

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS – UFAL**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E**  
**CONSERVAÇÃO NOS TRÓPICOS/PPG-DIBICT**

**JOSÉ ATANÁSIO DE OLIVEIRA NETO**

**BIOGEOGRAFIA FUNCIONAL DE SEMENTES DE GÊNEROS ARBÓREOS DE**  
**TERRA FIRME DA AMAZÔNIA**

Maceió – AL  
Fevereiro / 2014

**JOSÉ ATANÁSIO DE OLIVEIRA NETO**

**BIOGEOGRAFIA FUNCIONAL DE SEMENTES DE GÊNEROS ARBÓREOS DE  
TERRA FIRME DA AMAZÔNIA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

Orientadora: Dra. Ana Cláudia Mendes Malhado

Coorientador: Dr. Richard James Ladle

Maceió - AL

Fevereiro / 2014

**Catálogo na fonte**  
**Universidade Federal de Alagoas**  
**Biblioteca Central**  
**Divisão de Tratamento Técnico**  
**Bibliotecário: Valter dos Santos Andrade**

O48b Oliveira Neto, José Atanásio de.  
Biogeografia funcional de sementes de gêneros arbóreos de terra firme da Amazônia / José Atanásio de Oliveira Neto. – 2014.  
64 f. : il.

Orientador: Ana Cláudia Mendes Malhado.

Co-Orientador: Richard James Ladle.

Dissertação (mestrado em Diversidade Biológica e Conservação) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Maceió, 2014.

Inclui bibliografia e apêndices.

1. Amazônia - Sementes. 2. Traços funcionais. 3. GBIF. 4. Fabaceae.  
5. Hipótese do recrutamento. I. Título.

CDU: 581.141

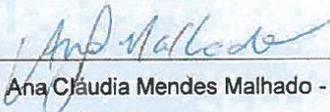
Folha de aprovação

José Atanásio de Oliveira Neto

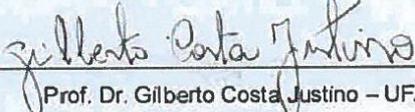
BIOGEOGRAFIA FUNCIONAL DE SEMENTES DE GÊNEROS  
ARBÓREOS DE TERRA FIRME DA AMAZÔNIA

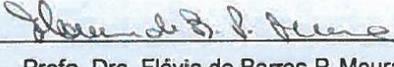
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

Dissertação aprovada em 19 de fevereiro de 2014.

  
\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Ana Claudia Mendes Malhado - UFAL  
Orientadora

  
\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Juliana Stropp Carneiro – JCR/Itália  
(membro titular)

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Gilberto Costa Justino – UFAL  
(membro titular)

  
\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Flávia de Barros P. Moura – UFAL  
(membro titular)

MACEIÓ - AL  
Fevereiro / 2014

*À minha família, especialmente aos meus pais, Argemiro Cândido da Silva e Maria  
do Socorro Atanásio da Silva.*

## **AGRADECIMENTOS**

*A Deus, por me manter sempre firme em meus propósitos e por me ajudar a concluir mais uma etapa da minha vida.*

*Aos meus pais, por todo amor, apoio e incentivo e por tudo que fizeram e fazem por mim.*

*Aos meus irmãos, que mesmo estando longe, sei que torcem muito pelo meu sucesso, tomando-o para si mesmos.*

*À minha orientadora Ana Cláudia M. Malhado, pelo exemplo de profissional e ser humano. Por todo o amadurecimento que ela me proporcionou ao longo destes dois anos. Pela compreensão nos momentos difíceis e pelo exemplo que procurarei sempre seguir.*

*Ao meu co-orientador Richard J. Ladle, pelas contribuições valiosas dadas ao meu trabalho.*

*Aos professores Gilberto Costa Justino, Flávia Moura e Juliana Stropp, por fazerem parte da minha banca de avaliação continuada, apresentando sugestões essenciais para o andamento da pesquisa.*

*Aos meus colegas da pós – graduação, por toda a amizade, conversas, conselhos, ajuda e pelos momentos de descontração.*

*À minha amiga Aninha, pelo carinho, amizade, conselhos, conversas e principalmente pelas risadas maravilhosas nos momentos difíceis.*

*Aos meus amigos e companheiros de apartamento, Ruan Faquim, Carol Vilas Boas e Anyelet Aguilar, pela amizade, companheirismo, risadas e desabafos nas horas de desânimo.*

*Às meninas do grupo de pesquisa de Interação Atmosfera – Biosfera da Universidade Federal de Viçosa, pelos dados abióticos do BIOCLIM.*

*A todos os meus amigos, os antigos e os novos, pelas risadas, conversas, conselhos e companheirismo.*

*À Melânia Pedrosa e Julliene Gonçalves, secretárias do mestrado, por toda a ajuda dispensada.*

*Aos professores do programa de Pós – Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, pelos conhecimentos transmitidos.*

*À CAPES, Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela*

*concessão da bolsa de mestrado.*

*Ao CNPq, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pelo  
financiamento do projeto de pesquisa.*

*A todos que contribuíram direta ou indiretamente com a realização desse projeto.*

***Agradeço***

## RESUMO

Ao longo do processo evolutivo, o tamanho da semente pode ter sido influenciado por uma ampla gama de fatores, tais como estratégia de dispersão e de germinação, grau de competição entre as mudas e as limitações impostas por uma forma de crescimento particular e do ambiente biofísico prevalecente. Apesar da complexidade e interação natural dessas forças, a variação sistemática em massa de sementes tem sido observada em escala macrogeográfica em relação à latitude, à produtividade primária líquida, temperatura, precipitação e índice de área foliar. Aqui, usamos uma combinação de registros do GBIF, dados climáticos de BIOCLIM e classes de tamanho de sementes derivadas da literatura para investigar possíveis relações entre o tamanho da semente e variáveis biofísicas em gêneros de árvores da floresta Amazônica. Especificamente, testamos a hipótese que o tamanho da semente tem associações com a precipitação, temperatura e sazonalidade. Como previsto, gêneros de árvore com sementes muito pequenas foram associados com menores precipitações, temperaturas mais baixas e maior sazonalidade, os padrões opostos foram observados para árvores com sementes grandes. Estas correlações permaneceram quando a família Fabaceae, numericamente dominante e ecologicamente especializada, foi removida das análises. Nossos resultados são amplamente consistentes com a "hipótese de recrutamento", que prevê que sementes grandes têm uma vantagem competitiva em florestas densas de dossel fechado.

**Palavras-chave:** Sementes Amazônicas. Traços funcionais. GBIF. Fabaceae. Hipótese do Recrutamento.

## ABSTRACT

The optimal size for a seed is influenced by wide range of factors, such as dispersal strategy, germination strategy, degree of competition among seedlings, the constraints imposed by a particular growth form and the prevailing biophysical environment. Despite the complexity and interacting nature of these forces, systematic variation in seed mass has been observed at a macrogeographic scale in relation to latitude, net primary productivity, temperature, precipitation, and leaf area index. Here, we use a combination of GBIF records, climatic data from BIOCLIM and seed size categories derived from the literature to investigate potential relationships between seed size and biophysical variables at the biome scale in Amazon forest tree genera. Specifically, we tested the hypotheses that seed size would show associations with precipitation, temperature and seasonality. As predicted, tree genera with very small seeds were associated with lower precipitation, lower temperatures and higher seasonality, the opposite patterns being observed for trees with large seeds. These correlations remained when the numerically dominant (and ecologically specialised) Fabaceae were removed from the analysis. Our results are broadly consistent with the 'recruitment hypothesis', which predicts that large seeds have a competitive advantage in closed canopy forest vegetation.

**Key-words:** Amazonian Seeds. Functional traits. GBIF. Fabaceae. Recruitment hypothesis.

## LISTA DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| Figura 1 – Região Amazônica, área de estudo deste trabalho.....   | 17 |
| Figura 2 – Precipitação média anual (mm) na Amazônia entre o período de 1960 – 1998..   | 19 |
| Figura 3 – Sementes de diversas espécies da Floresta Amazônica.....   | 25 |
| Figura 4 – Principais partes que compõem a semente.....   | 26 |
| Figura 5 – Desempenho do tamanho da semente sob variadas condições ambientais.....  | 30 |
| Figura 6 – Registros de ocorrência dos indivíduos recuperados do GBIF por toda a bacia Amazônica.....   | 35 |
| Figura 7 - Livro utilizado para a coleta dos dados de tamanho da semente.....   | 38 |
| Figura 8 – Médias das condições climáticas experimentadas pelos gêneros agrupados pelas classes de tamanho (Muito Pequena, Pequena, Média, Grande) usadas neste trabalho..... | 54 |

## **LISTA DE TABELAS**

|  |    |
|--|----|
| Tabela 1 – Padrões biogeográficos da Floresta Amazônica sob diversos aspectos..... | 21 |
| Tabela 2 – Hipóteses adaptativas de tamanho da semente.....                        | 31 |
| Tabela 3 – Fonte de dados usado no trabalho com total de gêneros coletados.....    | 37 |
| Tabela 4 – Categorização e Medição da característica “Tamanho da Semente” .....    | 39 |

## SUMÁRIO

|   |    |
|---|----|
| <b>1 APRESENTAÇÃO</b> .....   | 13 |
| <b>2 REVISÃO DA LITERATURA</b> .....  | 14 |
| 2.1 Traços, Traços Funcionais e Diversidade Funcional.....                      | 14 |
| 2.2 Amazônia.....   | 16 |
| 2.3 Sementes.....   | 25 |
| <b>3 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....   | 32 |
| 3.1 Introdução.....   | 32 |
| 3.2 Uso do GBIF para a construção do banco de dados.....                        | 33 |
| 3.3 A escolha das hipóteses .....   | 35 |
| 3.4 A escolha das variáveis climáticas.....                                     | 36 |
| 3.5 A escolha e coleta dos dados.....   | 36 |
| 3.5.1 Livro: Seed of Amazonian Plants .....                                     | 37 |
| 3.6 Medindo e Classificando o tamanho da semente.....                           | 38 |
| 3.7 Análise Estatística.....  | 39 |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....  | 41 |
| <b>4 CLIMATOLOGICAL CORRELATES OF SEED SIZE IN AMAZONIAN FOREST TREES</b> ..... | 48 |
| 4.1 Introduction.....   | 49 |
| 4.2 Material and Methods.....   | 51 |
| 4.2.1 Study Area and Building of the Database.....                              | 51 |
| 4.2.2 Collection of Climatic Variables.....                                     | 51 |
| 4.2.3 Statistical Analysis.....   | 52 |
| 4.3 Results.....  | 52 |
| 4.4 Discussion.....   | 55 |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....  | 57 |
| <b>5 CONCLUSÃO</b> .....  | 61 |
| <b>REFERÊNCIAS</b> .....  | 62 |
| <b>APÊNDICE</b> .....   | 63 |
| Lista de gêneros coletados no Guia <i>Seeds of Amazonian Plants</i> .....       | 63 |

## **1. APRESENTAÇÃO**

O presente trabalho está organizado em três capítulos principais: O Capítulo I refere-se à revisão da literatura, este é subdividido em três partes que ajudarão o leitor a compreender o tema da pesquisa: a primeira aborda os traços e a diversidade funcional, a segunda descreve a Floresta Amazônica e alguns de seus diversos padrões macrogeográficos e a terceira discorre sobre vários aspectos da ecologia de sementes. O Capítulo II explica a abordagem metodológica e detalha a compilação e origem dos dados usados. O Capítulo III, em formato de artigo científico, apresenta os resultados deste estudo, e é intitulado “Correlações climatológicas de tamanho da semente em árvores da Floresta Amazônica”. A hipótese que permeia este capítulo é: Tamanho da semente está correlacionado com variáveis climáticas de temperatura, precipitação e sazonalidade.

