercer um efeito limitador para ervas de subbosque com propágulos pequenos, espera-se que ambientes com menor quantidade de serrapilheira apresentem um maior estabelecimento inicial e que estes ambientes encontrem-se nas áreas mais inclinadas. Neste contexto, este estudo tem como objetivo avaliar o papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas, ao responder as seguintes perguntas: 1) As medidas de profundidade e massa seca da serrapilheira estão associadas às variáveis topográficas e variam entre os períodos chuvosos e secos? 2) A emergência de plântulas herbáceas difere entre locais com diferentes quantidades de serrapilheira? 3) Diferenças na massa dos propágulos ocasionam diferenças na emergência de plântulas herbáceas em locais

com diferentes quantidades de serrapilheira? 4) A disponibilidade local de propágulos afeta o número de plântulas emergentes?

OBJETIVOS

Objetivos Gerais:

Entender os processos causais do padrão de distribuição de ervas de subosque, avaliando experimentalmente o papel da serrapilheira na emergência de plântulas e a relação da quantidade da serrapilheira com variáveis topográficas.

Objetivos Específicos:

Os objetivos específicos do trabalho são baseados nas seguintes questões:

1) A profundidade e massa seca da serrapilheira apresentam relação com a topografia e o teor de argila no solo durante os períodos chuvosos e secos? As medidas de profundidade e massa seca estão correlacionadas?

2) A emergência de plântulas herbáceas difere entre locais com diferentes quantidades de serrapilheira?

3) Diferenças na massa dos propágulos ocasionam diferenças na emergência de plântulas herbáceas em locais com diferentes quantidades de serrapilheira?

4) A disponibilidade local de propágulos afeta o número de plântulas emergentes?

Capítulo 1

Rodrigues, F. R. O. & Costa, F. R. C. 2011. O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas de terra-firme na Amazônia Central, Brasil. Manuscrito formatado para *Journal of Tropical Ecology*.

Formatado de acordo com as normas da revista Journal of Tropical Ecology

The role of litter on seedling emergence of herbaceous upland in central Amazon, Brazil

Flávio Rogério de Oliveira Rodrigues^{1,3} & Flávia Regina Capelloto Costa²

¹ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Manaus, AM, Brasil

² Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Pesquisas em Biodiversidade, Manaus, AM, Brasil

³ Autor para correspondência: frdor85@gmail.com

RESUMO

Conduzimos um estudo na Reserva Ducke, em Manaus, para testar a hipótese de que a riqueza e abundância de ervas de subosque ao longo dos gradientes topográficos são mediadas pela serrapilheira, manipulando experimentalmente a quantidade de serrapilheira no campo. Avaliamos a relação de variáveis topográficas com a profundidade e a influência da quantidade de indivíduos reprodutivos na emergência de plântulas. A profundidade da serrapilheira na estação chuvosa foi negativamente relacionada à inclinação do terreno, mas não ao teor de argila, enquanto na estação seca não foi relacionada com ambas. A emergência absoluta de plântulas e de plântulas com propágulos pequenos foi maior nos tratamentos de exclusão de serrapilheira, sendo significativamente diferente entre os tratamentos controle e de adição de serrapilheira. A emergência de plântulas oriunda de propágulos médios e grandes não diferiu entre os tratamentos. A emergência absoluta e de propágulos pequenos esteve relacionada com o maior teor de argila no solo, porém isto não ocorreu em espécies com propágulos médios e grandes. A abundância de indivíduos frutificando na parcela foi o melhor preditor para emergência de plântulas oriundas de propágulos médios e grandes. Os resultados estão de acordo com a idéia de que propágulos pequenos são mais afetados pela barreira física imposta pela serrapilheira e que ervas aparentemente dispersas por formigas apresentam dispersão espacialmente limitada.

Palavras chave: Amazônia, disponibilidade hídrica, ervas de sub-bosque, germinação, microsítios favoráveis, mirmecocoria, pteridófitas, variáveis topográficas.

ABSTRACT (The role of litter on seedling emergence of herbaceous seedlings in Terra Firme, Central Amazonia, Brazil)

We conducted a study in Ducke Reserve, Manaus, to test the hypothesis that understory herb richness and abundance are mediated by litter, manipulating experimentally the amount of litter in the field. We also assessed the relationship between topographic variables and litter depth and frequency of bare soil; and the influence of reproductive individual's density in the emergency of seedlings. Litter depth and frequency of bare soil in the wet season were negatively related to the inclined areas, but not with the soil clay content, while were not related to either of them in the dry season. Total seedling emergence and from small propagules was higher in the litter exclusion treatments, and did not differ between control and exclusion treatments. Emergence from medium was not affected by treatments, but did differ between control and exclusion of litter from large propagules. The absolute emergency and small propagules was related to the higher clay content in soil, but this did not occur in species with medium and large propagules. The abundance of fruiting individuals in the plot was the best predictor for the emergence of seedlings from both medium and large seeds. The results are consistent with the idea that very small seeds are mostly affected by the physical barrier imposed by litter and that herbs that are apparently dispersed by ants are dispersal limited.

Keywords: Amazon, germination, myrmecochory, pteridophytes, safe microsites, topographic variables, understory herbs, water availability.

INTRODUCTION

The distribution patterns of tropical plants have been well described over the years (e.g. Clark *et al.* 1998, 1999, Gentry 1988, Paoli *et al.* 2006), along with theories to explain such patterns (e.g. Bell 2001, Hubbell 2001, Wright 2002). Several studies have reported the influence of soil and topography on the distribution of various groups of tropical plants, at varying spatial scales (Costa *et al.* 2009, Kinupp & Magnusson 2005, Ruokolainen *et al.* 1997, Ruokolainen *et al.* 2007, Tuomisto *et al.* 2003a,b, Valencia *et al.* 2004). In contrast, few studies have evaluated the causal processes behind these observed patterns (e.g. Engelbrecht *et al.* 2007).

In Amazonia, the mesoscale distribution pattern of understory herbs is commonly associated with topographic features, such as altitude and slope (Costa *et al.* 2005, Costa 2006, Tuomisto & Poulsen 1996, Zuquim *et al.* 2009) and with soil characteristics such as texture and fertility (Gentry & Emmons 1987, Tuomisto *et al.* 2003a,b). However, the causal mechanisms of herb distribution are not expected to be directly related to topography itself, but to environmental features linked to topography. Recent studies in Panama have addressed this issue and showed that water availability is one of the factors linked to topography that affects tree and shrub distributions (Comita *et al.* 2007, Comita & Engelbrecht 2009, Engelbrecht *et al.* 2007). In tropical forests, litter amount (Luizão & Schubart 1987, Luizão *et al.* 2004), soil texture (Chauvel *et al.* 1987), light or disturbance rate (Gale 2000) and soil water potential (Becker *et al.* 1988, Daws *et al.* 2005) vary with topography. Thus, it becomes necessary to dissociate these variables from topography in order to better understand the causal mechanisms of plant distribution.

Since litter plays an important role in germination and initial establishment, which are key phases in population structuring (Harper 1977, Schupp 1995), Costa (2006) suggested that litter-mediated factors may be responsible for patterns of fern species richness and abundance along topographic gradients in central Amazonia. As ferns depend on water for reproduction and are resistant to pathogens favored by high humidity (Page 2002), it is expected that lower areas associated with watercourses would have a greater richness and abundance of ferns. However, Costa *et al.* (2006) showed that greater richness and abundance are associated to inclined areas, and hypothesized that smaller amounts of litter in this environment could be one reason. Inclined areas may favor litter sliding, therefore creating patches of bare soil, which may be better microsites for seed germination in some situations. Litter sliding also increases environmental heterogeneity, which may increase richness

(Molofsky & Augspurger 1992). However, there are still no studies addressing the role of litter as a potential determinant of Amazonian herb distribution patterns, so there is a need for experimental approaches to support this hypothesis.

