

**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
MARÇO – 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

MARÇO – 2011

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, 32 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:

A emergência de plântulas herbáceas e o efeito da serrapilheira neste processo foram estudadas em 30 parcelas de 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 subbosque.

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”. Començando...

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.

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 agilidade e 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 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, Ygo 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 resultados obtidos. 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 subbosque, manipulando experimentalmente a quantidade de serrapilheira no campo. Utilizamos 30 parcelas, distribuídas em uma área de 25 Km² de uma floresta tropical úmida, com 5 blocos de manipulação por parcela. Cada bloco foi composto por sub-parcelas de adição de serrapilheira, controle e exclusão de serrapilheira. Medimos a profundidade (abril e setembro/ 2010) e massa seca (março/ 2010) de serrapilheira, 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 medida de profundidade da serrapilheira na estação chuvosa foi negativamente relacionada à inclinação do terreno, mas não diferiu em relação ao teor de argila no solo. As medidas de massa seca, na estação chuvosa, e profundidade da serrapilheira na estação seca não foram correlacionadas com a inclinação do terreno nem com o teor de argila. Observamos que emergência de plântulas foi maior nos tratamentos de exclusão de serrapilheira, tanto na emergência absoluta de plântulas quanto na emergência oriunda de propágulos pequenos, não sendo significativamente diferente dos tratamentos controle e de adição de serrapilheira, em relação a emergência de plântulas oriunda de propágulos médios e grandes. A argila esteve relacionada com a emergência de todos os grupos de propágulos e na emergência absoluta de plântulas, porém a direção da resposta em relação ao teor de argila variou entre os grupos de propágulos. A presença 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 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 aparentemente os maiores responsáveis pelo padrão de maior riqueza e densidade de pteridófitas nestes ambientes. Estudos experimentais em campo que abordem a dispersão de esporos e ligados a adição de sementes são necessários para testar as hipóteses alicerçadas no presente estudo.

ABSTRACT

The relationships between topographic variables and distribution of herbs are widely recognized, but few hypotheses have been raised to explain the results. One of the hypotheses regarding the distribution of ferns in Central Amazonia is that the litter would be a mediator that would explain the greater species richness and higher density of such species in slope 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 of the litter addition, control and litter exclusion. We measured the depth (in April and September/2010) and dry mass (May/2010) of litter, in addition to quantifying the reproductive individuals in the plots. We conducted observation of emergence grass for 10 months (December/2009 to September 2010). The measure of depth of litter in the wet season was negatively related to slope, but did not differ in relation to clay content in soil. The measures of dry mass, in the rainy season, and depth of litter in the dry season were not correlated with the slope of the land or with clay content. We note that seedling emergence was higher in the litter exclusion treatments, both in absolute emergency and seedling emergence in seedlings originating from small, not significantly different from control treatments and the addition of leaf litter in relation to emergence of seedlings arising medium and large. The clay was related to the emergence of all groups of propagules and seedlings of absolute emergency, but the head of reply in relation to clay content varied between the groups of seedlings. The presence of fruiting individuals in the plot was the best predictor for the emergence of plantlets from both medium and large seedlings. The results are consistent with the idea that very small seedlings are most affected by the physical barrier imposed by litter and herbs that apparently dispersed by ants have spread geographically limited. Furthermore, a system of directional movement of air associated with lower accumulation of leaf litter in slopes areas to are apparently those most 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 and linked the addition of seeds are needed to test the hypothesis grounded in this study.

SUMÁRIO

1. Apresentação.....	ix
2. Objetivos.....	xi
3. Capítulo 1 (manuscrito formatado de acordo com as normas da Acta Botânica Brasílica).....	xii
Resumo.....	14
Abstract.....	14
Introdução.....	16
Materiais e Métodos.....	19
Resultados.....	24
Discussão.....	30
Agradecimentos.....	35
Referências Bibliográficas.....	35
4. Conclusão.....	43

APRESENTAÇÃO

Atualmente duas correntes têm debatido sobre quais mecanismos são mais determinantes na estruturação das comunidades. Enquanto a corrente determinística aponta a diferenciação de nichos e partição de recursos como responsável dos padrões de distribuição (Tuomisto *et al.* 2003; Tilman 2004), a corrente da neutralidade sugere que o papel da estocasticidade, associada à limitação de dispersão é o fator mais importante para explicar a distribuição de espécies de plantas (Hubbell 2001). Apesar destas divergências, respostas mais parcimoniosas podem surgir justamente da junção de fatores determinísticos, como respostas das espécies a variáveis ambientais, e fatores estocásticos, como a dispersão (Pacala & Hurt 1995, Clark *et al.* 1999, Zillio & Condit 2007).

A distribuição de ervas na Amazônia, em escala maior que 10 Km², é comumente associada a variáveis topográficas, como teor de argila e inclinação do terreno (Tuomisto & Poulsen 1996; Costa *et al.* 2005, Zuquim *et al.* 2008), e característica do solo, como o teor de nutrientes (Gentry & Emmons 1987; Tuomisto *et al.* 2003). Entretanto, a explicação de tais padrões de distribuições não é explicada por si mesma por estas variáveis, sendo possivelmente associadas a outras características do ambiente e que também variam com a topografia. Na Amazônia Central, o teor de argila (Chauvel *et al.* 1987), a disponibilidade hídrica (Becker *et al.* 1988; Daws *et al.* 2005) e a quantidade de serrapilheira (Luizão & Schubart 1987; Luizão *et al.* 2004) variam com a altitude. Desse modo, torna-se necessário avaliar estas variáveis associadas à topografia para obter respostas mais refinadas dos processos causais da distribuição de plantas.

Em um estudo conduzido com ervas de subbosque, Costa (2006) observou um padrão não esperado de maior riqueza e abundância de pteridófitas em áreas inclinadas, ao invés de áreas mais baixas, associadas com corpos d'água. Como explicação para os resultados obtidos, Costa sugeriu que a serrapilheira era possivelmente o fator causal de tal padrão. Entretanto, nenhum estudo empírico foi conduzido visando avaliar o papel da serrapilheira neste contexto.

A serrapilheira pode estruturar comunidades vegetais por diversos caminhos, tanto por exercer efeitos positivos quanto negativos para as espécies. É capaz de promover o aumento da heterogeneidade ambiental (Molofsky & Augspurger 1992), que pode aumentar a riqueza de espécies (Ricklefs 1977), esconder sementes de predadores (Cintra 1997), disponibilizar nutrientes para plântulas (Facelli & Pickett 1991a). Entretanto também pode favorecer a herbivoria de plântulas por insetos (Facelli 1994, Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz

1999), diminuir substancialmente a entrada de luz, limitando a germinação de espécies fotoblásticas (Vázquez-Yanes *et al.* 1990, Facelli e Pickett 1991b), oferecer uma barreira física limitante na emergência de plântulas de espécies com sementes pequenas (Sydes & Grime 1981; Xiong & Nilsson 1999; Jensen & Gutkunst 2003).

Neste contexto, o presente estudo avaliou a emergência de plântulas herbáceas, observando características das espécies (como tamanho dos propágulos) e fatores ambientais (como teor de argila e quantidade de serrapilheira na área). Com base nestas informações pretendemos refinar as hipóteses levantadas sobre o papel da serrapilheira na estruturação da comunidade herbáceas na Amazônia Central.

OBJETIVOS

Objetivos Gerais:

Entender os processos causais do padrão de distribuição de ervas de subbosque, 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?

Capítulo 1

Rodrigues, F.R.O. & Costa, F.R.C. O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas de Terra Firme, Amazônia Central, Brasil. *Acta Bot. Bras.*

Formatado de acordo com as normas da revista Acta Botânica Brasílica

**O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas de Terra Firme,
Amazônia Central, Brasil**

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 Ecologia,
Manaus, AM, Brasil

³ Autor para correspondência: frdor85@gmail.com

RESUMO (O papel da serrapilheira na emergência de plântulas herbáceas da Amazônia Central, Brasil)

Conduzimos um estudo na Reserva Ducke, em Manaus, para testar a hipótese de riqueza e abundância mediada por serrapilheira para todas as ervas de subbosque, manipulando experimentalmente a quantidade de serrapilheira no campo. Avaliamos a relação de variáveis topográficas com a profundidade e massa seca da serrapilheira e a influência da quantidade indivíduos reprodutivos na emergência de plântulas. A profundidade da serrapilheira na estação chuvosa foi negativamente relacionada à inclinação do terreno, mas não quanto ao teor de argila, enquanto a massa seca não foi relacionada com ambas, assim como a profundidade de serrapilheira na estação seca. A emergência de plântulas foi maior nos tratamentos de exclusão de serrapilheira, tanto na emergência absoluta quanto na emergência oriunda de propágulos pequenos, não sendo significativamente diferente dos tratamentos controle e de adição de serrapilheira, em relação à emergência de plântulas oriunda de propágulos médios e grandes. A argila esteve relacionada com a emergência de todos os grupos de propágulos e na emergência absoluta de plântulas, porém a direção da resposta em relação ao teor de argila variou entre os grupos de propágulos. A presença de indivíduos frutificando na parcela foi o melhor preditor para emergência de plântulas oriundas de propágulos médios quanto grandes. Os resultados suportam a idéia que propágulos pequenos são mais afetados pela barreira física imposta pela serrapilheira e que ervas dispersas por formigas apresentam dispersão limitada.