## 2. REVISÃO DA LITERATURA

### 2.1 Traços, Traços Funcionais e Diversidade Funcional

Estudos científicos baseados em traços (*traits*) são amplamente utilizados em pesquisa ecológica e evolutiva. Um *trait* é qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável em um indivíduo (Violle et al. 2007). Historicamente, o termo “*trait*” foi utilizado em diferentes disciplinas (por exemplo, genética quantitativa, ecologia fisiológica, ecologia funcional, demografia da população, fisiologia evolutiva e evolução da história de vida) (Violle et al. 2007).

O termo “traço funcional” surgiu com o aparecimento da Ecologia Funcional como disciplina e é definido como os traços que influenciam as propriedades dos ecossistemas ou respostas das espécies às condições ambientais (Hooper et al. 2005).

Trabalhos recentes sintetizam o papel dos traços funcionais em interações ecológicas assim como identificam uma série de importantes dimensões estratégicas e suas implicações (Westoby et al. 2002). A dispersão de traços é um elemento importante para a montagem da estrutura da comunidade (Algar et al. 2011; Cornwell & Ackerly 2009; Cornwell et al. 2006). Qualquer elemento ou processo que altera a dispersão de um traço (ou traços) dentro de um conjunto de espécies é um filtro (Algar et al. 2011).

Em escalas locais, a competição pode atuar como um filtro biótico, impedindo espécies muito semelhantes de coexistirem (exclusão competitiva), os predadores também podem atuar como um filtro removendo presas de forma não-aleatória que possuam um certo tipo de traço (Algar et al. 2011). Desse modo, a restrição promovida pelos filtros pode levar à evolução convergente e à seleção de traços semelhantes dentro das comunidades (Cavender-Bares et al. 2006). Em regiões temperadas, filtros regionais respondem mais que filtros locais pelas variações de traços, ocorrendo o oposto nas regiões tropicais (Algar et al. 2011). As espécies são agrupadas de acordo com suas características funcionais para compreender os traços em geral ou para estudos mais complexos.

Em plantas, existem várias características funcionais que podem ser estudadas. Essas características podem representar estratégias ecológicas, ou seja, a forma pela qual as espécies garantem maior aproveitamento de carbono durante o crescimento vegetativo e assegurem a transmissão de genes para o futuro (Westoby et al. 2002). Entretanto, talvez exista uma

preferência entre os estudiosos pelas seguintes características: massa foliar por área, massa da semente e altura da planta (Westoby 1998; Malhado et al. 2009a; Malhado et al. 2009b).

Nas últimas três décadas, o desenvolvimento da ecologia de comunidades baseada em traços funcionais trouxe novas abordagens aos estudos de ecologia funcional que focam em organismos e também em ecossistemas, atraindo interesse considerável (McGill et al. 2006; Westoby & Wright 2006; Ackerly & Cornwell 2007; Violle et al. 2007). Grande parte desse interesse tem sido motivada por uma discussão entre a função da biodiversidade no ecossistema, pois o significado funcional da biodiversidade surge principalmente a partir da diversidade de traços funcionais das espécies de uma comunidade (Hooper et al. 2005). Assim, as relações entre diversidade, complexidade, estabilidade e função do ecossistema precisam ser entendidas para que se possa prever, por exemplo, como as espécies e os ecossistemas respondem às mudanças climáticas. Desse modo, há um grande interesse em entender o papel funcional da biodiversidade (ao invés do uso de espécies) nos ecossistemas (Bengtsson 1998).

Vários aspectos de diversidade e complexidade do ecossistema podem ser usados para explorar as relações entre o funcionamento do ecossistema e a diversidade: riqueza de espécies, índices de diversidade, presença de espécies-chave, número de grupos funcionais, interconexões das teias alimentares, entre outros (Bengtsson 1998).

A riqueza de espécies é, à princípio, uma medida bastante útil para quantificar a biodiversidade, sendo também de interesse particular para pesquisas de diversidade em gradientes latitudinais (Willig, Kaufman & Stevens 2003). Entretanto, é pouco provável que todas as espécies de um ecossistema possam ser identificadas e contadas (Bengtsson 1998). Além disso, esse modo de quantificar espécies pode não ser muito vantajoso porque trata todas elas como potencialmente iguais em relação às suas funções no ecossistema, desconsiderando totalmente o papel funcional de cada uma delas.

As espécies são, geralmente, agrupadas de acordo com suas características funcionais, seja para compreender os mecanismos mais gerais ou fazer estudos mais complexos do funcionamento do ecossistema. Surgem daí os tipos funcionais (também conhecidos como grupos funcionais) que são definidos por Hooper et al. (2005) como *um conjunto de espécies que têm efeitos similares em um processo ecossistêmico específico ou respostas similares às condições ambientais*. Em geral, os grupos funcionais são mais determinantes nos processos ecossistêmicos do que simplesmente o número de espécies por si só, dessa forma, a adição ou

retirada de grupos funcionais podem representar um impacto em maior ou menor intensidade para os serviços ecossistêmicos (Tilman et al. 1997).

A extensão das diferenças funcionais entre as espécies em uma comunidade é um importante determinante dos processos dos ecossistemas (Tilman 2001). A variação das características funcionais nas espécies exerce influência também sobre a distribuição dessas espécies ao longo dos gradientes ambientais, as interações interespecíficas e a divisão dos recursos dentro das comunidades locais (Ackerly & Cornwell 2007). No entanto, em comparação à diversidade taxonômica, os métodos de quantificação de diversidade funcional estão muito menos desenvolvidos (Petchey & Gaston 2002).

O Conceito de Diversidade Funcional (DF) pode ser entendido por diferentes definições. Petchey et al. (2009) definiram DF como um componente da biodiversidade que diz respeito às funções dos organismos, por exemplo, a sua identidade taxonômica. Já Poos et al. (2009) usaram uma outra abordagem para DF: a quantidade de variação interespecífica em traços funcionais na comunidade ecológica.

O uso do termo “diversidade funcional” cresceu na última década e aparece em estudos de organismos marinhos, de água doce e de ecossistemas terrestres, abrangendo uma ampla gama de táxons desde bactérias até morcegos (Stevens, Cox, Strauss & Willig 2003).

O aumento no uso deste termo indica que o conceito de diversidade funcional alcançou um lugar importante em pesquisas ecológicas. Porém, o conceito de diversidade funcional permanece complexo e controverso (Martinez 1996; Bengtsson 1998; Díaz & Cabido 2001). Ainda existem muitos questionamentos sobre definição da diversidade funcional, como medi-la e como avaliá-la.

## **2.2 Amazônia**

A floresta Amazônica (Figura 1) é a maior área contínua de floresta tropical do mundo e o bioma mais rico em espécies do planeta, entretanto, a origem e as causas evolutivas dessa diversidade ainda estão sendo debatidas (Hoorn et al. 2010; Malhado et al. 2013). Embora os processos de diversificação sejam pouco conhecidos, é certo que tais processos de desenvolvimento da Biota Amazônica desenvolveram-se a longuíssimo prazo e de forma complexa (Hoorn et al. 2010). A dinâmica da história geológica da América do Sul é muito relevante para a compreensão da origem da diversidade presente.

**Figura 1 - Limites da Região Amazônica, área de estudo deste trabalho**



Fonte: <[http://www.greenpeace.org/brasil/Global/brasil/image/2010/5/mapa\\_amazonia.jpg](http://www.greenpeace.org/brasil/Global/brasil/image/2010/5/mapa_amazonia.jpg)>.

A área conhecida hoje como a Amazônia foi, outrora, parte de uma região muito maior, a "pan-amazônia", que, antes do Mioceno tardio [até 10 milhões anos atrás], incluiu a área das bacias hidrográficas dos rios Amazonas, Orinoco e Magdalena (Hoorn et al. 2010).

Fósseis indicam que já existia uma fauna diversificada de mamíferos incluindo roedores, marsupiais, ungulados e xenartros na parte centro-oeste da pan-Amazônia (Hoorn et al. 2010). Durante o Plioceno ondas de imigração (por exemplo, morcegos e famílias de plantas, como *Malpighiaceae*, *Fabaceae*, *Annonaceae*, e *Rubiaceae*) chegaram das regiões boreotropicais enquanto que alguns roedores e primatas possivelmente cruzaram o Atlântico vindos da África.

Segundo Hoorn et al. (2010), durante o Plioceno houve um momento de grande imigração da Amazônia e de outros habitats nas montanhas do Andes pela descida de *taxas* vindos da América do Norte, o chamado Grande Intercâmbio Americano de Biota.

Os padrões atuais de diversidade na Amazônia foram possíveis graças à combinação de vários fatores: o tamanho da área da floresta, os altos níveis de produtividade, a variabilidade espacial de condições climáticas e edáficas e a estabilidade dos ecossistemas por longos períodos de tempo. Estes fatores foram responsáveis por transformar a floresta em uma das áreas mais ricas em espécies do planeta (Malhado et al. 2013).

O estabelecimento das condições terrestres na Amazônia Ocidental pode ter sido um requisito importante para a diversificação da biota atual desta região. No entanto, o atual

desencadeador da especiação nestes e em outros casos podem ter sido muito mais complexos, envolvendo fatores como a adaptação do solo e interações plantas/herbívoros. A partir de então, a Amazônia Ocidental começou a ter as características geográficas como conhecemos hoje (Hoorn et al. 2010).

A região de Manaus, Brasil, representa um limite na distribuição de muitas espécies, podendo ser uma região de re-convergência entre floras e faunas que tornaram-se diversificadas em fragmentos isolados durante o Cenozoico (De Oliveira & Dali 1999), entretanto, dada as dificuldades de dados de distribuição das espécies, esta hipótese deve ser tratada com cuidado (Hopkins 2007).

Os solos da Amazônia podem ser amplamente divididos em duas categorias principais: aqueles derivados de rochas de origem relativamente recente (<30 maa) e solos de origem geologicamente antigos (>300 maa). Estes dois tipos de solo possuem distribuições distintas, com solos jovens ocorrendo no oeste da Amazônia e solos velhos nas porções central e oriental da Bacia (Jordan 1985; Sombroek 2000).

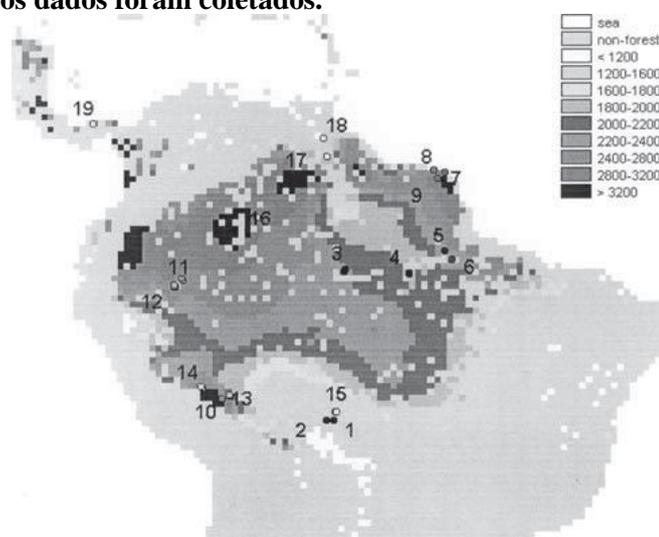
Essa geologia diferente do leste e oeste da Amazônia resultou em diferenças marcantes para vários fatores da floresta, como produtividade - plantas em solos mais velhos (menos férteis) possuem produtividade menor que plantas em solos mais jovens, mais ricos em minerais - (Sombroek 2000; Malhi et al. 2004); taxa de *turnover* (média das taxas de mortalidade e crescimento de novas árvores), que é maior em solos mais jovens (mais férteis) da que é encontrada em solos mais velhos (menos férteis) (Malhi et al. 2004; Phillips et al. 2004; Stephenson & Mantgem 2005); e fertilidade do solo, porções ocidentais da floresta são mais férteis e, por isto, podem ter levado a um maior crescimento contínuo da floresta, resultando em uma maior diversidade de árvores nessas áreas (Malhi et al. 2004; Phillips et al. 2004).