Litter, defined here as the layer of organic matter, consisting of leaves, flowers, fruits and small twigs with DBH smaller than 2 cm (Sayer 2006), may facilitate or inhibit seed germination and seedling emergence (Facelli 1994, Hovstand & Ohlson 2009, Sydes & Grime 1981). High amounts of litter reduce light penetration to the ground and reduce the red : far-red ratio (Vázquez-Yanes *et al.* 1990), which inhibits germination of positive photoblastic species (Facelli & Pickett 1991b). Litter may also represent a limiting physical barrier, both by inhibiting root penetration to the ground (Sydes & Grime 1981, Bosy & Reader 1995, Sayer 2006) and by covering seeds and seedlings, hindering emergence (Sydes & Grime 1981, Bosy & Reader 1995). In addition, litter may create a microenvironment with favorable conditions for the development of pathogenic fungi (García-Guzmán & Benítez-Malvido 2003), and encourage physical damage by herbivores (Benítez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999, Facelli 1994, García-Guzmán & Benitez-Malvido 2003). On the other hand, litter may ensure adequate moisture during short periods of drought, which increases seedling survival in tropical areas (Fowler 1988), decrease the likelihood of predators finding seeds (Cintra 1997), and ensure availability of nutrients to seedlings (Brearley *et al.* 2003, Facelli & Pickett 1991a). In general, species responses to the litter amount are variable and may be an important factor in promoting diversity and distribution of plants (Benítez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999, Hovstand & Ohlson 2009, Molofsky & Augspurg 1992).

Soil texture changes with topography in central Amazonia, the clayey soils being found at higher elevations and becoming substantially more sandy down to the valleys (Chauvel *et al.* 1987, Mertens 2004). Soils with higher clay contents tend to be richer in nutrients (Luizão *et al.* 2004), and to have higher water retention capacity, compared to more sandy soils (Jenny 1980, Pachepsky *et al.* 2001). However, high altitude areas are far from the water table, and even if its clayey soils may retain water longer, there is no recharge during the dry season, and plants germinating during this period may suffer desiccation. Thus, higher clay content in soil may promote the initial establishment due to higher fertility (Herrera 2002), while lowland areas could favor establishment through higher water availability, since these are permanently wet (Comita & Engelbrecht 2009, Daws *et al.* 2005).

Intrinsic species traits, such as seed size, may also produce heterogeneous responses for both seed dispersion patterns and seedling establishment (Moles & Westoby 2004, Turnbull *et al.* 1999). Seed mass is related to seed reserve, therefore plants originated from

larger seeds have a better chance of establishment as seedlings (Leishman *et al.* 2000, Moles & Westoby 2004, Westoby *et al.* 2002). In contrast, large seeds tend to be more dispersal limited, not occupying favorable sites due to failure in reaching them (Hurtt & Pacala 1995). As the amount of resource to reproduction is limited, several authors suggest that there is a compromise between seed numbers and seed size, and a positive relationship between seedling establishment and propagule size (Leishman *et al.* 2000, Turnbull *et al.* 1999, Westoby *et al.* 2002, Wright & Westoby 1999). The herbaceous plants studied here tend to have smaller seeds than those of trees. Consequently their propagules have less reserve to overcome negative effects such as the physical barrier imposed by litter (Bosy & Reader 1995, Gross 1984, Jensen & Gutkunst 2003, Sydes & Grime 1981, Xiong & Nilsson 1999). Thus, it is expected that in the stage of initial establishment, herbaceous species will respond more strongly to variation in the amount of litter than trees.

Since the herb distribution in central Amazonia is related to topography (Costa *et al.* 2005, Costa 2006, Zuquim *et al.* 2009) and litter can vary along it and have a limiting effect on small seeds, we expected that environments with lower amounts of litter would have higher initial seedling establishment, and that these environments would occur in the more inclined areas. In order to test these predictions, we experimentally evaluated the role of litter on herb seedling emergence. We had the following questions: 1) Is litter depth associated with topographic features and does it vary between the rainy and dry seasons? 2) Does the emergence of herb seedlings differ among sites with different amounts of litter? 3) Do differences in seed mass cause differences in emergence in places with different amounts of litter? 4) Does the local availability of propagules affect the number of seedlings emerging?

METHODS

Study Area

The experiment was conducted in the Ducke Forest Reserve (RFD), which is managed by the National Institute for Amazon Research (INPA). The RFD covers an area of 100 km² (10 x 10 km) of dense lowland terra-firme forest, situated on the outskirts of Manaus, in Amazonas State, Brazil (2 ° 55'S, 59 ° 59'W) (Figure 1). Canopy height is between 30-35m with emergent trees reaching 55 meters in height (Ribeiro *et al.* 1999). The average annual rainfall is between 1700-2400 mm, and the dry season occurs between July and September, months with average rainfall around 100 mm (Marques-Filho *et al.* 1981). The climate is

tropical wet, with average annual temperature is 26 ± 3 °C (Marques-Filho *et al.* 1981). The altitude varies from 40-140 meters a.s.l., and is highly correlated with soil texture, being almost pure clay in the uplands to almost pure sand in bottomlands and valleys (Chauvel *et al.* 1987, Mertens 2004).

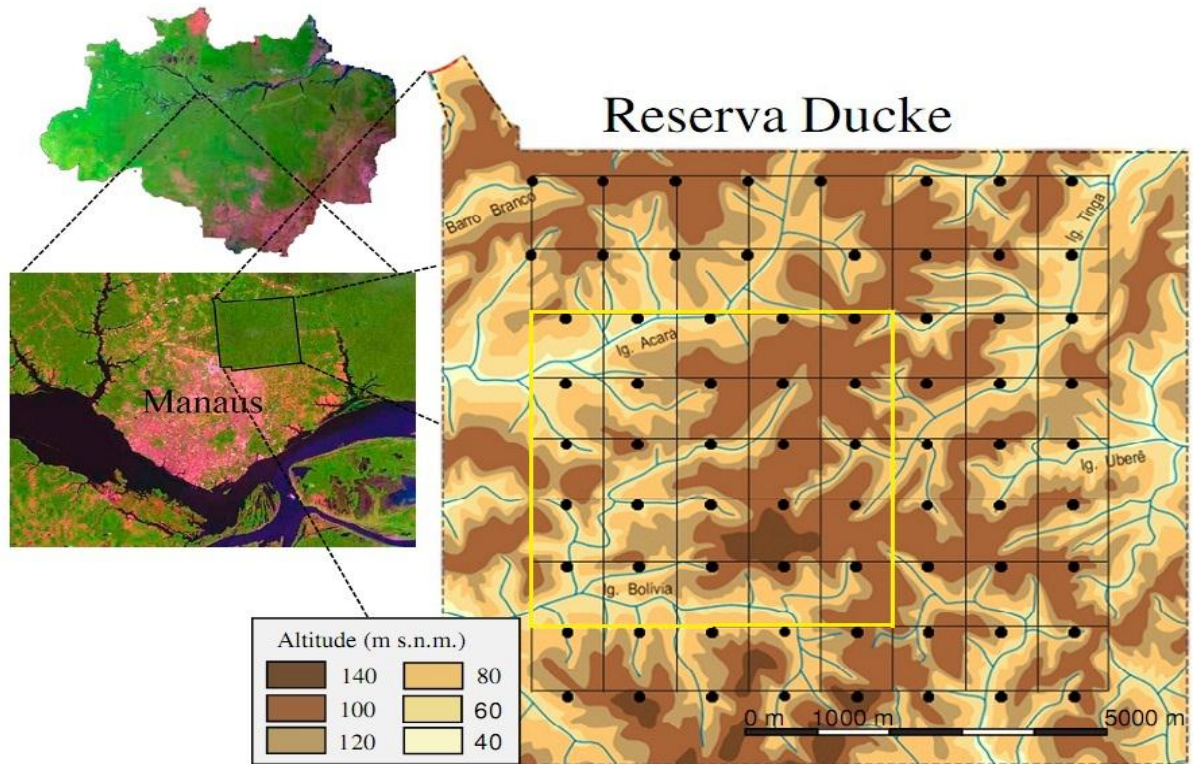


Figure 1. Location Ducke Forest Reserve (RFD) and the parcels located along the trails of access. The area highlighted in yellow represents the places where are located the 30 plots used in this study. The black dots represent permanent plots established in the area.