Palavras chave: ervas de sub-bosque, microsítios favoráveis, 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 of richness and abundance mediated by litter for all understory herbs, manipulating experimentally the amount of litter in the field. We assessed the relation of topographic variables with depth and dry mass of litter and the influence of the amount of reproductive individuals in the emergency of seedlings. The depth of litter in the wet season was negatively related to the terrain slope, but not on clay content, while the dry mass was not related to either of them, as well as the depth of leaf litter in the dry season. The emergence of seedlings was higher in the litter exclusion treatments, both in the absolute emergency as in the emergency originated from small seedlings, not being significantly different from the control treatments and the addition of leaf litter in relation to the emergence of seedlings originated from medium and large propagules. Clay was related to the emergence of all groups of propagules and in the absolute emergency of seedlings, but the direction of response in relation to the clay content varied

among the groups of seedlings. The presence of fruiting individuals in the plot was the best predictor for the emergence of seedlings derived from medium and large seedlings. The results support the idea that small propagules are most affected by the physical barrier imposed by litter and that herbs dispersed by ants have limited dispersal.

Keywords: understory herbs, safe microsites, topographic variables.

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 (ver revisão Wrigth 2002). Atualmente há duas correntes principais no centro desta discussão: Enquanto uma aponta forças competitivas e diferenciação de nicho como o processo causal destes padrões (Givnish 1999; Tuomisto *et al.* 2003a; Tilman 2004; Tuomisto 2006; Swenson *et al.* 2011) a outra não atribui necessidade de forças competitivas e partição de recursos para explicá-los (Hubbell 2001). A resposta mais parcimoniosa para esta discussão pode emergir da junção de fatores estocásticos, como a limitação de dispersão, e fatores determinísticos como a disponibilidade de microsítios favoráveis (Erhlén & Erickson 1992; Hurt & Pacala 1995; Clark *et al.* 1999; Zillio & Condit 2007). Com isso, os estudos recentes buscam entender tanto o papel da limitação de recrutamento (Clark *et al.* 1999; Erhlén & Erickson 2000; Nathan & Muller-Landau 2000) quanto o papel de variáveis ambientais na estruturação de comunidade de plantas (Tuomisto & Poulsen 1996; Tuomisto & Poulsen 2000; Kinnup & Magnusson 2005; Costa *et al.* 2005, 2009; Poulsen 2006).

Os resultados encontrados para árvores e palmeiras são um exemplo atual desta dicotomia. Enquanto vários estudos relatam que fatores ambientais são mais importantes na estruturação das comunidades (Valencia *et al.* 2004; Jones *et al.* 2006; Paoli *et al.* 2006; Ruokolainen *et al.* 2007; Costa *et al.* 2009) outros apontam a distância geográfica, associada a limitação de dispersão, como processo causal de tal estruturação (Duivenvoorden *et al.* 2002; Vormisto *et al.* 2004). Estudos com outros grupos, como pteridófitas e plantas de subbosque na Amazônia, mostram resultados que dão suporte à hipótese do determinismo ambiental em mesoescalas (>10 km²) (Gentry & Emmons 1987; Ruokolainen *et al.* 1997; Tuomisto *et al.* 2003a,b; Kinnup & Magnusson 2005). Entretanto, em escala local, estudos com ervas de subbosque têm mostrado que a limitação de dispersão é mais determinante para os padrões de distribuição local que microsítios favoráveis (Erhlén & Erickson 2000; Uriarte *et al.* 2010). Tais interpretações dependem principalmente da escala espacial utilizada, podendo apresentar respostas divergentes mesmo quando os mesmos dados são analisados em escalas espaciais diferentes (Duque *et al.* 2002).

Na Amazônia, o padrão de distribuição de ervas de subbosque é comumente associado a variáveis topográficas, como altitude e a inclinação do terreno, em mesoescala (Tuomisto & Poulsen 1996; Costa *et al.* 2005; Costa 2006; Zuquim *et al.* 2008) e às características do solo como teor de nutrientes (Gentry & Emmons 1987; Tuomisto *et al.* 2003). Entretanto, a

topografia por si mesma não deve ser o fator responsável por estes padrões observados, mas sim outras variáveis ambientais associadas a ela, tais como a quantidade de serrapilheira (Luizão & Schubart 1987; Luizão *et al.* 2004), teor de argila no solo (Chauvel *et al.* 1987), a luz ou taxa de perturbação (Gale 2000) ou a umidade (Becker *et al.* 1988; Daws *et al.* 2005). Desse modo, torna-se necessário avaliar qual o papel de variáveis associadas à topografia, a fim de encontrar respostas mais detalhadas a respeito dos processos que agem nos padrões de distribuição de plantas herbáceas já estudadas.

A serrapilheira, aqui definida como a camada de matéria orgânica que não está em processo de decomposição, consistindo de folhas, flores, frutos e galhos pequenos (DAP < 2 cm) (Sayer 2006), pode estabelecer importantes alterações nos ambientes, de pequenas (Molofsky & Augspurger 1992) a médias escalas (Facelli & Pickett 1991a). Desse modo, é capaz de determinar padrões de distribuições de plantas (Facelli & Pickett 1991a; Xiong & Nilsson 1997, 1999).

A serrapilheira é capaz de facilitar ou inibir a germinação e emergência de plântulas (Sydes & Grime 1981; Facelli 1994; Hovstand & Ohlson 2009). Isto ocorre por diminuir substancialmente a entrada de luz, reduzindo a razão *red : far-red* (Vázquez-Yanes *et al.* 1990), o que inibe tanto a germinação de espécies fotoblásticas positivas (Facelli & Pickett 1991b). A serrapilheira também pode representar uma barreira física limitante tanto por dificultar a penetração da raiz até o solo (Sydes & Grime 1981; Sayer 2006) quanto por cobrir sementes e plântulas limitando a emergência (Sydes & Grime 1981; Boserup & 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), esconder sementes de predadores (Cintra 1997), ou ainda garantir disponibilidade de nutrientes para plântulas (Facelli & Pickett 1991a). De modo geral, a resposta das espécies à quantidade de serrapilheira é variável, podendo constituir um importante fator na promoção da diversidade e distribuição das espécies (Molofsky & Augspurger 1992; Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999; Hovstand & Ohlson 2009).

Por exercer um papel importante no processo germinativo e de estabelecimento inicial, Costa (2006) sugeriu que fatores mediados pela serrapilheira podem explicar padrões de alta riqueza e abundância de pteridófitas ao longo do gradiente de altitude. 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 igarapés apresentassem uma maior riqueza ou abundância de pteriófitas. Entretanto o estudo evidenciou que isto ocorre nas áreas mais inclinadas e, 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 de ervas de subbosque observado, por aumentar a heterogeneidade ambiental (Molofsky & Augspurger 1992). Entretanto nenhum estudo empírico abordando o papel da serrapilheira nos padrões observados foi conduzido na área, havendo a necessidade de abordagens experimentais que dêem suporte a esta hipótese.

Além da serrapilheira, 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). Em estudos com árvores, 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 alcançar tais sítios (Hurt & Pacala 1995). Desse modo, sugere-se haver um trade-off 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. Como consequência possui menos reserva para superar os efeitos negativos, como a barreira física imposta pela serrapilheira (Sydes & Grime 1981; Gross 1984; Bosy & Reader 1995; Xiong & Nilsson 1999; Jensen & Gutkunst 2003). Desse modo, espera-se que o componente herbáceo possa responder de forma mais intensa do que árvores aos efeitos negativos da serrapilheira, na etapa de estabelecimento inicial.

Uma vez que a distribuição de ervas de subbosque na área do presente estudo é relacionada a variáveis topográficas (Costa *et al.* 2005; Costa 2006) e que a serrapilheira pode tanto variar juntamente com estas variáveis como 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. 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 correlacionadas? Apresentam relação com a topografia e o teor de argila no solo? 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?

Materiais e Métodos

Área de estudo

O experimento foi conduzido na Reserva Florestal Ducke (RFD), que é gerida pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A RFD cobre uma área de 100km² (10 x 10 km) de floresta tropical úmida, localizando-se na periferia da cidade de Manaus, no estado do Amazonas, Brasil (2°55'S, 59°59'W) (Fig. 1). A floresta apresenta um dossel com altura entre 30-35m com árvores emergentes alcançando 55 metros de altura (Ribeiro *et al.* 1999).