As taxas de *turnover* de árvores em florestas tropicais são influenciadas fortemente pelo aumento da fertilidade do solo e menos por gradientes de sazonalidade, como precipitação (Phillips et al. 2004), este mesmo padrão é aplicado à diversidade alfa em árvores da Amazônia (ter Steege & Hammond 2001; ter Steege et al. 2003). A diversidade-alfa de árvores é maior no oeste e centro da Amazônia, diminuindo para o leste da floresta e para o Escudo das Guianas (ter Steege et al. 2003; Stropp, ter Steege & Malhi 2009).

A Região Amazônica apresenta pouca variação espacial na temperatura, com uma média de 26 °C em toda a bacia (Malhi & Wright 2004). A precipitação total anual típica é de

2000 mm, mas pode variar de menos de 1200 mm em regiões de transição floresta-savana chegando a 4000 mm no Noroeste da floresta (Figura 2) (Malhi et al. 2002). Três características importantes relacionadas ao regime de chuvas na região são a intensidade e duração da estação seca e o fornecimento geral de água (Malhi & Wright 2004). O sul e leste da Amazônia mostram padrões de precipitação muito sazonais por vários meses no ano, nestes locais, as taxas de precipitação caem para abaixo de 100mm/mês (Malhi et al. 2002).

**Figura 2 - Precipitação média anual (mm) na Amazônia entre o período 1960-1998 (dados da Universidade de East Anglia). Os pontos numerados correspondem às parcelas onde os dados foram coletados.**



**Fonte: Malhi et al. (2002).**

Muitas das mais de 90.000 espécies de plantas na região neotropical (Govaerts 2001; Antonelli e Sanmartín 2011) tem distribuição relativamente limitada e o que parece um tapete contínuo de árvores quando vistas em imagens de satélite escondem a variação geográfica da diversidade de espécies, bem como de muitas outras comunidades ou características de espécies (Malhado et al. 2013).

Na Amazônia, inventários de árvores realizados ao longo das últimas duas décadas têm ajudado a melhorar a compreensão de padrões regionais de distribuição e abundância em comunidades arbóreas da Amazônia, entretanto avanços de mesma natureza em uma escala maior, por toda a Bacia Amazônica, continuam escassos (Hubbell et al. 2008; ter Steege et al. 2013). Perguntas como, quantas espécies de árvores existem na Amazônia, quantas espécies de árvores foram registradas até agora na floresta, como essas espécies estão distribuídas por

toda a bacia, ou quais as espécies de árvores mais comuns na Amazônia nunca foram abordadas na literatura e muito menos respondidas (ver ter Steege et al. 2013).

Uma característica interessante e comum em comunidades de árvores da Amazônia é que elas são, muitas vezes, dominadas por um conjunto limitado de plantas (domínio oligárquico), embora essa característica tenha sido observada em todas as escalas espaciais, diminuindo, às vezes, em escalas crescentes de local para sub-regional e regional, ela pode não ser encontrada em todas as partes da Amazônia (Pitman et al. 2001; Macia & Svenning 2005; Malhado et al. 2013), entretanto em seu trabalho, ter Steege et al. (2013) mostrou que 68 espécies oligárquicas estudadas por Pitman et al. (2001) estão na lista das 227 espécies hiperabundantes, classificadas por eles como aquelas mais dominantes na floresta, e que estas 227 espécies são responsáveis por metade de todas as árvores da Floresta Amazônica, sugerindo que os padrões de domínio oligárquico podem ser resultados de processos semelhantes tanto para a Bacia Amazônica como para a escala regional.

Na Amazônia, as famílias *Arecaceae*, *Myristicaceae* e *Lecythidaceae* possuem mais espécies hiperdominantes, entretanto, a família *Fabaceae* (leguminosas) representa o grupo mais abundante e mais diverso da floresta (ter Steege et al. 2013), além de representar a família mais abundante em solos pobres de florestas do Nordeste da Amazônia (ter Steege et al. 2003). No entanto, não é a sua capacidade de fixação de nitrogênio, mas a capacidade de produzir sementes grandes e tóxicas que explicam o sucesso dessa família em áreas inférteis (ter Steege et al. 2003).

Muitas questões pendentes sobre a origem da diversidade Amazônica ainda permanecem, existe escassez de informação para um grande número de grupos taxonômicos como insetos e outros invertebrados. Entretanto, espécies de plantas, no geral, são pouco conhecidas, com informações disponíveis apenas para poucas áreas por toda a bacia (Hopkins 2007).

Apesar dos enormes déficits de conhecimento, há muitos progressos em descobrir padrões de diversidade e distribuição das espécies na Amazônia, conseguidos graças à reunião de dados existentes, bem como o desenvolvimento de redes internacionais de pesquisas, além do aumento de esforços da capacidade científica na região (Malhado et al. 2013).

Compreender os principais mecanismos de funcionamento da Amazônia continua a ser um grande desafio, perguntas fundamentais ainda permanecem: Quantas espécies a floresta Amazônica possui? Por que ela é tão diversa? Quais as contribuições dos fatores históricos da

região para a biodiversidade contemporânea? (Malhado et al. 2013). As respostas à essas perguntas exigirão um grande desdobramento por parte da comunidade científica.

A tabela abaixo exemplifica alguns padrões macrogeográficos dentro da Região Amazônica segundo diversos aspectos (grupos taxonômicos, traços funcionais, dinâmica florestal, etc):

**Tabela 1 - Padrões biogeográficos da Floresta Amazônica segundo alguns aspectos (grupos taxonômicos, traços funcionais, etc.)**

| <b>Aspectos</b>  | <b>Padrão Macrogeográfico</b>  | <b>Referência</b>                        |
|--|--|--|
| Anfíbios   | Localidades no Oeste da Amazônia Brasileira parece ter uma maior diversidade de anfíbios do que localidades no Leste da Amazônia.  | (Azevedo-ramos, Galatti, & Marques 2002) |
| Mamíferos  | Faunas de mamíferos na Floresta Amazônia são mais diversas na sub-região Ocidental, menos diversas na sub-região das Guianas e intermediária no Sudeste da Amazônia.                               | (Voss & Emmons 1996)                     |
| Primatas   | Encontram-se quase o dobro de gêneros de primatas na sub-região Oeste Amazônica do que na sub-região das Guianas.  | (Voss & Emmons 1996)                     |
| Ungulados, Xenartros                                   | Riqueza parece ser invariável em toda a Amazônia.  | (Voss & Emmons 1996)                     |
| Áreas endêmicas para pássaros                          | Na Amazônia, as áreas de endemismo para as aves são delimitadas em grande parte pelos rios da Bacia Amazônica.   | (Bates et al. 1995)                      |
| Riqueza de Anfíbios e Mamíferos Terrestres na Amazônia | Maiores concentrações de mamíferos terrestres e riqueza de anfíbios encontradas na Amazônia Ocidental onde os solos formaram-se a partir de sedimentos que desenvolveram-se no Neógeno.            | (Hoorn et al. 2010)                      |
| Variação Geográfica de Mamíferos                       | Variação geográfica na Amazônia acentuada para marsupiais, quirópteros, primatas e roedores. Enquanto para edentados, carnívoros e ungulados a variação é praticamente a mesma ao longo da região. | (Voss & Emmons 1996)                     |

**Tabela 1 - Padrões biogeográficos da Floresta Amazônica segundo alguns aspectos (grupos taxonômicos, traços funcionais, etc.) (continuação)**

|  |  |                                   |
|--|--|-----------------------------------|
| Forma da Folha                           | Alta proporção de árvores com folhas oblongadas no Norte e Nordeste da Amazônia. Regiões Central e Noroeste contém uma alta proporção de árvores com folhas relativamente estreitas.   | (Malhado et al. 2009a)            |
| Tamanho da Folha                         | Parcelas ao Noroeste da Amazônia possuem uma maior proporção de folhas de tamanho grande (> 20,25 cm <sup>2</sup> ) do que parcelas de outras regiões;<br>O Norte e o Sudoeste da Amazônia exibem uma menor proporção de árvores com folhas grandes (folhas grandes são menos abundante), já o Noroeste e a Amazônia Centro-Oriental exibem uma maior proporção de árvores com folhas grandes (folhas grandes são mais abundantes).  | (Malhado et al. 2009a)            |
| Tamanho da folha e fertilidade do solo   | No Noroeste da Amazônia não foi encontrado qualquer correlação significativa entre o tamanho da folha e a fertilidade do solo. No Sudoeste da Amazônia, ao contrário, houve uma correlação negativa entre as proporções de árvores com folhas grandes e fertilidade do solo  | (Malhado et al. 2009b)            |
| Folhas Compostas em Árvores              | Presença forte de árvores com folhas compostas no Norte da região do que em outras regiões. Regiões Central e Leste da Amazônia com mais árvores com folhas compostas do que o Sul e Oeste da região.  | (Malhado et al. 2010)             |
| Presença de árvores com folhas compostas | Claro agrupamento de gêneros e árvores com folhas compostas em regiões de floresta da Venezuela e Guiana e baixa frequência em áreas no Sul da Amazônia. Embora haja também variações consideráveis dentro de cada região, por exemplo, são encontrados parcelas com baixa quantidade de árvores com folhas compostas na região do Escudo das Guianas.   | (Malhado et al. 2010)             |
| Presença da Ponta de Gotejamento         | Árvores e espécies com pontas de gotejamento foram mais prevalentes na Amazônia Central – Leste do que em outras regiões. Pontas de gotejamento também foram associadas com espécies arbóreas que têm alturas máximas e diâmetro de tronco menor. A proporção de espécies e indivíduos com as pontas de gotejamento foi mais fortemente correlacionada com a precipitação do trimestre mais chuvoso do que com a precipitação total anual ou a duração da estação seca;<br><br>Rebelo & Williamson (1996) demonstraram que as pontas de gotejamento são mais prevalentes nas comunidades de árvores provenientes de solos de argila, propensos a erosão, em comparação com os solos arenosos da Amazônia Central, mais resistentes à erosão. | (Malhado et al. 2012)             |
| Características da                       | Florestas na Amazônia Ocidental têm uma maior  | ( <sup>1</sup> Malhi et al. 2004; |