Experimental design

The experiment was conducted in 30 plots distributed over a grid of trails covering 25 km² (Figure 1), managed by the Brazilian Biodiversity Research Program (PPBio). Each plot is 1 km distant from each other, and follows the surface contour (Costa & Magnusson 2010, Magnusson *et al.* 2005). Plots are 250 m long, but width varies according to the size of studied organisms. The soil data was obtained from the PPBio data base (<http://ppbio.inpa.gov.br/Port/inventarios/ducke/pterrestre/>).

Data collection

Measurements of litter depth were done during the rainy (April/2010) and dry seasons (September/2010). We measured depth using an instrument developed by Marimon-Junior & Hay (2008), which was shown to be a less subjective method for comparative measures of this variable. Litter depth was measured at every five meters in each plot, at left side along the central line of 250 m, totaling 51 measurements per plot.

In each plot we set up five experimental blocks 50 m distant from each other. Each block of experiments consisted of 3 sub-plots, assigned to: a litter exclusion treatment (E), where all the litter layer was removed, a control (C), where the area of treatment was only demarcated and a treatment of litter addition (A), where twice the amount of litter originally found in the area was added (Figure 2). Sub-plots for litter treatments were about 2 m apart and had an area of 0.6 x 0.4 m. Depth measurements were taken in five points located at the edges and the center of each sub-plot assigned to the litter addition treatment. The average litter depth and sub-plot area were then used to calculate the amount of litter present, and an equivalent amount taken from the surroundings was added. The sub-plots with litter addition and exclusion treatments were surrounded by PVC plates to prevent the input or loss of litter from the sides. Moreover, the treatment of litter exclusion was located beneath a litter collector, in order to avoid the vertical input of litter. The collector was 0.25 m² and was made of a 1mm green nylon mesh. The collector was emptied every month, so there was no accumulation of leaves above the treatment for a long time.

Before monitoring, all the seedlings established within the subplots were marked, to avoid including data related to individuals already established. During the monthly monitoring of seedling emergence, which occurred between December 2009 and September 2010, we marked all individuals with some noticeable emerging vegetative part with aluminum tags, mostly attached to the ground, with continuous numbering. Identifications had the help of experts in the herbaceous taxa and a database of photographs. Along with this, we monitored the development of individuals, which allowed safe identification of most of them, to the lowest taxonomic level.

We defined the propagule size' categories based on the ratio of length and width of the seeds, associated with measures of dry mass described in the literature (Kennedy *et al.* 1988, Horvitz 1991) and direct measurements obtained from field collects and deposited plants in the herbarium of INPA. We considered all ferns as small propagules, seeds with dry mass between 1 and 60 mg as medium-size propagules and seeds with dry mass greater than 60 mg as large propagules.

To understand how the availability of seeds affected seedling emergence, we quantified the number of reproductive individuals in the plots from February to September 2010. Plants with maturing and/or ripe fruits were counted in a 10 m strip along the 250 m of each plot, this strip covering the area where experimental sub-plots were installed. In monospecific, possibly clonal patches, we only counted individuals with a minimum distance of 0.5 m.

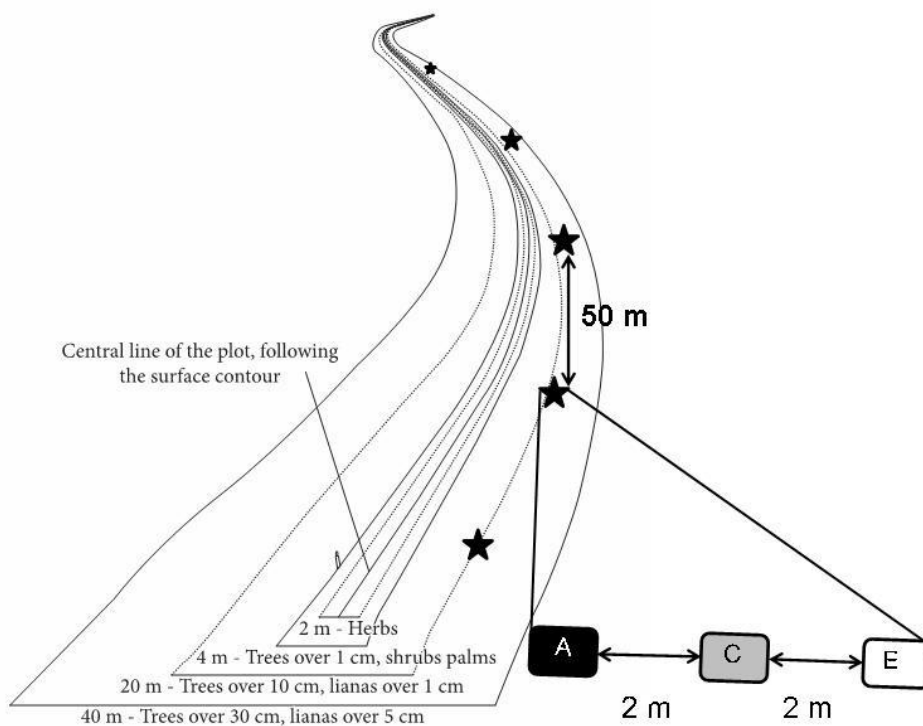


Figure 2. Schematic model of the 30 plots used in the experiment of seedling emergence. Each parcel has 250 feet long and follows the contour of the terrain. The plot size varies from the taxonomic group. The stars represent the points where the blocks were installed experiments. A = Addition of litter, C = Control, E = Exclusion of litter. Figure adapted from the original Karl Mokross, Costa & Magnusson (2010).

Data analysis

To determine the relationship between topographic features and the amount of litter in plots, we used multiple regression models. The average litter depth and the frequency of bare

soil points were the response variables, and clay content and terrain slope the predictors. Separate regressions were run for rainy and dry seasons.

Covariance Analysis, also run with Poisson GLM, was used to analyze the effects of the litter treatments on total emergence and the emergence of small, intermediate and large propagules. For total emergence and small propagules, models included the litter treatments as fixed factor, clay content as a covariate, and their interaction. For medium and large propagules, models also included the number of fruiting individuals as a covariate.