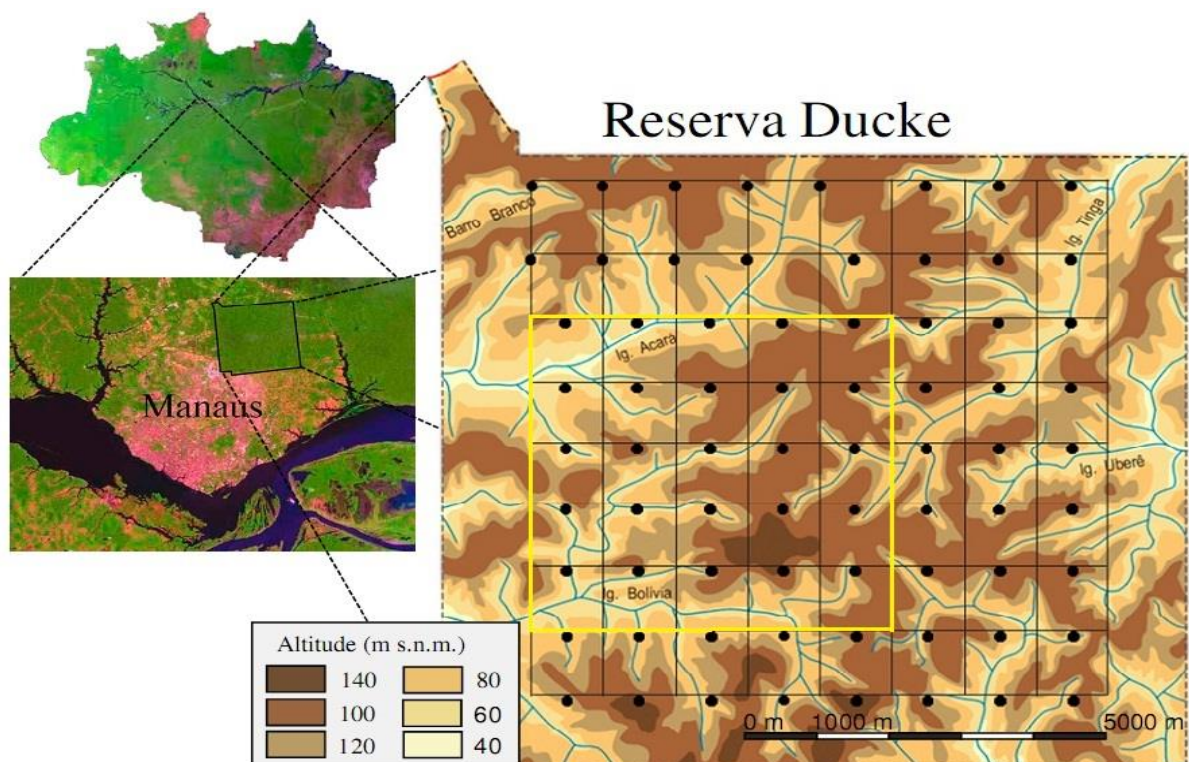


Figura 1. Localização da Reserva Ducke (RFD) e das parcelas instaladas ao longo das trilhas de acesso. A área destacada em amarelo representa os locais onde estão localizadas as 30 parcelas utilizadas neste estudo. Os pontos pretos representam parcelas permanentes instaladas na área.

A área apresenta médias pluviométricas anuais entre 1700-2400 mm, sendo que a estação seca ocorre entre julho e setembro, meses com médias pluviométricas em torno de 100 mm (Micheles & Marques-Filho, em preparação). O clima é caracterizado como tropical úmido e a temperatura média anual é de 26°C, com variações mensais em torno de 3°C (Marques-Filho *et al.* 1981). A altitude varia de 40-140 metros acima do nível do mar, e é altamente correlacionada à textura solo, sendo mais argilosa em áreas elevadas e mais arenosa nas áreas mais baixas (Chauvel *et al.* 1987; Mertens 2004).

Delineamento experimental

Medidas da serrapilheira

Sabendo que as medidas de serrapilheira podem ser temporal e espacialmente heterogêneas e que variam entre os métodos utilizados, fizemos duas abordagens para quantificar serrapilheira em dois períodos do ano. Realizamos medidas de profundidade de serrapilheira no período chuvoso (abril/2010) e no período seco (setembro/2010) e medidas de massa seca acumulada no solo no período chuvoso (março/ 2010).

Realizamos a coleta dos dados de profundidade e massa seca em 30 parcelas, cobrindo uma área de 25 km² (Fig. 1). As parcelas utilizadas distam 1 km entre si e se encontram dentro de um sistema de trilhas, gerido pelo Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio). O tamanho das parcelas varia em função do organismo de estudo, sendo baseado em uma linha central de 250 metros, que segue a curva de nível do terreno em relação à posição altimétrica do início da parcela (Fig. 2) (ver Magnusson *et al.* 2005).

Para as medidas de profundidade, fizemos a medida de profundidade utilizando o medidor de serrapilheira Marimon-Hay, por ser o método menos subjetivos para medidas comparativas desta variável (Marimon-Júnior & Hay 2008). Para cada parcela, fizemos medidas a cada cinco metros, sempre do lado esquerdo ao longo da linha central de 250 m, totalizando 51 pontos de medidas por parcela.

Para as medidas de massa seca acumulada no solo, fizemos cinco coletas por parcela, distantes 50 m entre si e a uma distância de 2 metros de cada bloco de experimento de emergência de plântulas. Demarcamos uma área correspondente a 60 x 40 cm, onde retiramos toda a camada de serrapilheira fina (folhas, restos reprodutivos e galhos com CAP < 2cm) presente no solo e acondicionamos, por uma semana, o material na estufa à 65°C.

Posteriormente realizamos a medida de massa seca por meio de uma balança eletrônica com precisão de 0.01.

Amostragem da emergência de plântulas

Realizamos a coleta dos dados de emergência de plântulas herbáceas em 30 parcelas, cobrindo uma área de 25 km² (Fig. 1). Em cada parcela montamos cinco blocos de experimentos distantes 50 m entre si. Cada bloco de experimento foi composto de um tratamento de exclusão de serrapilheira (E), onde retiramos toda a camada de serrapilheira; um tratamento controle (C), onde apenas demarcamos a área do tratamento e um tratamento de adição de serrapilheira (A), onde adicionamos o dobro de serrapilheira presente na área (Fig. 2). Para calcular o volume de serrapilheira presente na área, fizemos a média de profundidade de cinco pontos localizados nas arestas e no centro de cada tratamento de adição de serrapilheira. Com as medidas de profundidade e da área do tratamento, calculamos o volume de serrapilheira e, com auxílio de um medidor volumétrico, adicionamos o dobro de serrapilheira encontrada próximo ao tratamento de adição de serrapilheira.

Os tratamentos de serrapilheira distavam cerca de 2 m entre si e tinham uma área de 60 x 40 cm. Cada tratamento foi cercado por placas de PVC, para evitar a saída e entrada lateral de serrapilheira. Além disso, o tratamento de exclusão de serrapilheira localizava-se embaixo de um coletor de serrapilheira, com o objetivo de evitar a entrada vertical de serrapilheira. A área do coletor era de 0.25 m², e foi confeccionado com tela de nylon com malha de 1 mm, obstruindo parcialmente a passagem de luz, mas impedindo que uma camada de serrapilheira sobrepusesse o solo. O coletor foi esvaziado a cada mês, de modo que não houve acúmulo de folhas acima do tratamento durante muito tempo.