**Tabela 1 - Padrões biogeográficos da Floresta Amazônica segundo alguns aspectos (grupos taxonômicos, traços funcionais, etc.) (continuação)**

|  |  |  |
|--|--|--|
| madeira  | produtividade da madeira <sup>1</sup> ; uma alta taxa de turnover <sup>2</sup> ; e menor densidade da madeira e biomassa <sup>3</sup> do que as florestas que crescem em solos inférteis mais a Leste.   | <sup>2</sup> Phillips et al. 2004; <sup>3</sup> Baker et al. 2004) |
| Densidade da madeira e diferenças de longitude           | Densidade da madeira inversamente correlacionada com a dinâmica florestal, sendo menor nas florestas mais dinâmicas da Amazônia Ocidental e maior nas florestas de crescimento lento na Amazônia Oriental.   | (Malhi et al. 2006)  |
| Diversidade alfa em árvores (modelado)                   | A maior área de diversidade de árvores está nas florestas de terra firme da Amazônia Ocidental, que se estende do Sul da Colômbia, Equador e Peru até a Amazônia Central no Brasil. A Amazônia Central, entre o Rio Negro e Solimões e seus afluentes é dominada por florestas com menor diversidade alfa de árvores.  | (Saatchi, Buermann, Ter Steege, Mori & Smith 2008)                 |
| Gradientes de composição e função das árvores            | O primeiro gradiente se estende de trechos dos Escudos das Guianas para o Sudoeste da Amazônia, caracteriza-se por mudanças na abundância de várias espécies de Leguminosas comuns nas Guianas. É acompanhado por queda na densidade da madeira e massa das sementes. O Segundo gradiente se estende desde a Colômbia ao Sudeste da Amazônia. Caracteriza-se por possuir espécies mais bem adaptadas à seca.   | (ter Steege et al. 2006)   |
| Composição Florística em nível de Gênero                 | Há uma tendência geográfica da mudança da composição florística em nível de gênero que muda gradualmente do Noroeste para Sudeste em todo o Bioma da Floresta Amazônica Brasileira.  | (Emilio et al. 2010)   |
| Fatores que procuram explicar a Biodiversidade Amazônica | Nutrientes e a heterogeneidade do habitat são essenciais na diversidade da Amazônia, mas não são os únicos fatores. A diversidade alfa em árvores em picos úmidos no Oeste da Amazônia sugere um papel para o clima em sustentar a biodiversidade. Porém, os níveis mais elevados da diversidade de mamíferos são pouco afetados pela sazonalidade da chuva, a partir do Equador, pouco sazonal, para a Bolívia, altamente sazonal, isto sugere que outros fatores tais como produtividade deve ser considerado. | (Hoorn et al. 2010)  |
| Taxas de Turnover e Fertilidade do Solo                  | É quase duas vezes maior no Oeste e Sul do que no Leste e Centro da Amazônia. Esse padrão reflete mudanças nas características dos solos. Onde solos ricos dominam as regiões Oeste e Sul e, solos pobres sendo mais comuns no Leste e Centro da Região Amazônica.   | (Phillips et al. 2004)   |

**Tabela 1 - Padrões biogeográficos da Floresta Amazônica segundo alguns aspectos (grupos taxonômicos, traços funcionais, etc.) (continuação)**

|   |  |                            |
|---|--|----------------------------|
| <p>Biomassa Florestal</p>                     | <p>Analisada com base em dois fatores não correlacionados: Área Basal e Densidade Média da Madeira. A área basal é fortemente afetada pela paisagem local, mas relativamente invariante em escala regional em florestas tropicais úmidas e declina significativamente na periferia seca da zona florestal. A média da densidade da madeira é inversamente correlacionada com a dinâmica florestal, sendo menor nas florestas dinâmicas da Amazônia Ocidental e alta nas florestas de crescimento lento da Amazônia Oriental;</p> <p>A combinação desses dois fatores resulta em biomassa maior em florestas de crescimento lento da Amazônia Central e das Guianas (até 350mg de peso seco por hectare). E declina para 200-250mg de peso seco por hectare no Oeste, Sul e Margens do Leste;</p> <p>A superposição desses dois fatores indica que a biomassa é maior na Amazônia Central e nas Guianas, e cerca de 15% menor nas florestas dinâmicas do Oeste, e menor nas margens secas ao Sul e Norte.</p> | <p>(Malhi et al. 2006)</p> |
| <p>Biomassa associada a outros fatores</p>    | <p>À medida que se avança para o Noroeste da Amazônia, há um aumento da área basal, mas é compensado pelo aumento abundante de espécies com madeira de baixa densidade. Indo em direção às Margens secas do Sul e Norte, a densidade da madeira é relativamente alta, mas a área basal cai por causa da pouca disponibilidade de água;</p> <p>As áreas costeiras do Brasil e das Guianas também parecem ter alta biomassa, uma combinação da alta área basal sustentada por chuvas oceânicas frontais, e da alta densidade da madeira em solos inférteis;</p> <p>A zona de alta densidade da madeira pode se estender ainda mais no Noroeste, nos solos inférteis da Colômbia e Venezuela, e o leste ao longo da planície margeando o Rio Amazonas, mas os padrões gerais são semelhantes.</p>   | <p>(Malhi et al. 2006)</p> |
| <p>Padrões Climáticos e Variações do Solo</p> | <p>Há uma tendência geral de precipitação crescente e diminuição da sazonalidade em direção ao Noroeste da Amazônia, e também de uma elevada pluviosidade no Leste do Brasil e Costa da Guiana;</p> <p>O <i>El-Niño</i> Oscilação Sul (ENOS) tem maior influência no Norte da Amazônia e, em particular, muitas vezes leva a episódios de seca na Região Central e na Amazônia Oriental. ENOS tem pouca influência consistente das chuvas no Sudoeste da Amazônia;</p> <p>A luz do sol é maior, mas mais sazonal nas margens Norte e Sul da Amazônia onde o clima muda para “tropical exterior” e há longos períodos de estiagem;</p> <p>Os solos que sofrem mais os efeitos de intempéries ocorrem geralmente nas Planícies Orientais Amazônicas, a</p>   | <p>(Malhi et al. 2006)</p> |

**Tabela 1 - Padrões biogeográficos da Floresta Amazônica segundo alguns aspectos (grupos taxonômicos, traços funcionais, etc.) (continuação)**

|  |  |  |
|--|--|--|
|  | fertilidade intermediária é geralmente encontrada em Escudos de Regiões Cristalinas e a maior fertilidade nos Sopés dos Andes, e em sedimentos ricos em inundações por planícies de toda a região. |  |
|--|--|--|

Fonte: Autor da dissertação, 2014.

### 2.3 Sementes

**Figura 3 - Sementes de diversas espécies da Floresta Amazônica**

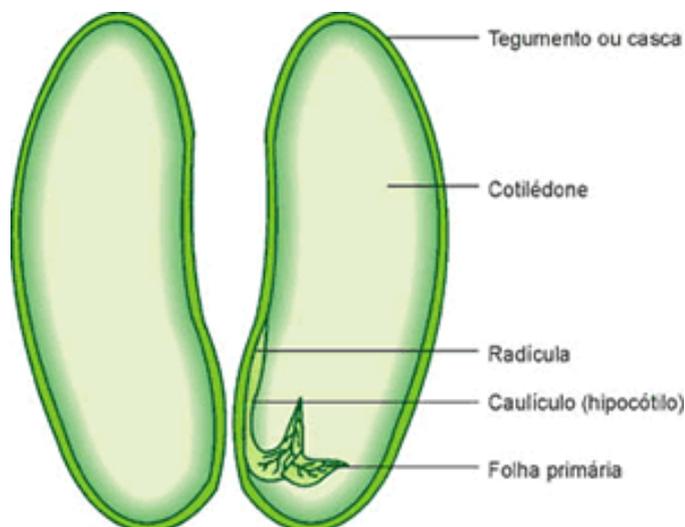


Fonte: <[http://www.flickr.com/photos/tark\\_mao/1094184429/](http://www.flickr.com/photos/tark_mao/1094184429/)>.

A semente (Figura 4) é um embrião de planta envolto em um invólucro de proteção de tecido (tegumento) materno (Fenner & Thompson 2005), é uma estrutura resultante do desenvolvimento do (s) ovário (os), sendo formada pelas seguintes partes:

- Tegumento: São os envoltórios da semente que desenvolvem-se a partir dos integumentos do óvulo. Geralmente o óvulo apresenta dois integumentos e as sementes deles resultantes também podem apresentar dois tegumentos denominados testa (tegumento externo, originado da primina) e tégmen (tegumento interno, originado da secundina), ou apresentarem apenas um tegumento, a testa. Frequentemente, esses envoltórios tornam-se secos e duros, protegendo o embrião das radiações solares que podem causar danos ao material genético, das oscilações térmicas e mesmo da ação dos decompositores.
- Embrião: Resultante do desenvolvimento do zigoto (2n), que foi originado a partir da fecundação da oosfera pelo núcleo espermático. Aos poucos, o embrião se diferencia em radícula, caulículo e em gêmulas.
- Tecido de reserva: Resulta da célula triploide que foi originada da fusão de um núcleo espermático com os dois núcleos polares. É responsável pela nutrição do embrião durante o processo de germinação.

**Figura 4 - Principais partes que compõem a semente**



Fonte: <<http://www.sobiologia.com.br/conteudos/Reinos4/bioangiospermas4.php>>.

A principal função da semente é a reprodução. Entretanto, ela possui várias funções além desta, como disseminação e colonização de novas áreas e proteção do material genético da espécie em meio às condições ambientais adversas como extremos de seca e temperatura (Fenner & Thompson 2005).

Essa estrutura típica das angiospermas varia em massa e tamanho entre as diversas espécies de plantas. Explicações dessa variabilidade têm sido focadas a partir de correlações ecológicas de tamanho das sementes. No entanto, existe uma série de estudos que não encontraram correlações entre o tamanho da semente e as condições de estabelecimento (Kelly 1995). Em contrapartida Poorter et al. (2008) afirmam que o tamanho da semente influencia fortemente padrões de reprodução e estabelecimento.

O tamanho da semente é uma característica importante, de modo geral, é positivamente correlacionada com reserva de nutriente, o sucesso da germinação, tamanho das mudas, e reprodução (Leishman et al. 2000) e é resultado de pressões seletivas aplicadas direta ou indiretamente através de várias maneiras (Hammond & Brown 1995).

Pressões diretas incluem os fatores constantemente limitantes para a semente e sobrevivência das plântulas ao longo do tempo ecológico (Hammond & Brown 1995), como, por exemplo, luz (Turner 1990), disponibilidade de nutrientes (Foster 1986), predação (Janzen 1970), e herbivoria (Coley 1980). Já as pressões indiretas resultam da evolução a longo prazo (Hammond & Brown 1995), influenciando o tamanho da semente através das limitações do

tamanho parental (Foster e Janson 1985), ou a forma (Leishman & Westoby 1994), por exemplo.

Além disso, tamanho da semente pode refletir vários aspectos da história de vida das plantas e ecologia reprodutiva (Fenner e Thompson 2006; Moles e Leishman 2008). A teoria da história de vida vegetal vem tentando dar conta das cinco ordens de tamanho de sementes encontradas em várias comunidades (Leishman et al. 2000) como um reflexo do investimento maternal, definidos pelos casos extremos de muitas sementes pequenas, com baixas probabilidades de estabelecimento, contra poucas sementes grandes com uma alta probabilidade de se estabelecerem (Westoby et al. 2002; Baraloto et al. 2005; Lahoreau et al. 2006).

O tamanho e composição de reservas de sementes deve variar entre as espécies em relação às suas estratégias ecológicas para dispersão de sementes e estabelecimento de plântulas (Fenner e Thompson 2006), além disso, também variam temporariamente e espacialmente em relação às condições ambientais da mãe, como disponibilidade de água, radiação incidente, a temperatura ou mesmo a quantidade e disponibilidade de nutrientes (Drenovsky & Richards 2005).

As plântulas dependem da disponibilidade de armazenamento de reservas em sementes, tais como carboidratos, lipídios, armazenamento de proteínas e outros nutrientes minerais, até tornarem-se mudas estabelecidas (Fenner & Thompson 2005). Reservas de sementes também podem desempenhar um papel na permanência da semente em bancos de solo e sua suscetibilidade à predação (Hoshizaki & Miguchi 2005; Rajjou & Debeaujon 2008).