We performed all statistical analyses in R 2.10.1

RESULTS

How litter depth varies with topography

The average litter depth during the rainy season was not related to the soil clay content, but was negatively related to the terrain slope ($R^2 = 0.13$, $t = -2.31$, $P = 0.029$, $n = 30$). Similarly, the frequency of sites with a litter depth lower than 1 cm was not related to clay content but was negatively associated with slope ($R^2 = 0.13$, $t = -2.29$, $P = 0.030$, $n = 30$). During the dry season litter depth was not associated with the slope ($t = -1.59$, $P = 0.123$, $n = 30$), nor with the soil clay content ($t = -0.39$, $P = 0.703$, $n = 30$). Likewise, the frequency of sites with litter depth lower than 1 cm was not associated with slope ($t = -1.62$, $P = 0.117$, $n = 30$), nor with the content clay soil ($t = 0.47$, $P = 0.644$, $n = 30$).

How litter affects herbaceous seedling emergence

A total of 281 individuals belonging to 16 herbaceous species, emerged during 10 months of monthly monitoring, from a total of 87 species observed by Costa *et al.* (2005) in the Reserva Ducke (Table 1). Among the 16 species, 13 occurred in the litter exclusion treatment, and three species were restricted to this treatment. Both the litter addition treatment and the control had nine species, three restricted to the addition treatment (Table 1).

The total number of emerging seedlings varied both among the litter treatments and in relation to the soil clay content (Table 2). The total number of seedlings emerging in the litter exclusion treatment was 2.2 times higher than in the control and 3.6 times greater than in the litter addition treatment, and was higher in areas with higher clay content. There was no significant difference between the addition treatment and the control (Table 2).

Table 1. List of species and the absolute number of seedlings emerging in the litter treatments. The sizes of seedlings were categorized into small (S < 1 mg), medium (1 < M < 60 mg) and large (L > 60 mg) based on the dry weight of seedlings of each species. A = Addition of litter, C = Control, E = Exclusion of litter. (*) Species with morphometric measurements performed in the INPA herbarium plants. (**) Species with measures based on field collections. (§) Species with measures based on literature.

Species	Family	Propagule size	Length (mm)	Width (mm)	Dry mass estimated (mg)	Trataments		
						A	C	E
<i>Lindsaea lancea</i> var. <i>lancea</i> (L.) Bedd.	Dennstaedtiaceae	S	-	-	< 1	0	3	1
<i>Lindsaea lancea</i> var. <i>falcata</i> (Dryand.) Rosenst.	Dennstaedtiaceae	S	-	-	< 1	0	0	1
<i>Trichomanes pinnatum</i> Hedw.	Hymenophyllaceae	S	-	-	< 1	13	26	39
<i>Selaginella pedata</i> Klotzsch.	Selaginellaceae	S	-	-	< 1	0	10	4
<i>Triplophyllum</i> spp.	Tectariaceae	S	-	-	< 1	20	18	91
<i>Costus</i> aff <i>scaber</i> Ruiz & Pav. *	Costaceae	M	3 - 4.5	2 - 3	20	0	0	1
<i>Cyperaceae</i> sp1 §	Cyperaceae	M	1.5 - 3	1 - 2	10	2	1	1
<i>Pariana</i> spp. §	Poaceae	M	4 - 6	1.5 - 2.5	25	0	6	1
<i>Monotagma spicatum</i> (Aubl.) J.F.Macbr. **	Marantaceae	M	7.5 - 10	2 - 3.5	55	3	5	3
<i>Rapatea paludosa</i> Aubl. *	Rapataceae	M	1.5 - 2.5	1.5 - 2	10	2	2	10
<i>Heliconia acuminata</i> A.Rich. *	Heliconiaceae	L	6 - 8	3.5 - 5	100	0	2	5
<i>Calathea zingiberina</i> Körn. §	Marantaceae	L	6.5 - 7	5 - 6	100	1	0	0
<i>Calathea hopikinsii</i> Forzza. §	Marantaceae	L	5.5-7	3-4	90	2	0	0
<i>Marantaceae</i> sp1	Marantaceae	L	6	4	80	1	0	0
<i>Monotagma vaginatum</i> Hagberg . §	Marantaceae	L	9.5 - 14	3 - 4.5	150	1	0	2
<i>Monotagma tomentosum</i> K.Schum. ex Loes. **	Marantaceae	L	9 - 14	2.5 - 4	130	0	0	4

Seedling emergence in relation to litter differed depending on the size of the propagules. For small propagules (a group that includes only ferns) the emergence of seedlings was higher in the litter exclusion treatment than in the addition treatment, but did not differ between the litter exclusion and control (Table 2). Emergence also increased with the soil clay content, but there was no interaction between soil texture and litter treatments (Table 2).

For medium and large seeds, the number of emerging seedlings did not vary between treatments and was not related to the soil clay content (Table 2). However, the number of emerging seedlings increased with the number of reproductive individuals in the plots, for both groups (Table 2). The number of fruiting individuals was associated with the clay content for species with medium seeds, but not for large seeds (Fig. 3a, b). The average production of medium seeds, estimated by the number of fruiting individuals, was higher in sandier plots, falling dramatically in areas with higher clay content (Fig. 3a). Although fruiting plants and soil texture are correlated, a path analysis indicated that the direct and indirect effects of clay content on seedling emergence were lower than the direct effect of the number of fruiting individuals (Fig. 4).

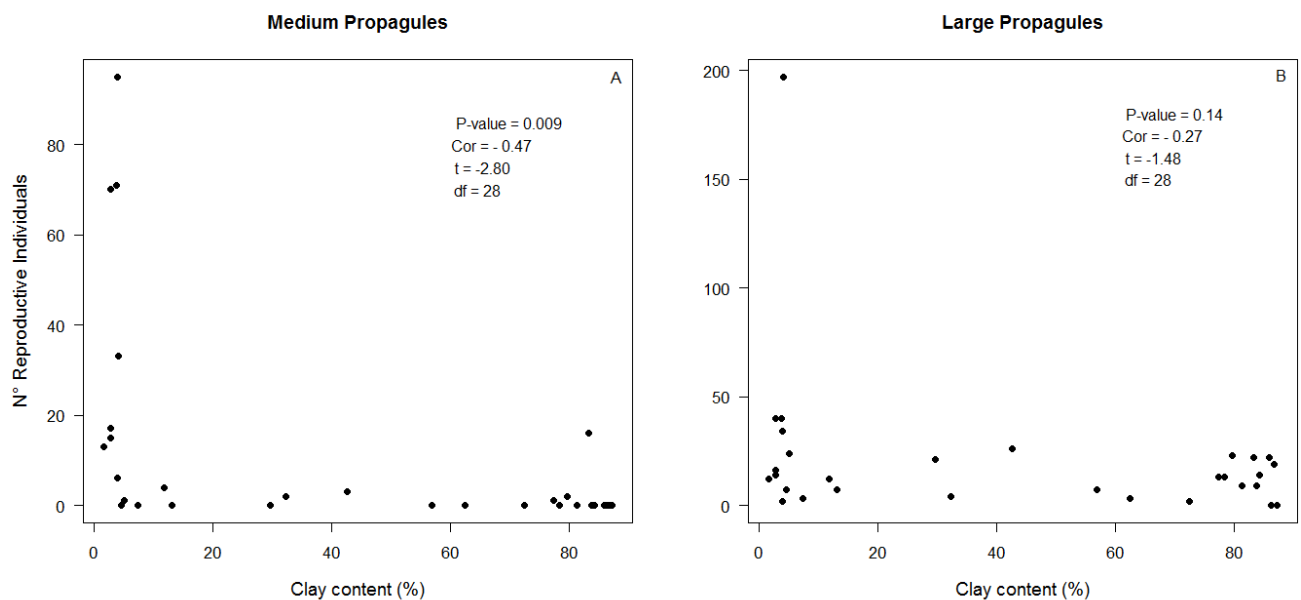


Figure 3. Correlation between number of reproductive individuals and the clay content in the plots for species with propagules between 1 and 60 mg (A) and above of 60 mg (B).