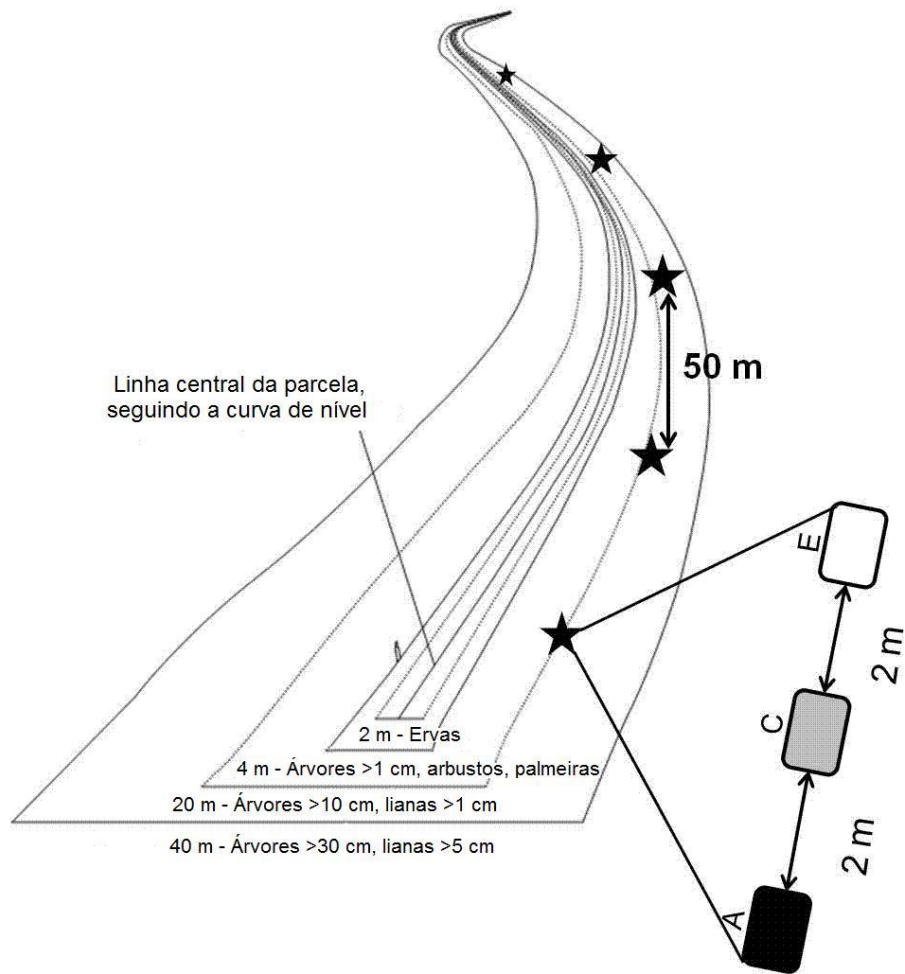


Figura 2. Modelo esquemático das 30 parcelas utilizadas no experimento de emergência de plântulas. Cada parcela possui 250 m de comprimento e segue a curva de nível do terreno. O tamanho da parcela varia em relação ao grupo taxonômico. As estrelas representam os pontos onde foram instalados os blocos de experimentos. A = Adição de serrapilheira; C = Controle; E = Exclusão de serrapilheira.

Durante o monitoramento de emergência de plântulas, que ocorreu entre dezembro de 2009 e setembro de 2010, marcamos todos os indivíduos com alguma parte vegetativa perceptível com plaquetas de alumínio de numeração contínua. As identificações contaram com a ajuda de especialistas nos grupos e de um banco de dados dos registros fotográficos. Aliado a isto, fizemos o acompanhamento do desenvolvimento dos indivíduos, o que permitiu segurança na identificação, da maior parte dos indivíduos, até o menor nível taxonômico.

Amostragem da frutificação

Para entender como o número de indivíduos produzindo frutos influenciava a emergência de plântulas dos grupos de propágulos médios e grandes, quantificamos o número

de indivíduos reprodutivos nas parcelas entre os meses de fevereiro a setembro de 2010. A área de amostragem representou uma faixa de cinco metros de cada lado da linha central da parcela, totalizando uma área de 250 x 10 m para cada parcela. Em agrupamentos monoespecíficos, possivelmente clonais, foram contados apenas os indivíduos com distância mínima de 50 cm. Utilizamos a presença de frutos em amadurecimento e maduros para contar número de indivíduos reprodutivos nas parcelas. Ao final da amostragem, somamos os dados mensais de produção de frutos para utilizarmos como covariável do modelo de emergência de plântulas oriundas de propágulos médios e grandes.

Tamanho dos propágulos

Definimos as categorias de tamanho dos propágulos baseando-se na relação do comprimento e largura das sementes, associado a medidas de massa seca descrito na literatura (Horvitz 1991) e em medidas que realizamos para *Monotagma spicatum* e *M. tomentosum*. Para as espécies que não possuíam descrição morfométricas na literatura utilizamos medidas aproximadas, baseada em observações de campo. Consideramos como propágulos pequenos todas as pteridófitas, propágulos médios as espécies com massa entre 0.001 e 0.06 g e propágulos grandes as espécies com massa seca maior que 0.06 g.

Análise dos dados

Para determinar a relação entre as variáveis topográficas e a quantidade de serrapilheira nas parcelas realizamos regressões lineares múltiplas, utilizando como preditor teor de argila e inclinação do terreno. No caso da profundidade da serrapilheira, fizemos análises separadas em função da estação do ano. Para as medidas de massa seca acumulada no solo, conduzimos as análises referentes apenas à estação chuvosa.

Utilizamos Análise de Covariância (ANCOVA), seguida do Teste de Tukey *a posteriori*, em dois modelos para analisar os efeitos da serrapilheira sobre a emergência absoluta e emergência de propágulos pequenos, médios e grandes. No primeiro modelo utilizamos apenas os tratamentos de serrapilheira como fator fixo e o teor de argila como covariável e as interações entre os tratamentos e o teor de argila neste modelo. O segundo modelo foi aplicado somente aos dados de emergência de propágulos médios e grandes (espécies com sementes) onde, além das variáveis incluídas no primeiro modelo, adicionamos o número acumulado de indivíduos frutificando nas parcelas como uma covariável. Além

disso, realizamos um teste de correlação entre o teor de argila e o número de indivíduos reprodutivos para avaliar se a emergência de plântulas apresentava relação causal com o teor de argila no solo ou complementada com a maior produção de frutos em determinado ambiente.

Realizamos todas as análises no ambiente estatístico R 2.10.1(2008), sendo utilizado o pacote vegan (Oksanen 2007) para realizar as padronizações.

Resultados

Relação entre a quantidade de serrapilheira e variáveis topográficas

A profundidade média da serrapilheira durante a estação chuvosa, não esteve relacionada com o teor de argila do solo, mas foi negativamente relacionada à inclinação do terreno ($R^2 = 0.1598$, $t = -2.268$, $P = 0.0316$, $n = 30$). Já durante a estação seca, a profundidade de serrapilheira não esteve relacionada com a inclinação do terreno ($t = -1.590$, $P = 0.123$, $n = 30$), e tampouco com o teor de argila no solo ($t = -0.385$, $P = 0.703$, $n = 30$).

A massa seca de serrapilheira acumulada no solo durante a estação chuvosa, não apresentou relação com o teor de argila ($t = -0.645$, $P = 0.524$, $n = 30$) e nem com a inclinação do terreno ($t = 0.114$, $P = 0.910$, $n = 30$). Apesar de não apresentar relação com estas variáveis topográficas, a massa seca acumulada no solo foi correlacionada com a profundidade média da serrapilheira na estação chuvosa (Fig. 3). Nesta estação, um aumento na massa seca de serrapilheira na área também representa um aumento na profundidade da serrapilheira, entretanto esta correlação não é capaz de explicar mais que 50 % da variação da profundidade da serrapilheira (Fig. 3).