A massa das sementes é conectada com certo número de outros traços da história de vida da planta como forma de crescimento, tipo de dispersão e persistência no solo, além de fatores de estresse e recursos limitantes durante o estabelecimento da muda (Tautenhahn et al. 2008).

O tamanho da semente está correlacionado com crescimento e taxa de mortalidade de árvores grandes porque esta característica da semente está intimamente ligada com um conjunto de outras características que aumentam a tolerância à sombra (Poorter et al. 2008). O tamanho da semente está também relacionado com estratégias de história de vida, distâncias de dispersão e biologia da regeneração (Leishman et al. 2000). Geralmente, este traço está correlacionado negativamente com a taxa de Crescimento Relativo das Plântulas (CRP) entre

as espécies (Huante et al. 1995; Poorter & Rose 2005), mas não necessariamente dentro de cada espécie (Soriano et al. 2011).

Sementes grandes propiciam chances maiores de sobrevivência em locais com baixos recursos graças à suas reservas de nutrientes e também oferecem maiores chances dessas mudas escaparem da herbivoria (Lahoreau et al. 2006; Poorter et al. 2008). Por outro lado, espécies com sementes pequenas produzem uma maior quantidade de sementes por unidade de esforço reprodutivo, sendo também melhor colonizadoras em locais efêmeros.

Ibarra-manríquez et al. (2001) investigaram a hipótese do “efeito de reserva” que propõe que sementes maiores mantêm mais reservas para o desenvolvimento da plântula. Neste estudo, eles mostraram que o tamanho da semente correlaciona-se com o tipo de germinação em espécies de árvores: enquanto que as sementes pequenas são frequentemente associadas com germinação epígea e cotilédones fotossintéticos, sementes grandes são mais frequentemente associadas com germinação hipógea e cotilédones de armazenamento, podendo manter mudas sob déficits de carbono impostos pela sombra ou perda tecidual, além de déficits de nutrientes em solos pobres. Desse modo, o efeito positivo entre o tamanho da semente com a sobrevivência de mudas pode ser resultado da correlação entre o tamanho da semente e o tipo de germinação. Segundo Queenborough et al. (2009) a relação entre o tamanho da semente e a sobrevivência da muda pode ser modificada por fatores como tolerância de riscos, e a competição com plantas estabelecidas e outras mudas.

Existem padrões de desempenho entre diferenças no tamanho da semente e o efeito dessa diferença no tamanho da plântula. Sementes maiores resultam em mudas também maiores e com melhores chances de sobrevivência, entretanto com crescimento mais lento (Baraloto et al. 2005; Queenborough et al. 2009). No entanto, esta relação pode ser alterada por fatores como a competição com plantas já estabelecidas e outras mudas (Queenborough et al. 2009). Lahoreau et al. (2006) explicam o efeito das espécies com sementes grandes no tamanho das mudas: sementes maiores resultam em grandes mudas, tais mudas teriam um melhor acesso à luz e/ou um melhor suprimento de água do que mudas de espécies com sementes pequenas.

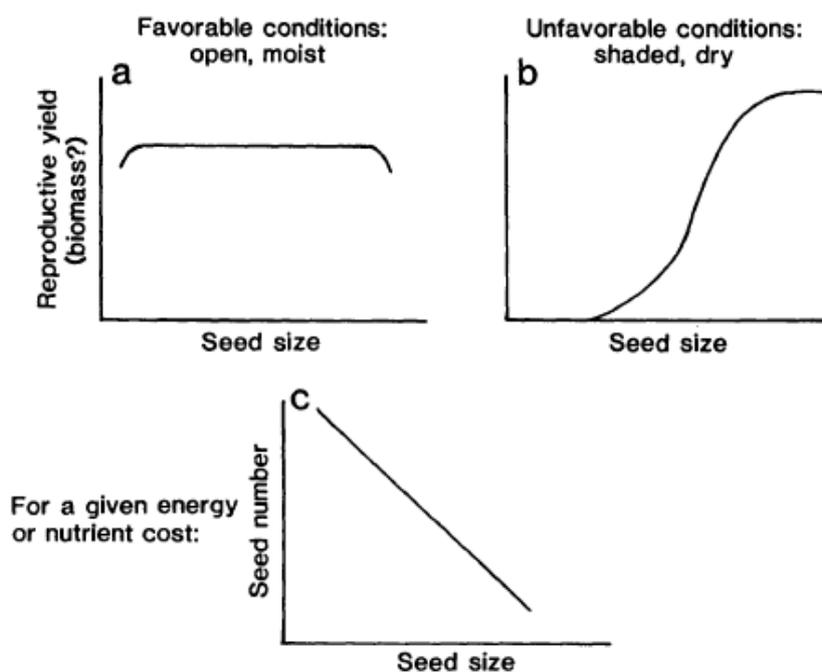
Aarssen (2005) argumenta que a variação do tamanho das sementes entre as espécies depende, em certa medida, do tamanho das próprias espécies. Desse modo, plantas muito pequenas não podem suportar fisicamente sementes muito grandes e, em geral, essas plantas são de curta duração e assim não teriam tempo suficiente para desenvolver sementes muito

grandes, ou ainda, podem ter altura insuficiente para dispersar eficientemente sementes muito grandes (Leishman et al. 1995; Moles & Westoby 2003).

O tamanho da semente pode ser considerada como um indicador do tipo de estabelecimento da plântula. Hodkinson et al. (1998), encontraram uma correlação positiva entre a massa de sementes e habitats sombreados independentemente da relação entre massa das sementes e história de vida. Sementes pequenas germinam e crescem mais rapidamente em grandes clareiras, enquanto sementes grandes apresentam mais sucesso com a sobrevivência e crescimento em ambientes sombreados (Hodkinson et al. 1998; ter Steege et al. 2006).

A vantagem de sementes grandes se estabelecerem em locais sombreados está no fato de que elas possuem maior reserva de energia sob a forma de cotilédones volumosos ou no endosperma, isso propicia melhores chances de crescimento da plântula em locais da floresta com pouca ou nenhuma luz disponível (ter Steege & Hammond 2001). Além de se estabelecerem melhor em ambientes sombreados, plantas que produzem sementes maiores produzem-nas em menor quantidade em ambientes abertos por causa do *trade-off* entre tamanho e número de sementes (Venable & Brown 1988). Recentemente, no entanto, análises comparativas de conjuntos de dados levantaram algumas dúvidas sobre este relacionamento pelo menos na medida em que existe independência da filogenia (Hodkinson et al. 1998).

**Figura 5 - Desempenho do tamanho da sementes, a) sob condições ambientais favoráveis, o rendimento da reprodução é, em certo grau, independente do tamanho da semente. b) sob condições desfavoráveis (ambientes secos ou sombreados), apenas plantas com sementes grandes apresentam sucesso de estabelecimento. c) Em situações de grandes gastos de energia ou nutrientes, o tamanho das sementes é inversamente proporcional à quantidade produzida.**



Fonte: Venable & Brown (1988).

O estudo de Hodkinson et al. (1998) sugere ainda uma hipótese de que existe uma correlação negativa entre tamanho e longevidade da semente, independentemente da filogenia ou de outras relações entre tamanho da semente e história de vida. Entretanto, ter Steege et al. (2006) afirmam que o tamanho da semente é fortemente dependente da linhagem evolutiva, exemplificando a família *Fabaceae* (Leguminosas), que apresenta uma massa da semente relativamente alta, o que indica uma adaptação desta família a solos pobres em nutrientes.

Neste trabalho, buscamos hipóteses sobre o significado adaptativo do tamanho de sementes (Tabela 2), além disso, testamos a hipótese de que o tamanho da semente está correlacionado negativamente com variáveis climáticas.

**Tabela 2 - Hipóteses do significado adaptativo do tamanho da semente**

| <b>Hipóteses</b>   | <b>Referências</b>           |
|--|------------------------------|
| A massa das sementes é positivamente correlacionada com a fertilidade do solo.                   | Tautenhahn S. et al. 2008    |
| A massa das sementes é negativamente correlacionada com a fertilidade do solo.                   | Ter Steege et al. 2006       |
| Tamanho grande da semente é uma vantagem em ambientes sombreados.                                | Hodkinson et al. 1998        |
| A sobrevivência de mudas na sombra aumenta com o tamanho das sementes.                           | Ibarra-Manríquez et al. 2001 |
| Sementes grandes e com capacidade de germinação precoce geram mudas com competitividade alta.    | Grime et al. 1981            |
| Sementes maiores produzem mudas mais vigorosas que suportam melhor danos físicos e bióticos.     | Ibarra-Manríquez et al. 2001 |
| Sementes grandes são uma adaptação para a maior altura da planta.                                | Kelly 1995                   |
| Espécies florestais maduras possuem sementes maiores do que espécies pioneiras.                  | Kelly 1995                   |
| Sementes maiores possuem bancos de sementes menos persistentes.                                  | Verheyen et al. 2003         |
| Em ambientes susceptíveis a incêndios, sementes maiores têm mais vantagem de estabelecimento.    | Hanley et al. 2003           |
| Existe uma forte correlação entre o tamanho da semente e a morfologia funcional dos cotilédones. | Ibarra-Manríquez et al. 2001 |

**Fonte: Autor da dissertação, 2014.**

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Introdução

Nossa fonte de dados e ferramenta de pesquisa para explorar a variação espacial do tamanho da semente na Região Amazônica foi o banco de dados de biodiversidade GBIF (Global Biodiversity Information Facility) (<http://www.gbif.org/>). A partir de dados primários encontrados neste banco de dados, testamos hipóteses adaptativas (evolutivas) para a função ecológica do tamanho de semente na Floresta Amazônica. Assim, um componente chave para este estudo é a capacidade de identificar e quantificar estatisticamente a associação entre características da semente e as variáveis ambientais: precipitação média anual, temperatura média anual e sazonalidade. Esta tarefa é um desafio por um número de razões:

- i. Traços de sementes, aqui especialmente, o tamanho, possuem, às vezes, muita plasticidade e podem variar consideravelmente entre e dentro das árvores da mesma espécie. Esta plasticidade de certa forma adiciona erros aos dados e diminui a capacidade de análise estatística de mostrar os resultados de forma confiável.
- ii. Embora amplamente representativos das comunidades ecológicas da Região Amazônica, os dados primários utilizados nesta análise tendem a ser espacialmente agrupados de acordo com o financiamento, a capacidade técnica, acessibilidade e oportunidade - assim como em qualquer outro lugar do mundo. Uma consequência potencial desta aglutinação é que as coletas realizadas podem estar espacialmente próximas umas das outras e não podem, em sentido estrito, ser estatisticamente independentes (Legendre 1993). Isto é porque as árvores podem influenciar umas às outras (por exemplo, o crescimento de uma árvore pode influenciar o da sua vizinha). Além disso, as árvores da mesma localização possuem, mais ou menos, as mesmas condições físicas (clima, solo, etc.). Consequentemente, a análise estatística destes dados exige um exame cuidadoso.
- iii. Embora o conjunto de dados utilizado no presente estudo tenha mais de 200 gêneros. Não podemos considerar que a classificação taxonômica dos dados primários do GBIF está correta, uma vez que alguns pesquisadores que contribuem para esse banco de dados podem não ser botânicos taxonomistas, o que pode ocasionar erros de nomenclatura e na classificação nos nossos gêneros, gerando erros nas análises.

Entretanto, assumimos que estes erros são comuns em inventários de árvores da Floresta Amazônica (ter Steege et al. 2013). Além disso, utilizamos em nossas análises, gêneros frequentemente mais amostrados na floresta, isto é, mais fáceis de serem encontradas nas coletas de campo e que possuem exemplares em herbários, facilitando o trabalho de identificação dos coletores.