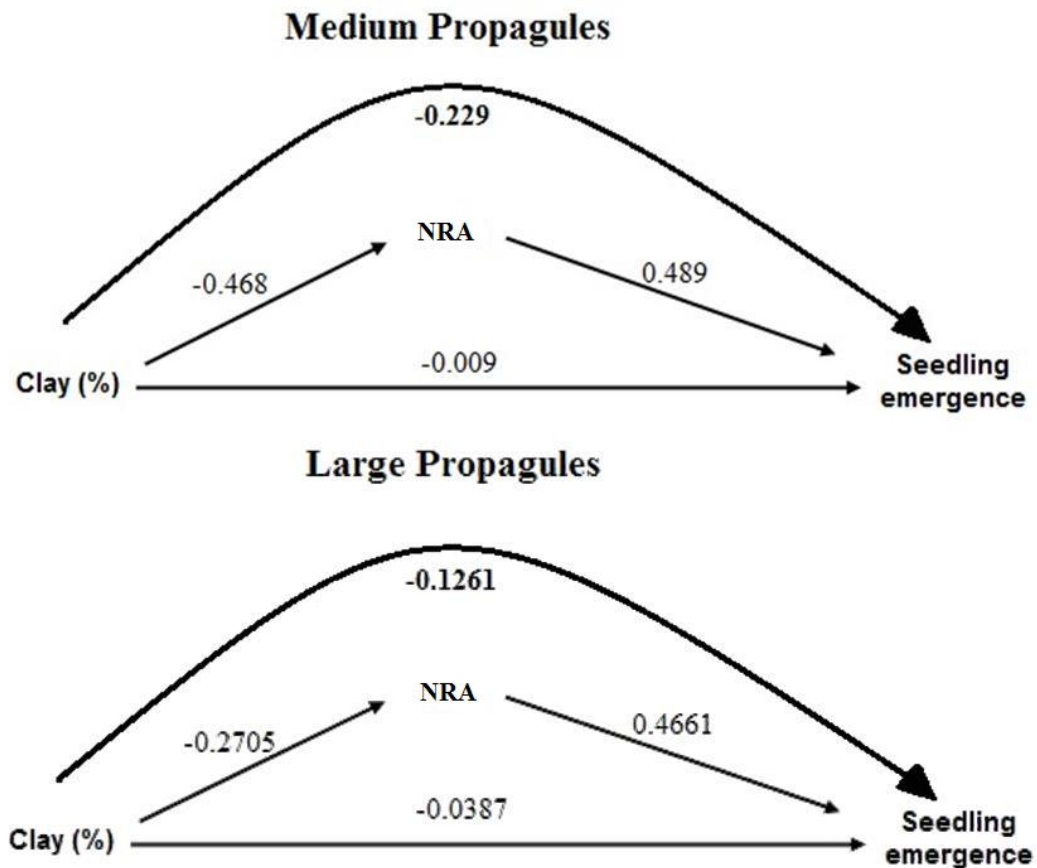


Figure 4. Relationship between clay content, the number of reproductive adults (NRA) and the emergence of seedlings. The arrows indicate a direct relationship, followed by the standardized regression coefficient. The indirect effects were estimated by the ratio of standardized rates.

DISCUSSION

How litter depth varies with topography

The litter depth and the frequency of litter-free areas were not associated with the soil clay content, but with the terrain slope in the rainy season. We expected that clayey areas would have smaller litter accumulation, since litter decomposition is generally faster in more fertile soils (Takyu *et al.* 2003) and clayey soils tend to be more fertile. This relationship was not observed, possibly because there must be a balance between the rate of decomposition and litter production which promotes the litter homogeneous distribution along the gradient of clay

content (see Luizão *et al.* 2004). At the same time, the lower accumulation of litter in more inclined areas suggests that litter carrying by rain and/or wind can generate a shallower litter layer and a higher proportion of litter free areas in these environments. In the dry season, there was no relationship between depth and frequency of litter free areas with soil clay content and terrain slope. This result suggests that higher litterfall at this period outweighs the effect of litter carrying on sloping areas, possibly due to the lack of enough rainfall to carry the litter.

Shallower litter layers are therefore present in more inclined areas during the rainy season, which is the more favorable season for seedling establishment, especially of ferns (Page 2002).

How litter affects herbaceous seedling emergence

The total number of emerging seedlings was higher in the litter exclusion treatment compared to control treatments and the addition of litter. Our results indicate that litter may play a role as a restrictor for the emergence of herbaceous plants in the amounts found naturally in the forest, here represented by the control treatment. The addition of litter did not cause a stronger inhibition than that generated by the natural amounts. The fact that all seeds of herbaceous species studied here have a mass considered small (< 0.5 g) is the most plausible explanation for this pattern. Propagule mass is directly related to the amount of energy reserves needed for the initial establishment (Leishman *et al.* 2000, Moles & Westoby 2002, Westoby *et al.* 2002). Thus, our results are consistent with the hypothesis that litter represents a physical barrier impeding the process of seedling emergence from small propagules (Facelli & Pickett 1991a, Jensen & Gutkunst 2003, Sydes & Grime 1981, Xiong & Nilsson 1999).

For species with small propagules, which only includes ferns, the removal of litter caused a significant increase in seedling emergence in relation to the litter addition treatment. The very small mass of fern spores ($< 10^{-2}$ mg) may represent a limitation to the emergence in areas with a physical barrier, such as litter. Also several fern species, including tropical ones, are dependent on a high red: far red ratio for activation of the phytochrome associated germination mechanism (Banks 1999, Furuya *et al.* 1997, Pérez-García *et al.* 2007, Wada 2007). As litter can reduce substantially the red: far-red ratio (Facelli & Pickett 1991b, Schimpf & Danz 1999, Vázquez-Yanes *et al.* 1990), we suggest that shallow litter layers or litter free paths represent favorable microsites for the emergence of seedlings from small propagules. These results, together with the significant decrease in the average litter depth and increased frequency of litter-free patches in the slopes, are consistent with the hypothesis of Costa (2006), that higher richness and abundance of ferns in slopes are a consequence of shallow litter layers.

This pattern may be further reinforced by the directional local air circulation, which flows from the high plateaus to the valleys during the day and from the valleys to the slopes at night (Tota 2009). Thus, the inclined areas between plateaus and valleys tend to receive spores from all over the topographic gradient. Overall, the environment with the most favorable conditions for fern establishment, taking into account dispersion and favorable microsites would be the sloping areas.

Seedling emergence of species with medium (1 to 60 mg) and large (> 60 mg) propagules were not related to the soil clay content and did not differ among litter treatments, except between exclusion of litter and control on large propagules. The absence of litter is recognized as a facilitator of emergency *Heliconia acuminata* (Bruna 2002, Bruna & Ribeiro 2005), however little is known about the mechanisms in germinal tropical herbs, making

speculative point factors influencing the emergence in areas free of litter, as the increased quantity and quality of light or less chance of fungal attack and / or pathogens.

Our results also show that the most important predictor of seedling emergence was the number of reproductive individuals in the plots, and the number of plants producing medium seeds was higher in sandier areas. Even considering the direct and indirect effects of soil texture, the emergence of seedlings was most strongly associated with the presence of fruiting individuals in the plots. Thus, control of germination and initial establishment of herbaceous plants with medium and large seedlings seems to be directly linked to the availability of propagule sources, and secondarily to the microsite properties given by smallest amount of litter.