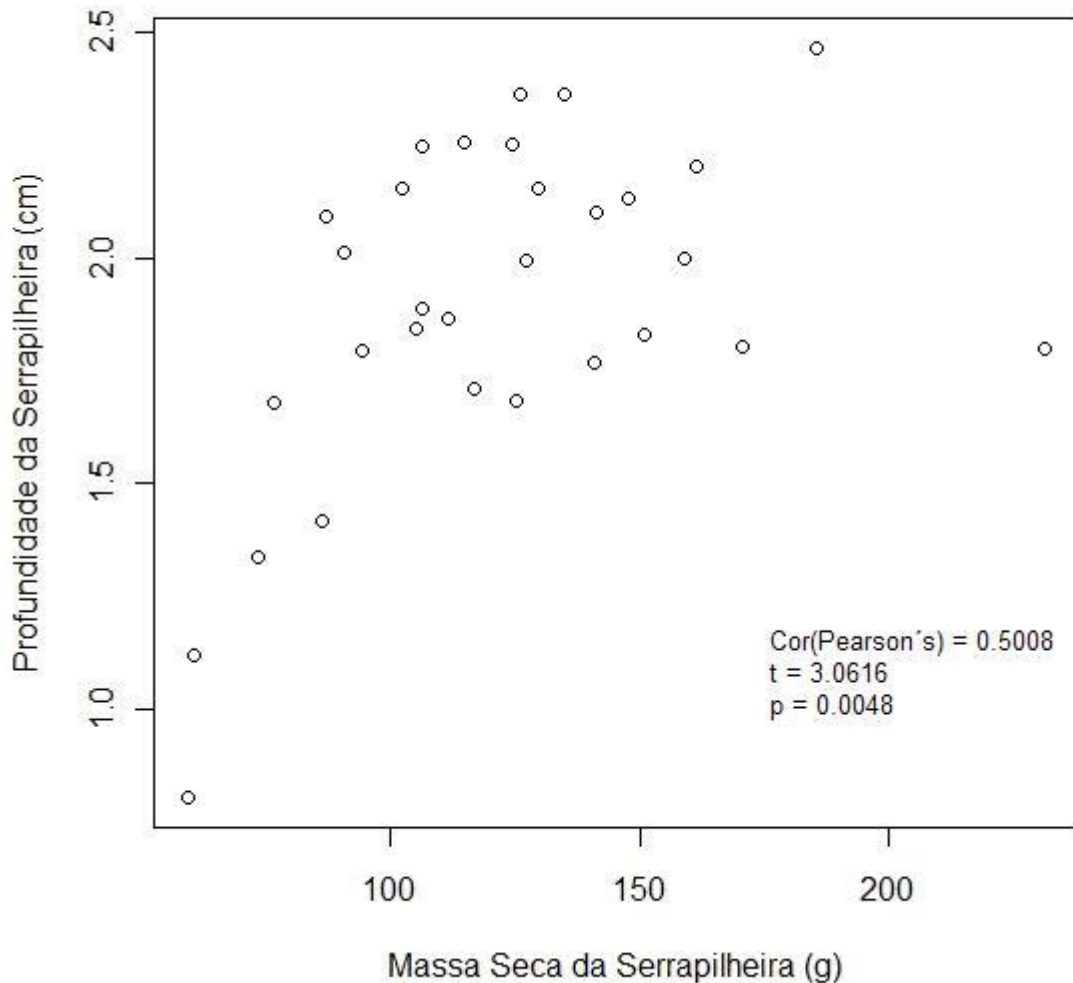


Figura 3. A correlação entre a profundidade e a massa seca média da serrapilheira durante a estação chuvosa. O gráfico mostra que o aumento na massa seca de serrapilheira na área também representa um aumento na profundidade da serrapilheira. N= 30.

Emergência Absoluta entre os Tratamentos

Durante 10 meses de monitoramento mensal emergiram um total de 281 indivíduos, pertencentes a 16 espécies herbáceas, de um total de 87 espécies descrito por Costa *et al.* (2005) (Tab. 1). Dentre estas, as espécies dos gêneros *Triplophyllum* e *Pariana* foram agrupadas nas análises como, respectivamente, *Triplophyllum* spp. e *Pariana* spp., devido a grande dificuldade de diferenciação entre plântulas congêneres.

Tabela 1. Lista das espécies e o número absoluto de plântulas emergentes nos tratamentos de serrapilheira. Os tamanhos dos propágulos foram categorizados em pequenos ($P < 0.0001$), médios ($0.001 < M < 0.06$) e grandes ($G > 0.06$) baseado na massa seca dos propágulos de cada espécie. A = Adição de Serrapilheira; C = Controle; E = Exclusão de Serrapilheira. (*) Espécies com medidas morfométricas baseada em observações de campo.

Espécies	Família	Tamanho do Propágulo	Comprimento (mm)	Largura (mm)	Massa Seca estimada (g)	Tratamentos		
						A	C	E
<i>Lindsaea lancea</i> var. <i>lancea</i>	Dennstaedtiaceae	P	-	-	0.0001	0	3	1
<i>Lindsaea lancea</i> var. <i>falcata</i>	Dennstaedtiaceae	P	-	-	0.0001	0	0	1
<i>Trichomanes pinnatum</i>	Hymenophyllaceae	P	-	-	0.0001	13	26	39
<i>Selaginella pedata</i>	Selaginellaceae	P	-	-	0.0001	0	10	4
<i>Triplophyllum</i> spp.	Tectariaceae	P	-	-	0.0001	20	18	91
<i>Cyperaceae</i> sp1*	Cyperaceae	M	1.5	0.5	0.005	2	1	1
<i>Pariana</i> spp.*	Poaceae	M	2	1.5	0.01	0	6	1
<i>Monotagma spicatum</i>	Marantaceae	M	8.2	2.2	0.058	3	5	3
<i>Rapatea paludosa</i> *	Rapataceae	M	1.5	1.5	0.008	2	2	10
<i>Costus</i> aff <i>scaber</i> *	Costaceae	G	9	8	0.1	0	0	1
<i>Heliconia acuminata</i> *	Heliconiaceae	G	8	6	0.1	0	2	5
<i>Calathea zingiberina</i>	Marantaceae	G	11.5	8.8	0.295	1	0	0
<i>Calathea hopikinsii</i>	Marantaceae	G	9	9	0.2	2	0	0
<i>Marantaceae</i> sp1*	Marantaceae	G	6	6	0.08	1	0	0
<i>Monotagma vaginatum</i>	Marantaceae	G	12	4	0.15	1	0	2
<i>Monotagma tomentosum</i>	Marantaceae	G	11.3	3.6	0.13	0	0	4

O número absoluto de plântulas emergentes variou tanto entre os tratamentos com diferentes quantidades de serrapilheira quanto em relação ao teor de argila no solo (Tab. 2). O número absoluto de plântulas emergentes no tratamento de exclusão de serrapilheira foi 2.2 vezes maior que no controle e que 3.6 vezes maior que na adição de serrapilheira (Fig. 5a), além de ser maior em áreas com maior teor de argila. No entanto, não houve diferenças significativas entre os tratamentos de adição de serrapilheira e o controle (Fig. 5a).

Tabela 2. Efeito da quantidade de serrapilheira (experimentalmente manipulada), do teor de argila no solo, do tamanho dos propágulos e da interação entre os tratamentos e o teor de argila sobre o número de plântulas herbáceas emergentes e o número de indivíduos frutificando nas parcelas. A tabela mostra os resultados de uma ANCOVA com 30 repetições dos tratamentos de serrapilheira. O teor de argila é um fator independente dos tratamentos.

Efeitos	Estatísticas		
	F	P	R ²
Emergência Absoluta	-	-	0.163
Tratamentos	58.138	0.0042	-
Teor de Argila	47.979	0.0309	-
Tratamentos*Teor de argila	11.694	0.3155	-
Propágulos Pequenos	-	-	0.187
Tratamentos	46.875	0.0116	-
Porcentagem de Argila	100.076	0.0021	-
Tratamentos*Teor de argila	20.411	0.1362	-
Propágulos Médios	-	-	0.130
Tratamentos	0.8422	0.4343	-
Porcentagem de Argila	112.442	0.0012	-
Número indivíduos frutificando	214.329	0.00001	-
Tratamentos*Teor de argila	0.1738	0.8407	-
Propágulos Grandes	-	-	0.367
Tratamentos	19.742	0.1451	-
Porcentagem de Argila	49.597	0.0285	-
Número indivíduos frutificando	261.271	0.0001	-
Tratamentos*Teor de argila	31.851	0.0464	-

A interação entre os tratamentos e o teor de argila para o grupo de propágulos grandes foi significativa, sendo que há uma tendência de maior emergência em áreas com baixo teor de argila (Fig. 4). Neste caso, houve uma relação significativa entre o número de plântulas emergentes com o teor de argila nos tratamentos de exclusão de serrapilheira, não sendo observados tal relação nos tratamentos de adição de serrapilheira e controle (Fig. 4).