- iv. Von Teichmam & Van Wyk (1991) afirmaram que a morfologia de sementes e frutos apresenta, normalmente, pequena plasticidade fenotípica. Por isto, caracteres embriológicos são usualmente constantes dentro dos gêneros, funcionando como significativos indicadores de afinidades taxonômicas. Então, na realização deste trabalho foi necessário considerar cuidadosamente o nível taxonômico na análise - ou seja, a filogenia precisou ser controlada em algumas das nossas análises estatísticas. Isso foi feito porque os traços de sementes – aqui, o tamanho – podem ser conservadas dentro de linhagens taxonômicas. Por exemplo, a Família *Fabaceae* que possui um padrão quase universal de sementes grandes.

As limitações acima representam complicações para qualquer análise estatística da distribuição macrogeográfica e das associações ambientais de tamanho de sementes da Amazônia são um desafio, mas que não é impossível de resolver. Nesta seção, será descrito em detalhes as fontes de dados, a criação do banco de dados do tamanho de sementes, e, finalmente, os procedimentos estatísticos que permitem o reconhecimento e interpretação adequada das correlações ambientais com o tamanho da semente.

### **3.2 Uso do GBIF (Global Biodiversity Information Facility) para a construção do banco de dados**

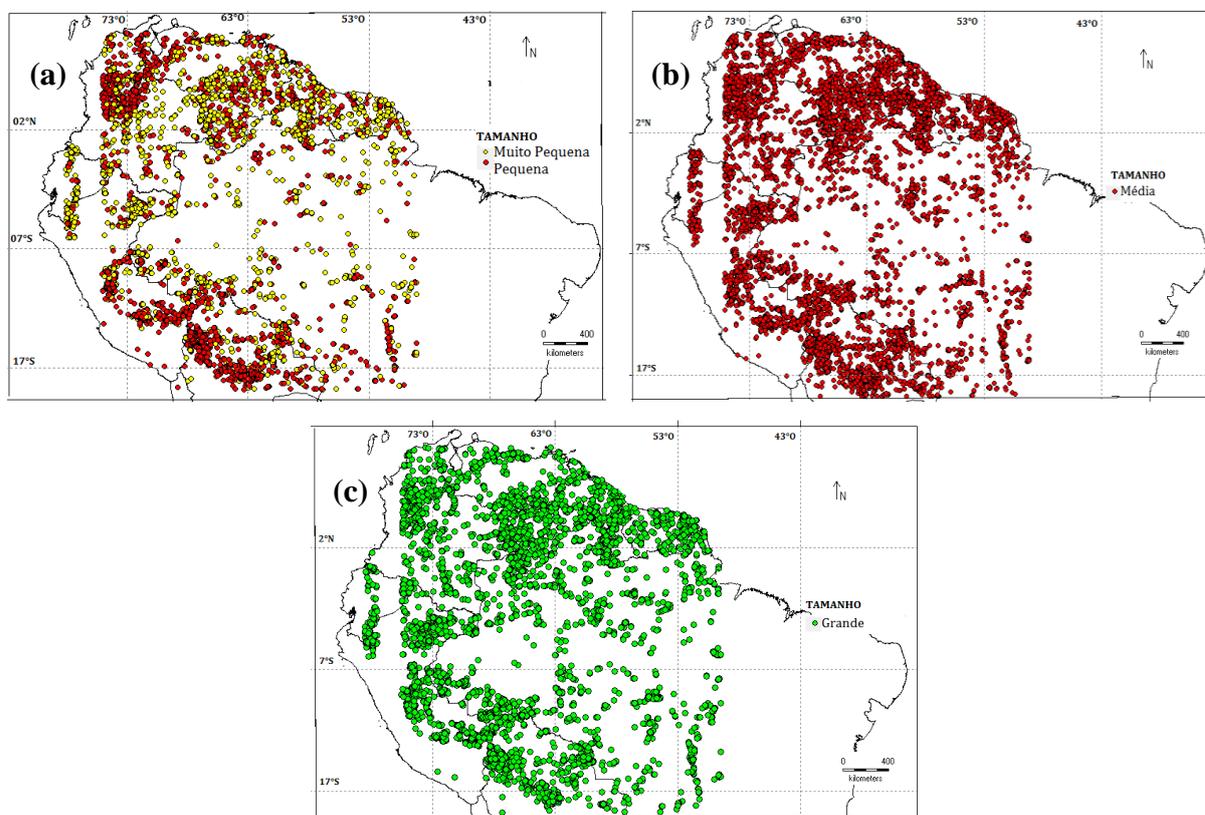
O GBIF (<http://www.gbif.org/>) é um facilitador de informação que está garantindo o aumento da disponibilidade de registros primários da biodiversidade terrestre, conectando coletas de dados de diversas instituições de pesquisa por todo o mundo que aceitaram compartilhar seus dados em um esquema de acesso comum (Otegui et al. 2013). Pois apesar do consenso sobre o livre acesso dos dados que as comunidades científicas e de conservação defendem, o acesso efetivo a esses dados continua a ser problemático, podendo ser devido à falta de consciência do pesquisador, falta de capacidade técnica, ou até mesmo na preocupação em reter os dados por interesse pessoal ou organizacional (Moritz et al. 2011).

Os facilitadores de dados representam uma iniciativa (instituição, banco de dados, projeto) que conecta diferentes fontes de dados num quadro comum, permitindo um acesso fácil a todo o conjunto de dados podendo ser extremamente úteis em coletas de dados para estudos globais (Otegui et al. 2013; Guralnick et al. 2007). O GBIF foi proposto pela Organização para a Cooperação e Desenvolvimento Econômico (OCDE), tendo sido criado formalmente pelos governos em 2001, com o objetivo de fazer com que dados primários em biodiversidade do mundo tornarem-se livres e universalmente disponíveis através da Internet (GBIF 2006).

Por meio de seu website, o GBIF compartilha seus dados livremente por centenas de instituições em todo o mundo, tornando-se o maior banco de dados de biodiversidade na Internet ([www.gbif.org/](http://www.gbif.org/)). Através de uma rede global de 57 países e 47 organizações, o GBIF promove e facilita a mobilização, o acesso, a descoberta e o uso de informações sobre a ocorrência de organismos ao longo do tempo e por todo o planeta (Otegui et al. 2013). A iniciativa funciona, entre outras coisas, como um agregador de informações sobre a biodiversidade e, no momento da escrita deste trabalho (janeiro de 2014), permitia o acesso a mais de 417 milhões de registros primários para mais de um milhão de espécies fornecidos por colaboradores como países, organizações inter-governamentais ou internacionais, ou ainda organizações com uma missão global/internacional/regional.

Os mapas a seguir referem-se aos pontos de registros de ocorrência dos indivíduos pertencentes aos gêneros utilizados neste trabalho obtidos da base dados do GBIF utilizado neste estudo por toda a região Amazônica:

**Figura 6 – Registros de ocorrência recuperados do GBIF por toda a bacia Amazônica de cada um dos gêneros botânicos estudados neste trabalho. (a) Registros de gêneros com sementes muito pequenas e pequenas, (b) Gêneros com sementes médias e (c) Gêneros com sementes grandes.**



Fonte: Autor da dissertação, 2014.

### 3.3 A escolha das hipóteses

No presente trabalho foi realizado um teste de hipóteses funcionais sobre o tamanho da semente. Essas hipóteses foram coletadas na literatura, a partir de uma série de artigos científicos de estudos realizados por todo o mundo. As hipóteses serviram para responder duas perguntas científicas importantes para o trabalho:

1. Existem relações entre tamanho da semente e variáveis de precipitação, temperatura e sazonalidade em gêneros de árvores da Floresta Amazônica?
2. Existem padrões macrogeográficos de distribuição do tamanho de sementes em árvores na Amazônia?

Para responder às perguntas, foi testada a seguinte hipótese sobre o significado adaptativo do tamanho de sementes na Amazônia:

- Tamanho das sementes está correlacionado com variáveis climáticas de temperatura, precipitação e sazonalidade.

### 3.4 A escolha das variáveis climáticas

A escolha das variáveis climáticas foi realizada de acordo com a hipótese adaptativa utilizada neste estudo e que representa alguma importância nas características funcionais de sementes, aqui, especificamente, o tamanho. As variáveis utilizadas estão em conformidade com a metodologia de Malhado et al. (2009a, 2009b). Listamos as seguintes variáveis para este estudo: Temperatura, Precipitação e Sazonalidade (coeficiente de variação da sazonalidade da precipitação).

As métricas de precipitação e temperatura foram recuperadas automaticamente e compiladas a partir do banco de dados do WorldClim (<http://www.worldclim.org/bioclim>) (Hijmans et al. 2005). Das 19 variáveis desse banco de dados – chamadas variáveis “bioclimáticas” – foram analisadas a temperatura média anual (BIO1), a precipitação média anual (BIO12) e o coeficiente de variação da sazonalidade da precipitação (BIO15). Os dados climáticos do WorldClim foram obtidos por interpolação de dados observados entre 1950 e 2000 (média dos últimos 50 anos) com uma resolução espacial de 30 segundos (~1km<sup>2</sup> no Equador), abrangendo das latitudes de 90° a -60° (excluindo a Antártica).

Os dados do WorldClim, originalmente em formato “generic grids”, foram transformados em netCDF. Após essa etapa, foi escrito um programa em linguagem NCL que lê individualmente cada uma das coordenadas de localização de uma árvore e identifica os valores de temperatura, precipitação e coeficiente de variação do pixel que engloba essa latitude e longitude. O programa escreve os dados extraídos em sequência em um arquivo formando uma tabela (onde as colunas são as variáveis e as linhas são os dados das diferentes localidades) e posteriormente esses dados foram exportados para o Excel para serem analisados.

### 3.5 A escolha e coleta dos dados

Realizou-se, para este trabalho, uma coleta de informações sobre o tamanho das sementes, este traço funcional foi escolhido devido à facilidade de ser encontrada uma maior quantidade de dados e pela potencial associação ecológica com as variáveis climáticas.

Toda a coleta de informações desse traço funcional deu-se através de dados secundários de um guia que já possuía dados coletados em trabalho realizado pelos autores (Tabela 1).

**Tabela 3 - Fonte de dados usados neste trabalho e o total de gêneros coletados**

| Fonte de Dados  | Total de gêneros |
|---|------------------|
| Livro Seed of Amazonian Plants (Cornejo e Janovec 2010) | 208 gêneros      |

**Fonte: Autor da dissertação, 2014.**

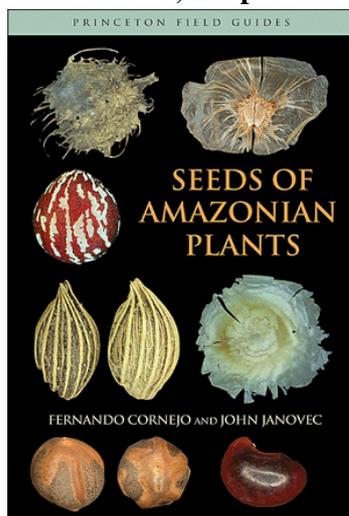
A seguir é descrito brevemente algumas informações do livro utilizado neste trabalho:

### **3.5.1 Livro Seed of Amazonian Plants de Cornejo F. e Janovec J.:**

Este guia ilustrado e fácil de usar oferece uma abordagem prática para identificação de sementes, mas não apenas delas, como também do hábito, tronco, casca, folhas, infrutescência e frutos de plantas da Amazônia, bem como informações sobre o uso e distribuição geográfica de cada um dos gêneros conhecidos. Abrange 544 gêneros e 131 famílias de plantas amazônicas. Além de incluir uma chave de identificação das sementes.