Indirectly, the control can be linked to water availability during the dry season, which is higher in the sandy valleys and bottomlands with shallow groundwater, and should allow better development and better reproduction of this particular group of herbaceous species. Drucker *et al.* 2008 showed that many of the same herb species studied are associated or restricted to stream margins. These results also are consistent with the pattern of greatest abundance and cover of Marantaceae, Poaceae and Cyperaceae in the sandy bottomlands found by Costa (2006) in the same study site. We suggest that reproduction of large leafed herbs may be physiologically constrained in drier areas, and therefore a greater production of seeds occurs in the bottomlands.

Higher emergence linked to the local availability of seeds is in accordance with the hypothesis that herbaceous species have dispersal restricted to short distances (Ehrlén & Eriksson 2000). Despite the potential for some species to be dispersed by birds, as observed for *Heliconia acuminata* (Uriarte *et al.* 2010), mimercocory is recognized as a common mode of dispersion in Marantaceae (Horvitz & Schemske 1986, Horvitz 1991) and Zingiberaceae (García-Robledo & Kuprewicz 2009) and can occur in Costaceae (Maas 1972). At Reserva

Ducke, most species of Marantaceae fit the ant-dispersal syndrome (Horvitz 1991) and direct field observations show that seeds of species probably dispersed by bats may also be dispersed by ants if they fall to the ground (Costa, *pers. obs.*). This mode of dispersion tends to generate a strong pattern of seed deposition close to adults, not exceeding 100 meters, and mostly under 10 m (see Gómez & Espadaler 1998). Thus, a pattern of restricted dispersal associated with better establishment conditions in more humid areas seems to be the mechanism generating the pattern of distribution of species with medium and large seeds. However, direct studies of dispersal limitation are necessary to understand the extent of the contribution of seed dispersal and water availability.

Conclusions

In this study we have shown that litter can restrict the emergence of herbaceous species, especially ferns, and there is a much lower litter accumulation and more litter-free zones in inclined areas. These results support the hypothesis that litter is the mediator of the greater richness and abundance of ferns in the inclined areas. We also demonstrated that the emergence of herbaceous species with medium to large sized seeds is limited by the abundance of seed sources. Thus, availability of seeds and dispersal at short distances, linked to favorable water conditions, may allow for the greatest emergence in sandy environments, which are associated with small water bodies in central Amazonia. Since dispersal of Amazonian herbs is still largely unknown, future experiments to understand how limited it is and to what extent the environment changes the dispersal shade will help to further clarify the mechanisms controlling herb distribution.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank CNPq for the concession of scholarship to the first author, R. A. Azevedo, C. E. Barbosa, C. G. Freitas for help in the field, the many reviewers who contributed to the finalization of this work.

LITERATURE CITED

- BANKS, J. A. 1999. Gametophyte development in ferns. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50:163-186.
- BECKER, P., RABENOLD, P. E., IDOL, J. R. & SMITH, A. P. 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology* 4:173-184.
- BELL, G. 2001. Neutral Macroecology. *Science* 293:2413-2418.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. & KOSSMANN-FERRAZ, I. D. 1999. Litter Cover Variability Affects Seedling Performance and Herbivory. *Biotropica* 31:598-606.
- BOSY, J. L. & READER, R.J. 1995. Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology* 9:635-639.
- BREARLEY, F. Q., PRESS, M. C., SCHOLE, J. D. 2003. Nutrients obtained from leaf litter can improve the growth of dipterocarp seedlings. *New Phytologist* 160:101-110.
- BRUNA, E. M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132:235-243.
- BRUNA, E. M. & RIBEIRO, M. B. N. 2005. Regeneration and population structure of *Heliconia acuminata* in Amazonian secondary forests with contrasting land-use histories. *Journal of Tropical Ecology* 21:127-131.
- CHAUVEL, A., LUCAS, Y. & BOULET, R., 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, central Amazonia, Brazil. *Experientia* 43:234-241.

- CINTRA, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Diptryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13:709–725.
- CLARK, D. B., CLARK, D. A. & READ, J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86:101-12.
- CLARK, D. B., PALMER, M. W. & CLARK, D. A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80:2662-2675.
- COMITA, L. S., CONDIT, R. & HUBBELL, S. P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95:482– 492.
- COMITA, L. S. & ENGELBRECHT, B. M. J. 2009. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology* 90:2755-2765.
- COSTA, F. R. C. 2006. Mesoscale gradients of herb richness and abundance in central Amazonia. *Biotropica* 38:711-717.
- COSTA, F. R. C., GUILLAUMET, J-L., LIMA, A. P., PEREIRA, O. S. 2009. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science* 20:69-78.
- COSTA, F. R. C., MAGNUSSON, W. E., LUIZÃO, R. C. C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* 93:863-878.
- COSTA, F. R. C. & MAGNUSSON, W. E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity – the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação* 8:3-12.
- DAWS, M. I., PEARSON, T. R. H., BURSLEM, D. F. R. P., MULLINS, C. E. & DALLING, J. W. 2005. Effects of topographic position, leaf litter and seed size on seedling demography in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant Ecology* 179:93-105.

- DRUCKER, D. P., COSTA, F. R. C. & MAGNUSSON, W. E. 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology* 24:65-74.
- ÉHRLÉN, J. & ERIKSSON, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81:1667-1674.
- ENGELBRECHT, B. M. J., COMITA, L. S., CONDIT, R., KURSAR, T. A., TYREE, M. T., TURNER, B. L. & HUBBELL, S. P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447:80–82.
- FACELLI, J. M. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology* 75: 1727-1735.
- FACELLI, J. M. & PICKETT, S. T. A. 1991a. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57:1-32.
- FACELLI, J. M. & PICKETT, S. T. A. 1991b. Plant litter: Light Interception and Effects on an Old-Field Plant Community. *Ecology* 72:1024-1031.
- FOWLER, N.L. 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69:947-961.
- FURUYA, M., KANNO, M., OKAMOTO, H., FULUDA, S. & WADA, M. 1997. Control of mitosis by phytochrome and a blue-light receptor in fern spores. *Plant Physiology* 113:677-683.
- GALE, N. 2000. The relationship between canopy gaps and topography in a western Ecuadorian rain Forest. *Biotropica* 32:653-661.
- GARCÍA-GUZMÁN, G. & BENITEZ-MALVIDO, J. 2003. Effect of litter on the incidence of leaf-fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigens*. *Journal of Tropical Ecology* 19:171-177.
- GARCÍA-ROBLEDO, C. & KUPREWICZ, E. K. 2009. Vertebrate fruit removal and ant seed dispersal in the neotropical ginger *Renealmia alpinia* (Zingiberaceae). *Biotropica* 41:209-214.

- GENTRY, A. H. & EMMONS, L. H. 1987. Geographical variation in fertility and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica* 19:216-227.
- GENTRY, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- GÓMEZ, C. & ESPADELER, X. 1998. Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. *Journal of Biogeography* 25:573-580.
- GROSS, K. L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72:369-387.
- HARPER, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York. 892 pp.
- HERRERA, C. M. 2002. Topsoil properties and seedling recruitment in *Lavandula latifolia*: stage-dependence and spatial decoupling of influential parameters. *Oikos* 97:260 – 270
- HORVITZ, C. C. 1991. Light environments, stage structure and dispersal syndromes of Costa Rican Marantaceae. Pp. 463-485 in C.R. Huxley and D.F. Cutler (ed.). *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford, England.
- HORVITZ, C. C. & SCHEMSKE, D. W. 1986. Seed dispersal of a Neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18:319-323.
- HOVSTAD, K. A. & OHLSON, M. 2009. Conspecific versus heterospecific litter on seedling establishment. *Plant Ecology* 204:33-42.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 375 pp.
- HURTT, G. C. & PACALA, S. T. 1995. The consequences of recruitment limitation: Reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of theoretical biology* 176:1-12.