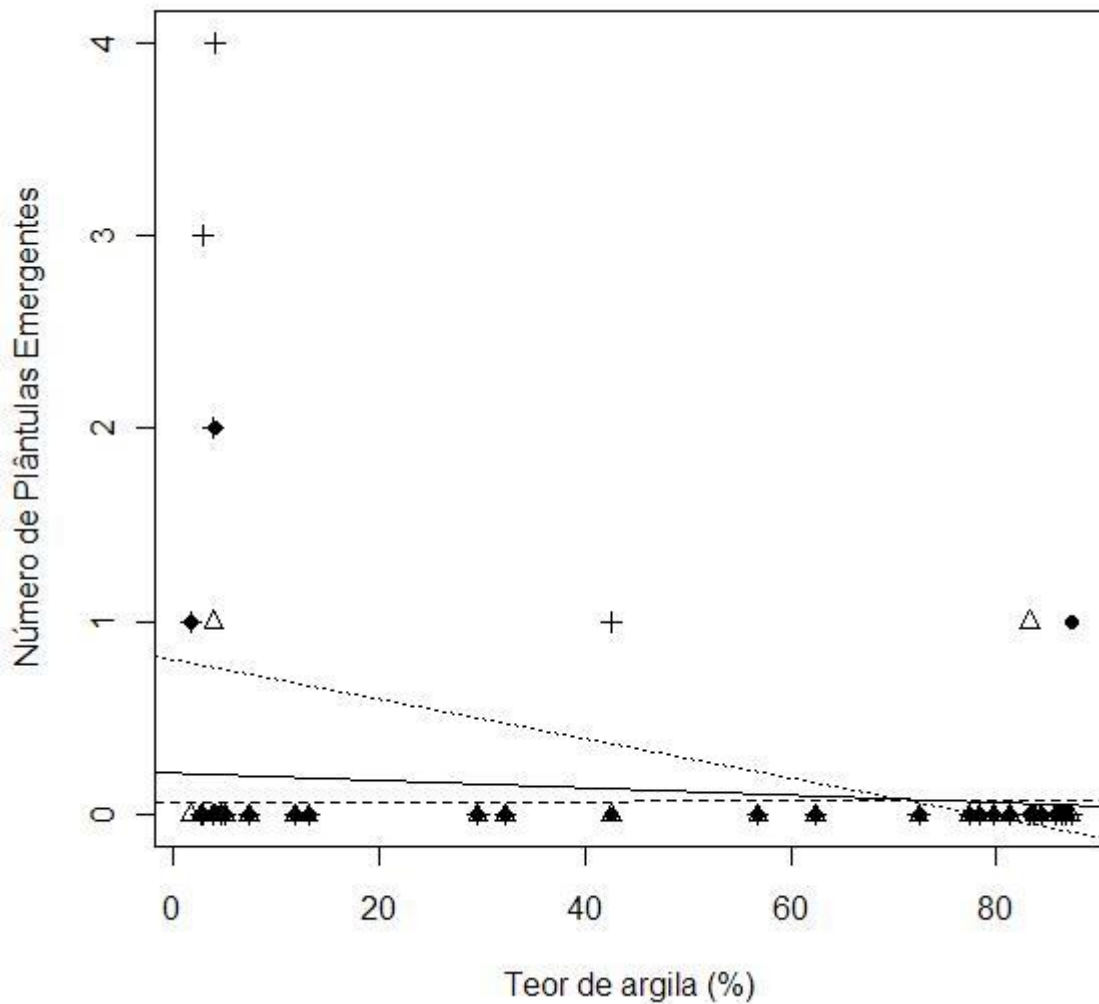


Figura 4. Regressão simples entre o número absoluto de plântulas emergentes de propágulos grandes em relação ao teor de argila nos tratamentos de adição de serrapilheira (●), controle (Δ) e exclusão de serrapilheira (+). Linhas representam o ajuste mais parcimonioso da regressão entre o número de plântulas emergentes e o teor de argila no solo. Adição de serrapilheira (—, ns); Controle (---, ns) e Adição de serrapilheira (····, *). ns= Não significativo; * < 0.05 .

Emergência de plântulas de acordo com o tamanho dos propágulos

Os padrões de emergência de plântulas herbáceas foram diferentes em função do tamanho de seus propágulos. Para propágulos pequenos (grupo que inclui somente pteridófitas) a emergência de plântulas diferiu em função do teor de argila e entre os tratamentos de serrapilheira (Tab. 2), sendo maior nos tratamentos de exclusão de serrapilheira em comparação com o tratamento de adição. Entretanto não houve diferenças

significativas entre a exclusão de serrapilheira e o controle ou entre o controle e o tratamento de adição de serrapilheira (Fig. 5b).

Para propágulos médios e grandes, o número de plântulas emergentes não variou entre os tratamentos, mas foi negativamente relacionado com o teor argila no solo (Tab. 2). O número de plântulas emergentes de propágulos médios e grandes (espécies com sementes) também aumentou em função do número de indivíduos reprodutivos encontrados na área do experimento (Tab. 2). Já o número de indivíduos frutificando na área variou em função do teor de argila para espécies com sementes médias, mas não para sementes grandes (Fig. 6 a,b). A produção de propágulos médios, dada pelo número de indivíduos frutificando, foi maior em parcelas com baixos teores de argila, caindo drasticamente em áreas com um teor de argila mais elevado (Fig. 6a).

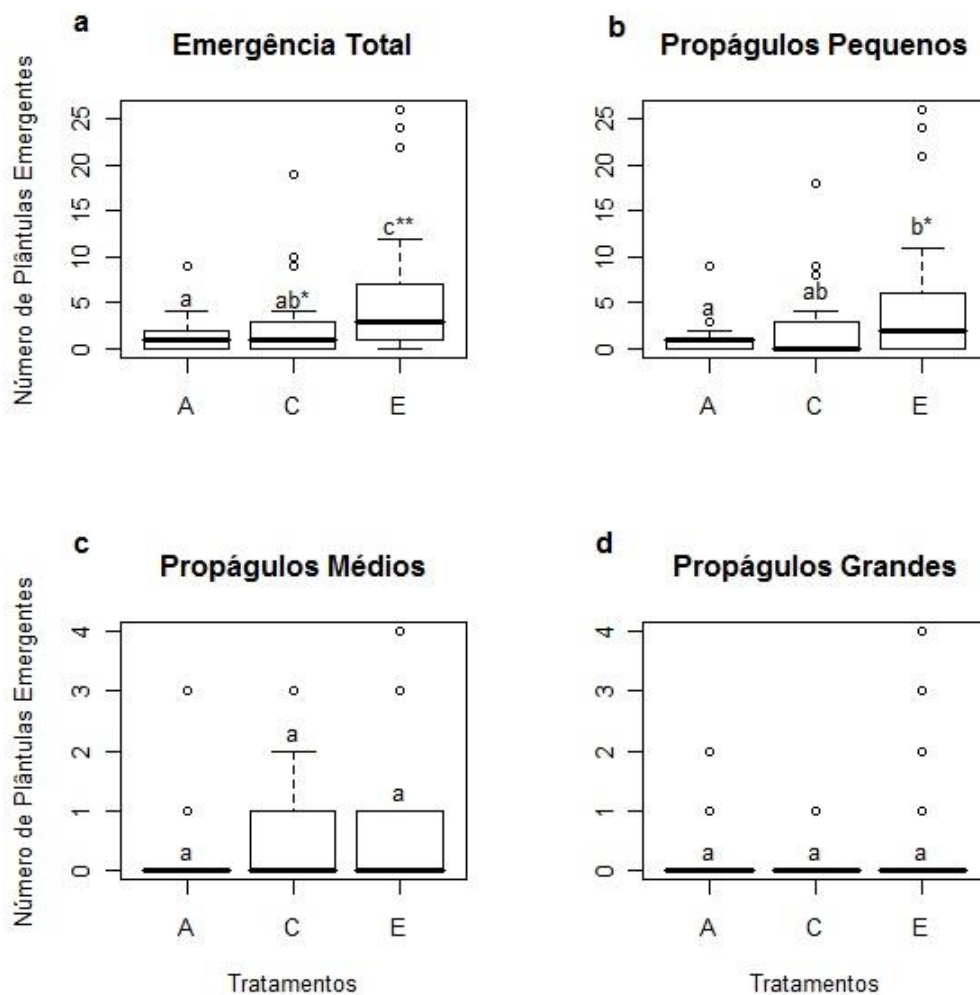


Figura 5. Diferenças no número de plântulas emergentes entre os tratamentos de serrapilheira. Os gráficos descrevem a relação entre emergência de plântulas herbáceas (em números absolutos) e os tratamentos da serrapilheira para o conjunto de todas as espécies (a) e para o agrupamento de espécies com propágulos

pequenos (todas as pteridófitas) (b), propágulos médios (sementes de 0.005 à 0.05 g) (c) e propágulos grandes (sementes ≥ 0.06 g) (d). A mediana (linhas horizontais dentro das caixas) e a variação no número de plântulas emergentes são mostradas. A = Adição de Serrapilheira, C = Controle, E = Exclusão de Serrapilheira. Letras diferentes indicam tratamentos com médias significativamente diferentes. * < 0.05 ; ** < 0.01 .