Por ser tão abrangente, este livro pode atuar como um contribuinte para a conservação do patrimônio natural, aprofundando nossa compreensão do mundo das plantas e aumentando a consciência sobre a importância que as plantas podem trazer para a vida. Infelizmente, até o momento, (novembro de 2013), o livro encontra-se disponível apenas em Inglês, entretanto, os autores acreditam que futuramente este guia poderá ser disponibilizado em Espanhol e Português.

**Figura 7 - Livro utilizado neste trabalho, dos professores Cornejo e Janovec (2010)**



Fonte: <<http://press.princeton.edu/images/k9139.gif>>.

### 3.6 Medindo e classificando o tamanho da semente

Neste estudo, a seguinte metodologia foi adotada:

- i. A lista das espécies utilizadas neste trabalho foi gerada;
- ii. Usou-se o *Guia Seeds of Amazonian Plants*, de Cornejo e Janovec (2010), as informações sobre tamanho de praticamente todos os gêneros usados neste estudo foram encontradas aqui;
- iii. Buscamos dados de ocorrência dos indivíduos de cada gênero por toda a Região Amazônica no GBIF;
- iv. Inserimos os dados abióticos de precipitação, temperatura e sazonalidade através do BIOCLIM em cada um dos pontos de ocorrência;
- v. Realizamos as análises estatísticas de correlação entre os dados abióticos e os dados de tamanho de semente.

Abordagens para quantificar o tamanho da semente podem ser divididas em duas grandes classes: aquelas que usam categorias qualitativas de tamanho (por exemplo, pequena, média, grande, etc.) e aquelas que descrevem o tamanho com índices descritores matemáticos (por exemplo, medindo comprimento x largura x altura). Ambas as classes de abordagem tem limitações e é difícil comparar uma com a outra. Aqui, utilizamos apenas uma abordagem, escolhemos fazer as análises usando a abordagem qualitativa por ser mais abrangente e didaticamente melhor de ser entendida (Tabela 4).

No Guia *Seeds of Amazonian Plants* de Cornejo e Janovec (2010), também foram encontradas, algumas vezes, diferenças entre o tamanho da semente dentro do próprio gênero,

por exemplo, o gênero *Acacia* aparece em duas classificações, semente pequena e semente média; *Eugenia*: semente média e semente grande e o gênero *Strychnos* que recebeu as três classificações: sementes pequena, média e grande. O que acontece aqui é que houveram medições de várias espécies dentro de um só gênero, cada espécie, por sua vez, enquadrando-se em uma classificação própria. Desse modo, optou-se por excluir das análises esses gêneros com mais de uma classificação, pois seria impossível saber qual o tipo de semente para uma determinada espécie dentro desse gênero.

**Tabela 4 - Categorização e medição da característica “tamanho da semente” usadas neste trabalho**

| Category   | Guide Seed of Amazonian Plants |
|------------|--------------------------------|
| Very Small | < 0,5 cm                       |
| Small      | 0,5-0,99 cm                    |
| Medium     | 1-1,99 cm                      |
| Large      | > 2 cm                         |

Fonte: Autor da dissertação, 2014.

### 3.7 Análise Estatística

Os dados de ocorrência de indivíduos (baixados do GBIF e organizados por gênero), mostraram muita diferença no número de registros disponíveis entre os gêneros estudados, enquanto alguns possuíam mais de 100 pontos de ocorrência, outros possuíam pouco mais de dez. Além disso, a ocorrência de muitos registros dava-se em um mesmo ponto espacial ou em pontos bem próximos, o que configurava presença de autocorrelação espacial (Legendre 1993), para solucionar este desafio, calculamos a média dos valores médios das três variáveis climáticas (temperatura, precipitação e sazonalidade) para cada gênero estudado. Desse modo, eliminamos os problemas que poderiam aparecer nos resultados em função das limitações descritas no início deste parágrafo.

Outro desafio foi com a presença dos gêneros da família *Fabaceae* que é extremamente diversa, com espécies numericamente dominantes em muitas regiões da Amazônia. Desse modo, seguimos a metodologia de Malhado et al. (2010), realizamos as análises em dois conjuntos de dados distintos: i) com todos os gêneros coletados e, ii) todos os gêneros coletados exceto *Fabaceae*. Não haviam dados suficientes para testar a associação

entre as variáveis climáticas e o tamanho da semente dentro do conjunto de dados de *Fabaceae*.

A relação entre categorias de tamanho de semente e métricas climáticas (temperatura, precipitação e sazonalidade) foram investigadas usando análises da variância (ANOVA). Diferenças significativas entre categorias de tamanho de semente foram avaliadas pelos testes *post-hoc* de Tukey. Todas as análises foram realizadas usando o *software* STATISTICA 10.0. O nível de significância foi fixado em 5% (0,05) para todas as inferências estatísticas.

## REFERÊNCIAS

- Ackerly, D. D., & Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology letters*, *10*(2), 135–45.
- Algar, A. C., Kerr, J. T., & Currie, D. J. (2011). Quantifying the importance of regional and local filters for community trait structure in tropical and temperate zones. *Ecology*, *92*(4), 903–14.
- Antonelli, A. & Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, *60*, 403–414.
- Aarssen, L.W. (2005). Why don't bigger plants have proportionately bigger seeds? *Oikos*, *111*, 199–207.
- Azevedo-ramos, C., Galatti, U., & Marques, C. (2002). Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazonia: conservation implications. *Biological Conservation*, *103*, 103–111.
- Baker, T.R., Phillips, O.L., Malhi, Y., Almeida S., Arroyo, L. Di Fiore, A., Erwin, T., ... Martinez, R.V. (2004). Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* *359*(1443), 353–365.
- Baraloto, C., Forget, P.M., & Goldberg, D.E. (2005). Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, *93*(6), 1156–1166.
- Bates, J.M., Hackett J.S. & Cracraft J. (1995). Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on law distributions of Passerine birds. *Journal of Biogeography*, *25*, 783-793.
- Bengtsson, J. (1998). Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology*, *10*(3), 191–199.
- Cavender-Bares, J., Keen, A., & Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, *87*(7), 109–122.
- Coley, P. (1980). Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*, *284*, 545-546.
- Cornejo, F. & Janovec, J. (2010). *Seeds of Amazonian plants*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Cornwell, W. K., Schwilk, L. D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, *87*(6), 1465–1471.
- Cornwell, W. K., & Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, *79*(1), 109–126.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* *16*(11), 646–655.

- de Oliveira, A.A. & Daly, D.C. (1999). Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1245–1259.
- Drenovsky R.E., Richards J.H. (2005). Nitrogen addition increases fecundity in the desert shrub, *Sarcobatus vermiculatus*. *Oecologia* 143, 349–356.
- Emilio, T., Nelson, B.W., Schietti, J., Desmoulière, S. J.-M., Espírito Santo, H. M. V., & Costa, F. R. C. (2010). Assessing the relationship between forest types and canopy tree beta diversity in Amazonia. *Ecography*, 33(4), 738–747.
- Fenner M., & Thompson K. (2005). *The Ecology of Seeds*. Cambridge: Cambridge University.
- Foster, S. A., and C. H. Janson. (1985). The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 66, 773-780.
- Foster, S. A. (1986). On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review*, 52, 260-299.
- Global Biodiversity Information Facility (2006). Memorandum of Understanding. Available: [http://www.gbif.org/fileadmin/Temp\\_for\\_New\\_Web\\_Site/mou01-06.pdf](http://www.gbif.org/fileadmin/Temp_for_New_Web_Site/mou01-06.pdf). Accessed 2012 Mar 12.
- Govaerts, R. (2001). How many species of seed plants are there? *Taxon*, 50, 1085–1090.
- Grime, J.P, Mason, G., Curtis, A.V., Rodman J. & Band S.R. A comparative study of germination characteristics in a local flora. (1981). *Journal of Ecology*, 69(3), 1017-1059.
- Guralnick, R.P., Hill, A.W., Lane,M. (2007). Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment. *Ecology letters*, 10, 663–672.
- Hammond, D.S. & Brown, V.K. (1995). Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet Neotropical Forests. *Ecology*,76, 2544-2561.
- Hanley M.E., Unna J.E., Darvill B. Seed size and germination response: a relationship for fire-following plant species exposed to thermal shock. (2003). *Oecologia* 134, 18-22.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hodkinson, D. J., Askew, A. P., Thompson, K., Hodgson, J. G., Bakker, J. P., Bekker, R. M., & Sheffield, S. (1998). Ecological correlates of seed size in the British flora, *Functional Ecology*, 1, 762–766.
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35.

- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. a, Mora, a, Sevink, J., ... Antonelli, a. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330, 927–931.
- Hopkins, M. J. G. (2007). Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 34(8), 1400–1411.
- Hoshizaki K, Miguchi H. (2005). Influence of forest composition on tree seed predation and rodent response: a comparison of monodominant and mixed temperate forest in Japan. In: Forget P.M., Lambert J.E., Hulme P.E., Vander Wall S.B., eds. *Seed fate. Predation, dispersal and seedling establishment*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 253–267.
- Huante P., Rincón E., Acosta I. (1995). Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9, 849–858.
- Hubbell S.P. et al., (2008). How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 105, 11498–11504.
- Ibarra-manríquez, A. G., Ramos, M. M., Oyama, K., & Ramos, M. M. (2001). Seedling Functional Types in a Lowland Rain Forest in Mexico. *American journal of botany*, 88(10), 1801–1812.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 502-528.
- Jordan, C.F. (1985). *Soils of the Amazon rainforest*. In: Amazonia (ed. by G.T. Prance and T.E. Lovejoy), 83–94. Pergamon Press, Oxford.
- Kelly, C. K. (1995). International Association for Ecology Seed Size in Tropical Trees : A Comparative Study of Factors Affecting Seed Size in Peruvian Angiosperms. *Oecologia*, 102(3), 377-388
- Kooyman, R., Rossetto, M., Cornwell, W., & Westoby, M. (2011). Phylogenetic tests of community assembly across regional to continental scales in tropical and subtropical rain forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(5), 707–716.
- Lahoreau, G., Barot, S., Gignoux, J., Hoffmann, W. A., Setterfield, S. A., & Williams, P. R. (2006). Positive effect of seed size on seedling survival in fire-prone savannas of Australia, Brazil and West Africa. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 719-722.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74, 1659-1673.
- Leishman, M., and M. Westoby. (1994). Hypotheses on seed size: tests using semiarid flora of western New South Wales, Australia. *American Naturalist*, 143, 890-906.
- Leishman, M. R., Westoby, M. and Jurado, E. 1995. Correlates of seed size variation-a comparison among five temperate floras. *J. Ecol.* 83, 517-529.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T., & Westoby, M. (2000). The Evolutionary Ecology of Seed Size. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* (Ed. M. Fenner), 31-57. CAB International, Wallingford, UK.