- JENNY, H. 1980. *The soil resource: origin and behavior*. Springer Verlag, New York, USA. 377 pp.
- JENSEN, K. & GUTEKUNST, K. 2003. Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic and Applied Ecology* 4:579-587.
- KENNEDY, H., ANDERSON, L. & HAGBERG, M. 1988. Marantaceae. Pp. 13-192 in G. Harling & L. Anderson (ed.). *Flora of Ecuador* (vol.32).
- KINUPP, V. F. & MAGNUSSON, W. E. 2005. Spatial patterns in the understory shrub genus *Psychotria* in Central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21:363-374.
- LEISHMAN, M. R., WRIGHT, I. J., MOLES, A. T. & WESTOBY, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. Pp. 31-58 in Fenner, M. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, U.K.
- LUIZÃO, R. C. C., LUIZÃO, F. J., PAIVA, R. Q., MONTEIRO, T. F., SOUZA, L. S. & KRUIJTS, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonia forest. *Global Change Biology* 10: 92-600.
- LUIZÃO, F. J. & SCHUBART, H. O. R. 1987. Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia. *Experientia* 43:259-265.
- MAAS, P. J. M. 1972. *Flora Neotropica: Costoideae (Zingiberaceae)* (Vol. 8). Hafner Publishing, New York, USA. 140 pp.
- MAGNUSSON, W. E., LIMA, A. P., LUIZÃO, R. C. C., LUIZÃO, F., COSTA, F. R. C., CASTILHO, C. V. & KINUPP, V. F. 2005. RAPELD: A modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5 (2). <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?point-of-view+bn01005022005>.
- MARIMON-JÚNIOR, B. H. & HAY, J. D. 2008. A new instrument for measurement and collection of quantitative samples of the litter layer in forests. *Forest Ecology and Management* 255:2244–2250.

- MARQUES-FILHO, A. O., RIBEIRO, M. N. G. & SANTOS, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke, Manaus, AM. IV- Precipitação. *Acta Amazonica* 4:759-768.
- MERTENS, J., 2004. The characterization of selected physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the ‘‘Reserva Ducke’’, Manaus, Brazil, with emphasis on their spatial distribution. Bachelor Thesis. Humboldt-Universita’t Zu Berlin. Berlin.
- MOLES, A. T. & WESTOBY, M. 2002. Seed addition experiments are more likely to increase recruitment in larger-seeded species. *Oikos* 99:241-248.
- MOLES, A. T. & WESTOBY, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92:372-383.
- MOLOFSKY, J. & AUGSPURGER, C. K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73:68-77.
- PACHEPSKY, Y. A., TIMLIN, D. J. & RAWLS, W. J. 2001. Soil water retention as related to topographic variables. *Soil Science Society of American Journal* 65:1787-1795.
- PAGE, C. 2002. Ecological Strategies in Fern Evolution: a Neopteridological Overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 1-33.
- PAOLI, G. D., CURRAN, L. M. & ZAK, D. R. 2006. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *Journal of Ecology* 94:157-170.
- PÉREZ-GARCÍA, B., MENDOZA-RUIZ, A. SÁNCHEZ-CORONADO, M. E. & OROZCO-SEGOVIA, A. 2007. Effect of light and temperature on germination of spores of four tropical fern species. *Acta Oecologica* 32:171-179.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org>.
- RIBEIRO, J. E. L. S., HOPKINS, M. J. G., VICENTINI, A., SOTHERS, C. A., COSTA, M. A. S., BRITO, J. M., SOUZA, M. A. D., MARTINS, L. H. P., LOHMANN, L. G.,

- ASSUNÇÃO, P. A. C., PEREIRA, E. C., SILVA, C. F., MESQUITA, M. R. & PROCÓPIO, L. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia central*. INPA/DFID, Manaus, Brasil. 816 pp.
- RUOKOLAINEN, K., LINNA, A. & TUOMISTO, H. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographic patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 13:243-256.
- ROUKOLAINEN, K., TUOMISTO, H., MACÍA, M. J., HIGGINS, M. A. & YLI-HALLA, M. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae?. *Journal of Tropical Ecology* 23:13-25.
- SAYER, E. J. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* 81:1-31.
- SCHIMPF, D.J. & DANZ, N.P. 1999. Light passage through leaf litter: variation among northern hardwood trees. *Agricultural and Forest Meteorology* 97:103-111.
- SCHUPP, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399-409.
- SYDES, C. L. & GRIME, J. P. 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in the deciduous woodlands. I. Field investigations. *Journal of Ecology* 69: 237-248.
- TAKYU, M., AIBA, S. I., & KITAYAMA, K. 2003. Changes in biomass, productivity and decomposition along topographical gradients under different geological conditions in tropical lower montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. *Oecologia* 134:397-404.
- TÓTA, J. 2009. Estudo da advecção horizontal de CO₂ em florestas na Amazônia e sua influência no balanço de Carbono. Tese de doutorado. INPA/UEA. Manaus.
- TUOMISTO, H. & POULSEN, A.D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in Neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* 23:283-293.

- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K. & YLI-HALLA, M. 2003a. Dispersal, environment and floristic variation of western amazonian forest. *Science* 299:241-244.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K., AGUILAR, M. & SARMIENTO, A. 2003b. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91:743-756.
- TURNBULL, L. A., REES, M. & CRAWLEY, M. J. 1999. Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology* 87:899-912.
- URIARTE, M., BRUNA, E. M., RUBIM, P., ANCIÃES, M. & JONCKHEERE, I. 2010. Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation. *Ecology* 91: 1317-1328.
- VÁZQUEZ-YANES, C., OROZCO-SEGOVIA, A., RINCÓN, E, SANCHEZ-CORONADO, M. E., HUANTE, P., TOLEDO J. R. & BARRADAS, V. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology* 71:1952-1958.
- VALENCIA, R., FOSTER, R., VILLA, G., CONDIT, R., SVENNING, J-C., HERNÁNDEZ, C., ROMOLEROUX, K., LOSOS, E., MAGARD, E. & BALSLEV, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92:214-229.
- WADA, M. 2007. The fern as a model system to study photomorphogenesis. *Journal of Plant Research* 120:3-16.
- WESTOBY, M., FALSTER, D. S., MOLES, A. T., VESK, P. A. & WRIGHT, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159.
- WRIGTH, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1-14.

- WRIGHT, I. J. & WESTOBY, M. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87:85-97.
- XIONG, S. & NILSSON, C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87:984–994.
- ZUQUIM, G., COSTA, F. R. C., PRADO, J. & BRAGA-NETO, R. 2009. Distribution of pteridophyte communities along environmental gradients in central Amazonia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 18:151–166.

CONCLUSÕES

Nossos resultados suportam a hipótese do papel restritor da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas. As relações entre a profundidade da serrapilheira e a inclinação do terreno estão de acordo com a hipótese de Costa (2006), que aponta a serrapilheira como mediador da maior riqueza e abundância de pteridófitas nestes ambientes. Apontamos como fator causal destes resultados uma junção da maior disponibilidade de microsítios favoráveis, juntamente com a maior probabilidade de chegada de esporos neste ambientes. Em espécies herbáceas com sementes, sugerimos que a dispersão a curtas distâncias, possivelmente por formigas, seja o maior responsável pelo padrão encontrado. Entretanto mecanismos germinativos das espécies avaliadas têm potencial para causar um padrão temporal na emergência, sendo necessários estudos com uma escala temporal que reporte tal característica destas espécies.