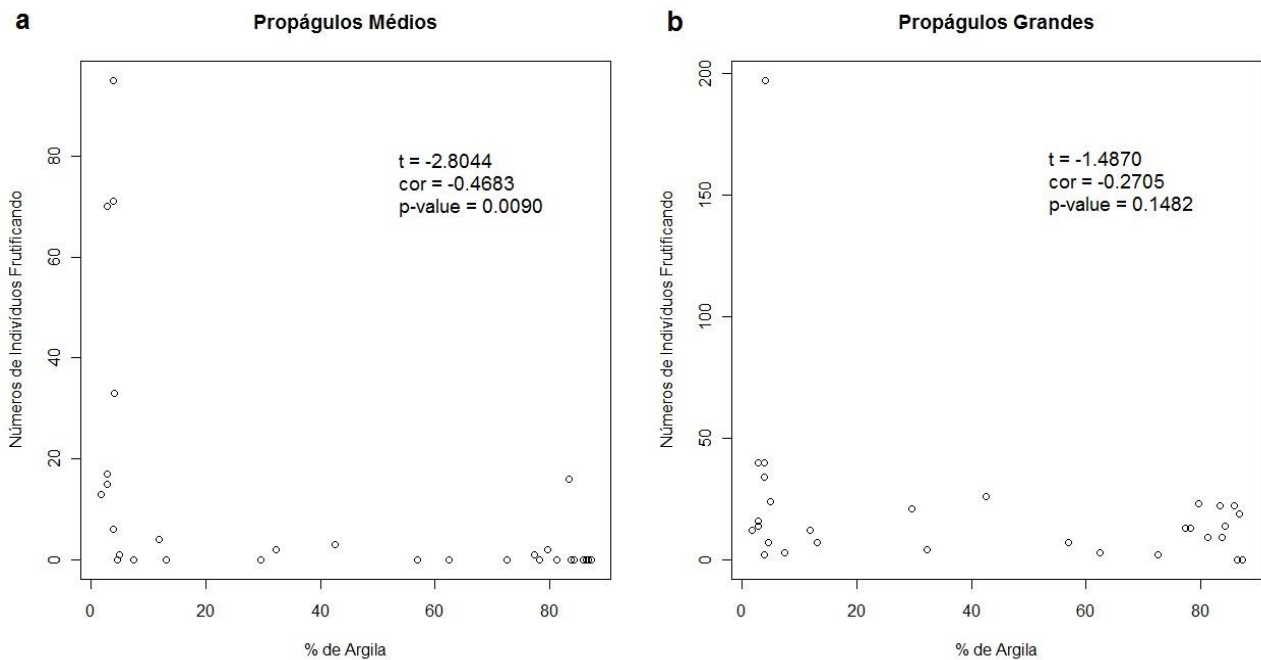


Figura 6. Relação entre o número de indivíduos frutificando e a teor de argila no solo para espécies com propágulos médios (a) e propágulos grandes (b).

Discussão

Relação entre a quantidade de serrapilheira e variáveis topográficas

A quantidade de serrapilheira é regulada principalmente pela produção de serrapilheira e taxa de decomposição (Olson 1963, Facelli & Pickett 1991a). Locais com fertilidade do solo mais elevado apresentam taxas de decomposição mais elevada (Takyu *et al.* 2003). Na Amazônia Central, locais com teor de argila mais elevado são reconhecidos por apresentarem maior fertilidade (Luizão *et al.* 2004). Desse modo, era esperado que locais com maior concentração de argila apresentassem menor quantidade de serrapilheira, tanto em relação à profundidade quanto em relação à massa seca acumulada. Entretanto tal relação não foi observada nas estações chuvosa, onde a disponibilidade hídrica não seria um fator limitante na reprodução de fungos decompositores (Braga-Neto *et al.* 2008). Outro fator que poderia

explicar a ausência de relação entre o teor de argila e a quantidade de serrapilheira são diferenças na composição de espécies entre os ambientes com diferenças na inclinação e na concentração de argila (Castilho *et al.* 2006). Entretanto, a decomposição da serrapilheira grossa (galhos e troncos > 2 cm) não difere com relação à composição de espécies e tampouco com o teor de argila (Toledo 2009). Dessa forma, sugerimos que áreas com maior teor de argila apresentam uma taxa de decomposição mais acelerada que áreas mais baixas, sendo que há uma maior queda de serrapilheira em áreas com teor de argila mais elevado. Assim a vantagem de uma taxa de decomposição mais elevada e, conseqüentemente, a tendência de menor quantidade de serrapilheira em áreas com maior teor de argila seria contrabalanceada por uma maior produção de serrapilheira nestes ambientes.

Com relação à maior inclinação do terreno, encontramos uma relação negativa com a profundidade da serrapilheira, possivelmente por favorecer o carregamento de folhas caídas via circulação de vento ou chuva. Este resultado está de acordo com a hipótese de Costa (2006) que apontou o menor acúmulo de serrapilheira em áreas inclinadas como responsável pelos padrões de maior riqueza e abundância de pteridófitas em áreas inclinadas. Já a massa seca acumulada na estação chuvosa não apresentou relação com a inclinação e teor de argila do terreno, possivelmente, possivelmente por estar ligada mais intimamente com a densidade da serrapilheira que pro variáveis topográficas.

Já na estação seca, não houve relação entre profundidade da serrapilheira e o teor de argila e inclinação do terreno. Este resultado sugere que a maior queda de serrapilheira nesta época supera o efeito do carregamento em áreas inclinadas, devido à recorrente entrada de serrapilheira. Este resultado juntamente com os dados obtidos no experimento de emergência de plântulas pode indicar um padrão temporal de emergência de plântulas herbáceas, especialmente pteridófitas, que produzem esporos continuamente e não dependem de agentes bióticos para a dispersão (Page 2002). Na estação seca a quantidade acumulada no solo e a queda de serrapilheira são maiores o que diminui áreas de solo exposto, que são microsítios mais favoráveis para emergência deste grupo de plântulas herbáceas conforme indicado pelos resultados obtidos neste estudo. Além disso, a disponibilidade hídrica neste período decresce muito (Becker *et al.* 1988), o que pode atuar como evento supressor para o estabelecimento de muitas espécies de pteridófitas (Page 2002).

Quanto a correlação entre as medidas de serrapilheira, era esperado que quanto maior a massa seca, maior a profundidade da serrapilheira. A profundidade e massa seca acumulada na área estão correlacionadas, entretanto há locais onde tal correlação não é observada. Nestes casos, tanto a densidade quanto o tamanho das folhas provavelmente foram responsáveis por

tal variação. Folhas grandes tendem a realizar dobramentos quando secam o que gera uma medida de profundidade mais elevada que a massa seca correspondente. O mesmo ocorre com folhas mais densas que não apresentam a correspondência de profundidade.

Emergência total de plântulas emergentes

O número total de plântulas emergentes foi maior no tratamento de exclusão de serrapilheira em relação aos tratamentos controle e adição de serrapilheira (Fig. 5). Nossos resultados apontam que serrapilheira pode exercer um papel restritor para a emergência de plantas herbáceas nas quantidades encontradas naturalmente na floresta, aqui representadas pelo tratamento controle. A adição de mais serrapilheira não causou uma inibição mais forte do que a gerada pelas quantidades naturais. O fato de todos os propágulos das espécies herbáceas aqui estudadas apresentarem uma massa considerada pequena (< 0.5 g) é a explicação mais plausível para este padrão. A massa do propágulo é diretamente relacionada à quantidade de reservas energéticas necessária para o estabelecimento inicial (Westoby et al. 1996; Leishman *et al.* 2000; Moles & Westoby 2002). Dessa forma, nossos resultados estão de acordo com a hipótese de que a serrapilheira representa uma barreira física impeditiva para o processo de emergência de plântulas oriundas de propágulos pequenos (Sydes & Grime 1981; Facelli & Pickett 1991a; Xiong & Nilsson 1999; Jensen & Gutkunst 2003).

Emergência de plântulas de acordo com o tamanho dos propágulos

Propágulos pequenos

As diferenças no tamanho dos propágulos, mesmo para este grupo de espécies considerado de propágulos pequenos, determinaram diferentes respostas entre aos tratamentos de serrapilheira e ao teor de argila no solo. Para espécies com propágulos muito pequenos, que inclui somente pteridófitas, a exclusão de serrapilheira causou um aumento significativo da emergência de plântulas em relação ao tratamento de adição de serrapilheira. O fato dos esporos das pteridófitas possuírem uma massa muito pequena ($<10^{-4}$ g) pode representar uma limitação para a emergência em áreas com alguma barreira física, tal como a serrapilheira. Dessa forma, áreas sem serrapilheira representariam microsítios favoráveis para a emergência de plântulas com propágulos pequenos.

Tais resultados, juntamente com a significativa diminuição da profundidade média da serrapilheira em áreas inclinadas, estão de acordo com a hipótese de Costa (2006), que atribui à menor quantidade de serrapilheira nas áreas inclinadas a causa da maior riqueza e abundância de pteridófitas nestas áreas.

Este padrão deve ser ainda reforçado pelo sistema de circulação local de ventos observado na Amazônia Central. Em um estudo recente sobre o deslocamento de CO₂ no dossel e subbosque da floresta, Tóta (2009) observou um fluxo direcional de vento em direção às áreas inclinadas. Segundo este trabalho, há uma convergência no fluxo de vento durante o dia de áreas mais elevadas para o baixio e durante a noite para as áreas mais inclinadas. Dessa forma, áreas mais elevadas e áreas mais baixas do relevo poderiam ser áreas fonte de esporos de espécies que seriam carregados até áreas mais inclinadas. Pode-se esperar que pteridófitas comuns em áreas elevadas não consigam se estabelecer em áreas mais baixas, e espécies comuns em baixios teriam uma elevada mortalidade pós-emergência em áreas elevadas, associada à menor disponibilidade hídrica (Poulsen & Nielsen 1995; Hodnett *et al.* 1997; Daws *et al.* 2005). No geral, o ambiente com as condições mais favoráveis levando-se em consideração o papel da dispersão e microsítios favoráveis seriam áreas inclinadas. Assim, como um refinamento à hipótese de que as áreas inclinadas representam melhores sítios de estabelecimento para pteridófitas, por terem menos serrapilheira, propõe-se que exista uma conjunção entre a menor quantidade de serrapilheira nas áreas inclinadas e uma maior deposição de esporos vinda de outras partes do relevo.

Propágulos médios e grandes

Apesar de propágulos médios (0.005 à 0.05 g) e grandes (> 0.06 g) não apresentarem diferenças na emergência de plântulas entre os tratamentos de serrapilheira (Fig. 5c,d), foram negativamente relacionados ao teor de argila no solo (Tab. 2). Apesar de locais mais elevados serem os argilosos e apresentarem uma fertilidade relativamente maior (Chauvel *et al.* 1987), a emergência foi maior nos ambientes menos férteis. Isto contraria estudos que apontam o teor de nutrientes no solo como associado à maior emergência de plântulas (Herrera 2002). Nossos resultados mostram que a quantidade de indivíduos reprodutivos na área teve significativa importância na probabilidade de emergência das plântulas tanto de propágulos médios quanto de propágulos grandes, e o número de plantas produzindo propágulos médios também foi maior em áreas mais arenosas. Assim, o controle da germinação e estabelecimento inicial de plantas herbáceas com propágulos médios e grandes parece estar ligado diretamente à

disponibilidade de fontes de propágulos. Indiretamente, o controle pode estar ligado à disponibilidade hídrica no solo, que é maior nas áreas arenosas e baixas, e deve permitir melhor desenvolvimento e especialmente melhor reprodução deste grupo de espécies herbáceas. Estes resultados estão de acordo com o padrão de maior abundância e cobertura de Marantaceae, Poaceae e Cyperaceae nas áreas arenosas e baixas, observados no mesmo local deste estudo (Costa 2006).

Estes resultados também estão de acordo com a hipótese de que espécies herbáceas possuem dispersão limitada a curtas distâncias (Ehrlén & Eriksson 2000). Apesar do potencial de algumas espécies serem dispersas por aves, tal como o observado para *Heliconia acuminata* (Uriarte *et al.* 2010) e várias espécies de Marantaceae (Horvitz 1991), os resultados sugerem que microsítios favoráveis mesmo quando disponíveis não garantem a ocupação por espécies destes grupos de sementes, sugerindo que há forte limitação de dispersão (Duncan *et al.* 2009). Isso fica mais evidente quando observamos que a densidade local de indivíduos reprodutivos causa um significativo incremento na emergência de plântulas, tanto para espécies com propágulos médios quanto grandes. Em estudos na Costa Rica com Marantaceae, Horvitz & Schemske (1986) observaram que padrões de dispersão por formigas, o que pode causar este efeito de dispersão limitada dependente de indivíduos reprodutivos na área. Uma grande parte das espécies de Marantaceae encontradas na Reserva Ducke se ajusta à síndrome de dispersão por formigas, conforme descrita por Horvitz 1991, e observações diretas em campo (Costa, *comunicação pessoal*) mostram que sementes de espécies que potencialmente são dispersas por morcegos tem dispersão secundária por formigas. Desse modo, um padrão de dispersão a curta distância associado melhores condições de estabelecimento em locais mais úmidos parece ser a explicação mais provável para o padrão de emergência de propágulos médios e grandes.

Embora a ausência de efeito da serrapilheira para este grupo de espécies esteja de acordo com outras observações é necessário considerar a escala temporal utilizada neste estudo. É bem provável que algumas das espécies amostradas possuam algum tipo de dormência. Por meio de um experimento em condução, observamos que mesmo após 182 dias cerca de 57 % das sementes de *Monotagma spicatum* permanecem viáveis, enquanto cerca de 63% das sementes de *M. tomentosum* permanecem viáveis. Dessa forma, a continuação do presente estudo por um período mais prolongado poderá fornecer dados mais conclusivos sobre a consistência dos padrões encontrados para estes grupos de propágulos.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao CNPQ pela concessão da bolsa ao primeiro autor; a R.A. Azevedo, C.E. Barbosa, C.G. Freitas pela ajuda no campo; aos inúmeros revisores que contribuíram para a finalização deste trabalho.

Referências Bibliográficas

- 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.
- Benitez-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.
- Braga-Neto, R.; Luizão, R.C.C.; Magnusson, W.E.; Zuquim, G. & Castilho, C.V. 2008. Leaf litter fungi in a Central Amazonian forest: the influence of rainfall, soil and topography on the distribution of fruiting bodies. **Biodiversity and Conservation** **17**: 2701-2712
- Castilho, C.V.; Magnusson, W. E.; Araújo, R.N.O.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Lima, A.P. & Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian forest: effects of soil and topography. **Forest Ecology and Management** **234**:85-96.
- Chauvel, A.; Lucas, Y. & Boulet, R., 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, central mazonia, 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.
- 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.
- 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.
- Duivenvoorden, J.F.; Svenning, J.-C.; Wright, S.J. 2002. Beta diversity in tropical forests. **Science** **295**: 636-637.
- Duncan, R.P.; Diez, J.M.; Sullivan, J.J.; Wangen, S. & Miller, A.L. 2009. Safe sites, seed supply, and the recruitment function in plant populations. **Ecology** **90**: 2129-2138.
- Duque, A., Sánchez, M., Cavelier, J. & Duivenvoorden, J.F. 2002. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. **Journal of Tropical Ecology** **18**: 499-525.
- Éhrlen, J. & Eriksson, O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. **Ecology** **81**: 1667-1674.
- Eriksson, O; Éhrlen, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. **Oecologia** **91**: 360-364.

- 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.
- 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.
- 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. Chances in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **75**: 1-34.
- Givnish, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. **Journal of Ecology** **87**: 193-210.
- 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.
- Herrera, C. M. 2002. Correlated evolution of fruit and leaf size in bird-dispersed plants: species-level variance in fruit traits explained a bit further? **Oikos** **97**: 426-432.
- Hodnett, M.G; Vendrame, I.; Marques-Filho, A.D.O.; Oyama, M.D. & Tomasella, J. 1997. Soil water storage and groundwater behavior in a catenary sequence beneath Forest in

- central Amazônia: I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. **Hydrology and Earth System Sciences 1**: 265-277.
- Horvitz, C.C. 1991. Light environments, stage structure and dispersal syndromes of Costa Rican Marantaceae. *In.*: **Ant-Plant Interactions**, ed. C.R. Huxley and D.F. Cutler, pp.463-485. Oxford University Press. New York.
- Horvitz, C.C. & Schemske. 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.
- Hurt, 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.
- Jensen, K. & Gutkunst, 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.
- 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. *In.*: **Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities**. Ed. M. Fenner. 31-58 pp. 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**: 592-600.

- Luizão, F.J. & Schubart, H.O.R. 1987. Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia. **Experientia** **43**: 259-265.
- 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.
- Michiles, E.M.S. & Marques-Filho, A.O. **Variações climáticas em Manaus.** em preparação.
- 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.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution** **15**: 278-285.
- Oksanen, J. 1983. Ordination of boreal heath-like vegetation with principal component analysis, correspondence analysis and multidimensional scaling. **Vegetatio** **52**; 181–189
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology** **44**: 322-331.

- 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.
- Poulsen, A.D.; Tuomisto, H. & Balslev, H. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. **Biotropica 38**:468–478.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org>.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. **The American Naturalist 111**: 376-381.
- 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.
- 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. 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 Review 81**: 1-31.
- 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.

- Swenson, N.G.; Anglada-Cordero, P. & Barone, J.A. 2011. Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Proceedings the Royal Society Biological Sciences** **278**: 877-884.
- 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.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy Science of the United States of America** **101**: 10854-10861.
- Toledo, J.J.; Magnusson, W.E. & Castilho, C.V. 2009. Influence of soil, topography and substrates on differences in Wood decomposition between one-hectare plots in lowland tropical moist Forest in Central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology** **25**: 649-656.
- 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. 2006. Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia: implications for coexistence and speciation. **Ecography** **29**: 273-284.
- 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. & Poulsen, A.D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. **Journal of Vegetation Science** **11**: 383-396.
- 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.
- Vormisto, J.; Svenning, J-C.; Hall, P. & Balslev, H. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. **Journal of Ecology** **92**: 577-588.
- 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.
- Wright, 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. 1997. Dynamics of leaf litter accumulation and its effects on riparian vegetation: a review. **The Botanical Review** **63**: 240-264.
- Xiong, S. & Nilsson, C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. **Journal of Ecology** **87**: 984-994.

Zilio, T. & Condit, R. 2007. The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. **Oikos** **116**: 931-940.

Zuquim, G.; Costa, F.R.C.; Prado, J. & Braga-neto, R. 2008. 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.