APÊNDICES

Apêndice A – Ata da Aula de Qualificação

**AULA DE QUALIFICAÇÃO****PARECER**

Aluno(a): FLÁVIO ROGÉRIO DE OLIVEIRA RODRIGUES
 Curso: ECOLOGIA
 Nível: MESTRADO
 Orientador(a): FLÁVIA COSTA

Título:

"O papel da serapilheira e luz na emergência de plântulas de espécies herbáceas de terra firme, Amazônia Central".

BANCA JULGADORA:**TITULARES:**

Flávio Luizão (INPA)
 Henrique Nascimento (INPA)
 Bruce Nelson (INPA)

SUPLENTES:

Albertina Lima (INPA)
 José Luis Camargo (PDBFF)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
Flávio Luizão (INPA)	() Aprovado <input checked="" type="checkbox"/> Reprovado	
Henrique Nascimento (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
Bruce Nelson (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado () Reprovado	
Albertina Lima (INPA)	() Aprovado () Reprovado	_____
José Luis Camargo (PDBFF)	() Aprovado () Reprovado	_____

Manaus(AM), 26 de março de 2010

OBS: O aluno apresentou, a aula em 48 minutos, respondeu perguntas pertinentes do questionário da banca, com deficiências na construção lógica do trabalho apontadas pela banca. Recomendamos um aprofundamento dos assuntos relacionados ao tema da dissertação.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS NATURAIS – PPG BTRN
 PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA PPG-ECO/INPA

Av. Epitácio Paulo, 2228 – Balne: Adrianópolis – Caixa Postal 478 – CEP: 69.011-970, Manaus/AM.
 Fone: (+55) 92 3643-1909
 site: <http://pg.inpa.gov.br>

Fax: (+55) 92 3643-1909
 e-mail: pgeco@inpa.gov.br

Apêndice B – Ata da Defesa Pública



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 22 dias do mês de agosto do ano de 2011, às 15:00 horas, na sala de aula do Programa de Pós-Graduação em Ecologia – PPG ECO/INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Renato Cintra**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, o(a) Prof(a). Dr(a). **Carlos Alberto Quesada**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e o(a) Prof(a). Dr(a). **Astrid Wittmann**, da Sociedade Civil para Pesquisa e Conservação da Amazônia, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Lucerina Trujillo Cabrera, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e o(a) Prof(a). Dr(a). Ana Lúcia Miranda Tourinho, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública da **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** de **FLÁVIO ROGÉRIO DE OLIVEIRA RODRIGUES**, intitulada "O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas de terra-firme, Amazônia central, Brasil", orientado(a) pelo(a) Prof(a). Dr(a). Flávia Regina Capelotto Costa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Após a exposição, o(a) discente foi argüido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

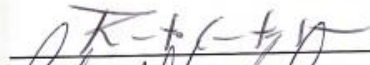

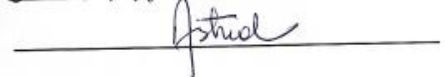
APROVADO(A) REPROVADO(A)
 POR UNANIMIDADE POR MAIORIA


Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof(a).Dr(a). Renato Cintra

Prof(a).Dr(a). Carlos Alberto Quesada

Prof(a).Dr(a). Astrid Wittmann


Coordenação PPG-ECO/INPA

Apêndice C – Parecer do avaliador do trabalho escrito Emílio Bruna



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-graduação em Ecologia



Avaliação de dissertação de mestrado

Título: O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas de terra-firme, Amazônia central, Brasil

Aluno: FLÁVIO ROGÉRIO DE OLIVEIRA RODRIGUES

Orientador: Flávia R. C. Costa

Co-orientador: ----

Avaliador: *Emílio Bruna*

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	()	()	()	()
Revisão bibliográfica	()	()	()	()
Desenho amostral/experimental	()	()	()	()
Metodologia	()	()	()	()
Resultados	()	()	()	()
Discussão e conclusões	()	()	()	()
Formatação e estilo texto	()	()	()	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	()	()	()	()

PARECER FINAL

- () **Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- () **Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções necessárias, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)
- () **Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- () **Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Flávia R. C. Costa *4/18/2011* *Emílio Bruna*
Local Data Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese ou arquivo de comentários por e-mail para pgecologia@gmail.com e claudiakeller23@gmail.com ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller
DCEC/CPEG/INPA
CP 478
69011-970 Manaus AM
Brazil

Apêndice D – Parecer da avaliadora do trabalho escrito Julieta Benítez-Malvido



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Graduate Program in Ecology



Referee evaluation sheet for MSc thesis

Title: O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas de terra-firme, Amazônia central, Brasil

Candidate: FLÁVIO ROGÉRIO DE OLIVEIRA RODRIGUES

Supervisor: Flávia R. C. Costa

Co-supervisor: ---

Examiner: Julieta Benítez-Malvido

Please check one alternative for each of the following evaluation items, and check one alternative in the box below as your final evaluation decision.

	Excellent	Good	Satisfactory	Needs Improvement	Not acceptable
Relevance of the study	()	(X)	()	()	()
Literature review	()	(X)	()	()	()
Sampling design	()	(X)	()	()	()
Methods/procedures	()	(X)	()	()	()
Results	()	(X)	()	()	()
Discussion/conclusions	()	(X)	()	()	()
Writing style and composition	()	(X)	()	()	()
Potential for publication in peer reviewed journal(s)	()	(X)	()	()	()

FINAL EVALUATION

(X) Approved without or minimal changes

() Approved with changes (no need for re-evaluation by this reviewer)

() Potentially acceptable, conditional upon review of a corrected version (The candidate must submit a new version of the thesis, taking into account the corrections asked for by the reviewer. This new version will be sent to the reviewer for a new evaluation only as acceptable or not acceptable)

() Not acceptable (This product is incompatible with the minimum requirements for this academic level)

Morelia, Michoacán, México

March 29, 2011

Place

Date

Signature

Additional comments and suggestions can be sent as an appendix to this sheet, as a separate file, and/or as comments added to the text of the thesis. Please, send the signed evaluation sheet, as well as the annotated thesis and/or separate comments by e-mail to pgeecologia@gmail.com and claudiakeller23@gmail.com or by mail to the address below. E-mail is preferred. A scanned copy of your signature is acceptable.

Mailing address:

Claudia Keller
DCEC/CPEC/INPA
CP 478
66011-970 Manaus, AM

Apêndice E – Parecer da avaliadora do trabalho escrito Marli A. Ranal



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-graduação em Ecologia



Avaliação de dissertação de mestrado

Titulo: O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas de terra-firme, Amazônia central, Brasil

Aluno: FLÁVIO ROGÉRIO DE OLIVEIRA RODRIGUES

Orientador: Flávia R. C. Costa

Co-orientador: ---

Avaliador: Marli Aparecida Ranal

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	(x)	()	()	()
Revisão bibliográfica	()	(x)	()	()
Desenho amostral/experimental	()	()	(x)	()
Metodologia	()	()	(x)	()
Resultados	()	()	(x)	()
Discussão e conclusões	()	()	(x)	()
Formatação e estilo texto	()	()	(x)	()
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	()	()	(x)	()

PARECER FINAL

- () **Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- (x) **Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)
- () **Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- () **Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Uberlândia, 18/04/2011
Local Data Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para pgecologia@gmail.com e claudiakeller23@gmail.com ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller
DCEC/CPEC/INPA
CP 478
69011-970 Manaus AM
Brazil