- Macia, M.J. & Svenning, J.C. (2005). Oligarchic dominance in western Amazonian plant communities. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 613–626.
- Malhado, A.C.M., Malhi, Y., Whittaker, R. J., Ladle, R. J., Steege, H., Phillips, O. L. ... Laurance W.F. (2009a). Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees, *Biogeosciences*, 6, 1563–1576.
- Malhado, A.C.M., Whittaker, R. J., Malhi, Y., Ladle, R. J., ter Steege, H., Butt, N., ... Ramírez A., H. (2009b). Spatial distribution and functional significance of leaf lamina shape in Amazonian forest trees. *Biogeosciences*, 6(8), 1577–1590.
- Malhado, A.C.M., Costa, M. H., de Lima, F. Z., Portilho, K. C., & Figueiredo, D. N. (2009). Seasonal leaf dynamics in an Amazonian tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1161–1165.
- Malhado, A.C.M., Whittaker, R. J., Malhi, Y., Ladle, R. J., Ter Steege, H., Phillips, O., ... Ramírez-Angulo, H. (2010). Are compound leaves an adaptation to seasonal drought or to rapid growth? Evidence from the Amazon rain forest. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6), 852–862.
- Malhado, A.C.M., Malhi, Y., Whittaker, R. J., Ladle, R. J., Steege, H., Pitman, N. C. A., ... Carolina, N. (2012). Drip-tips are Associated with Intensity of Precipitation in the Amazon Rain Forest, *Biotropica*, 0(0), 1–10.
- Malhado, A.C.M., Ladle, R., Whittaker, R., Oliveira-Neto, J.A., Malhi, Y., & ter Steege, H. (2013). The Ecological Biogeography of Amazonia. *Frontiers of Biogeography*, 5(2), 103-112.
- Malhi, Y., Phillips, O.L., Lloyd, J., Baker, T., Wright, J., Almeida, S., Arroyo, L., Frederiksen, T., Grace, J., Higuchi, N., ... Vinceti, B. (2002). An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science*, 13, 439-450.
- Malhi, Y. & Wright, J. (2004). Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359, 311-329.
- Malhi, Y., Baker, T. R., Phillips, O. L., Almeida, S., Alvarez, E., Arroyo, L., ... Lloyd, J. (2004). The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology*, 10(5), 563–591.
- Malhi, Y., Wood, D., Baker, T. R., Wright, J., Phillips, O. L., Cochrane, T., ... Vinceti, B. (2006). The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12(7), 1107–1138.
- Martinez, N.D., (1996). Defining and measuring functional aspects of biodiversity. In: Gaston, K.J. (Ed.), *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell, Oxford, UK, 114-148.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178–185.

- Moles, A. T. and Westoby, M. (2003). Latitude, seed predation and seed mass. *J. Biogeogr.*, 30, 105-128.
- Moles A.T., & Westoby M. (2006). Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113, 91–105.
- Moles A.T., Leishman M.R. (2008). The seedling as part of a plant's life history strategy. In: Leck MA, Parker TV, Simpson RL, eds. *Seedling ecology and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, UK, 217–238.
- Moritz, T., Krishnan, S., Roberts, D., Ingwersen, P., Agosti, D., Penev, L., Cockerill, M., Chavan, V., (2011). Towards mainstreaming of biodiversity data publishing: recommendations of the GBIF Data Publishing Framework Task Group. *Bioinformatics*, 12, 1-10.
- Otegui J., Ariño A. H., Encinas M. A., Pando F., (2013). Assessing the Primary Data Hosted by the Spanish Node of the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). *Plos One*, 8(1), 1-15.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Extinction and the loss of functional diversity. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B, Biol. Sci.*, 269(1501), 1721–1727.
- Petchey, O. L. et al. (2009). A functional guide to functional diversity measures. In: Naeem, S. et al. (eds), Biodiversity and human impacts. *Oxford Univ.*
- Phillips, O. L., Baker, T. R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, W. F., ... Vinceti, B. (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 359(1443), 381–407.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J.W., Silman, M.R., Núñez, P., Neill, D.A., Cerón, C.E., Palacios, W.A. & Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian Terra Firme forests. *Ecology*, 82, 2101–2117.
- Poos, M.S., Walker S.C. and Jackson D.A. (2009). Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology*, 90(2), 341-347.
- Poorter L., & Rose S. (2005). Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a metaanalysis for rain forest tree species. *Oecologia* 14, 378–387.
- Poorter, A. L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Harms, E., ... Wright, I. J. (2008). Are Functional Traits Good Predictors of Demographic Rates? Evidence from Five Neotropical Forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.
- Queenborough, S. A., Mazer, S. J., Vamosi, S. M., Garwood, N. C., Valencia, R., & Freckleton, R. P. (2009). Seed mass, abundance and breeding system among tropical forest species: do dioecious species exhibit compensatory reproduction or abundances? *Journal of Ecology*, 97(3), 555–566.
- Rebelo, C. F., and Williamson G. B.. 1996. Driptips vis-à-vis soil types in central Amazonia. *Biotropica*, 28, 159–163.

- Saatchi, S., Buermann, W., ter Steege, H., Mori, S., & Smith, T. B. (2008). Modeling distribution of Amazonian tree species and diversity using remote sensing measurements. *Remote Sensing of Environment*, 112(5), 2000–2017.
- Sombroek, W. (2000). Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica*, 30, 81–100.
- Soriano, D., Orozco-Segovia, A., Márquez-Guzmán, J., Kitajima, K., Gamboa-de Buen, A., & Huante, P. (2011). Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Annals of botany*, 107(6), 939–51.
- Stephenson, N. L., & Mantgem, P. J. (2005). Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecology letters*, 8(5), 524–31.
- Stevens, R. D., Cox, S. B., Strauss, R. E., & Willig, M. R. (2003). Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6(12), 1099–1108.
- Stropp, J., ter Steege, H., & Malhi, Y. (2009). Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography*, 32(1), 46–54.
- Tautenhahn, S., Heilmeyer, H., Götzenberger, L., Klotz, S., & Wirth, C. & Kühn, I. (2008). On the biogeography of seed mass in Germany-distribution patterns and environmental correlates. *Ecography*, 31, 457–468.
- ter Steege, H., & Hammond, D.S. (2001). Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology*, 82(11), 3197–3212.
- ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., Hout, P. V. and, Douglas, C., ... Mogollon, H. (2003). A spatial model of tree  $\alpha$ -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*, 12, 2255–2277.
- ter Steege, H., Pitman, N. C. a, Phillips, O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., ... Vásquez, R. (2006). Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443(7110), 444–447.
- ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomao, R. P., Guevara, J. E., ... Molino, J.F. (2013). Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342, (6156), 1243092–1243092.
- Turner, I. M. (1990). The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 469–478.
- Tilman D. (2001). *Functional Diversity*. Encyclopedia of biodiversity, 109–120.
- Venable, D., & Brown, J. (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, 131(3), 360–384.

- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M., Foster, R.D. (2003). Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology*, *91*(4), 563-577.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892.
- Von Teichmamm, I. & Van Wyk, A.E. (1991). Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy recalcitrance. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *105*, 211-237.
- Voss, R., & Emmons, L. (1996). *Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests : a preliminary assessment*. New York: American Museum of Natural History.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* *199*, 213–227.
- 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*(1), 125–159.
- Westoby, M. & Wright, I.J. (2006). Land–plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, *21*, 261–268.
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 273–309.

#### 4. CLIMATOLOGICAL CORRELATES OF SEED SIZE IN AMAZONIAN FOREST TREES

OLIVEIRA-NETO, J.A., MALHADO, A.C.M., LADLE, R.J., PINTO, L. B. & DIAS, L.

##### Keywords

Amazonia; functional traits; GBIF; *Fabaceae*; recruitment hypothesis

---

##### OLIVEIRA NETO, J.A.

(corresponding author, atanasioeoliveira@yahoo.com.br); **MALHADO, A.C.M.** (anaclaudiamalhado@gmail.com). Federal University of Alagoas – Institute of Biological and Health Sciences – Maceió, Alagoas – Brazil.

##### LADLE, R.J.

(richard.ladle@ouce.ox.ac.uk). Oxford University - School of Geography and the Environment, UK.

##### PINTO, L.B.

(luciana.meteoro@gmail.com). Federal University of Pelotas - Department of Meteorology – Pelotas, Rio Grande do Sul – Brazil.

##### DIAS, L.

(liviacrisdias@gmail.com). Federal University of Viçosa – Department of Meteorology – Viçosa, Minas Gerais – Brazil.

##### ABSTRACT

**Question:** There are relationships between seed size and the variables of precipitation, temperature and seasonality at the biome scale in Amazon forest tree genera?

**Location:** Amazon basin.

**Methods:** We use a combination of GBIF records, climatic data from BIOCLIM and seed size categories derived from the literature.

**Results:** As predicted, tree genera with very small seeds were associated with lower precipitation, lower temperatures and higher seasonality, the opposite patterns being observed for trees with large seeds. These correlations remained when the numerically dominant (and ecologically specialised) *Fabaceae* were removed from the analysis.

**Conclusion:** Based on our findings, it seems probable that Amazonian tree genera with smaller seeds occur more frequently in transitional or seasonal forests (more cold and dry) and genera with large seeds are associated with more climatically stable rainforests (more warm and moist). Furthermore, our results are broadly consistent with the 'recruitment hypothesis', which predicts that large seeds have a competitive advantage in closed canopy forest vegetation.

## 4.1 INTRODUCTION

Seed size is a result of multiple selective pressures and trade-offs (Stearns 1992). Perhaps the most fundamental of these trade-offs is that between offspring size, growth and survivorship (Weiner et al. 1997; Tungate et al. 2002) - large seeds produce larger seedlings, however, the growth of these seedlings is typically slower (Baraloto et al. 2005; Gyllenberg et al. 2008). All other things being equal, larger seeds also have an increased chance of becoming established under unfavourable conditions such as low light (Baker 1972; Venable & Brown 1988; Arellano & Peco 2012). Indeed, in his review of the evolution of seed size, Eriksson (2008) identifies the recruitment advantage accrued by larger seeds under closed canopies as one of the main drivers of temporal shifts in seed size. The so called 'recruitment hypothesis' is partially supported by shifts in seed size observed in paleoecological record in association with vegetation shifts (Eriksson et al. 2000). Likewise, Moles et al. (2005) described significant positive correlations between seed mass, temperature and, especially precipitation in their global analysis.

Seeds have a range of other functions including dispersal (in time and space) that may also influence the optimal size of a seed within a given environment and a given dispersal mode (Benkman 1995). Size effects germination, although the relative effects of seed size are distinctly variable. In small seeds germination typically occurs earlier and more rapidly than large seeds (Tungate et al. 2002). Moreover, under higher temperatures small seeds may have a higher capacity to germinate (Hanley et al. 2003). In tree species, by contrast, larger seeds appear to have an advantage in germination, seedling survival and growth (Baskin & Baskin 1998). Moreover, larger seeds may also have an advantage in fire prone environments due to their ability to emerge from deeper levels within the seed bank where they are insulated against high above-ground temperatures (Hanley et al. 2003).

Given the diverse selective pressures and trade-offs it is unsurprising that seed weight varies across 10.5 orders of magnitude among flowering plants (Stearns 1992). Such abundant variation between species also means that seed size is an excellent functional trait (any characteristic that may have adaptive significance (McIntyre et al. 1999) for macrogeographic analysis. In context of evolutionary ecology, variation in trait patterns across environmental gradients can be used to infer adaptive function (Carlson et al. 2011; McLachlan & Ladle 2011). For example, Malhado et al. (2012) recently investigated the

functional significance of a drip-tips in the leaves of Amazonian rain forest trees by seeking associations between the frequency of drip-tips (at a plot level) and a range of climatic variables. They reported that proportion of species and individuals with drip-tips was most strongly correlated with precipitation of the wettest trimester supporting the hypotheses that drip tips facilitate drainage and help prevent splash erosion. Studies on the geographic distribution of leaf traits in the Amazon in relation to climatic and edaphic variables generated similar insights into the adaptive function (Malhado et al. 2009a; Malhado et al. 2009b; Malhado et al. 2010).

Although seed traits in Amazonian trees have not been subjected to the same rigorous analysis as the leaf studies (above), there is good evidence for strong geographic trends in several variables, including seed mass. Using plot-based data, Ter Steege et al. (2006) identified a gradient in seed size that was associated with changes in soil fertility driven by the fact that, at the Guiana (eastern Amazonia) shield end of the gradient, soils are poorer. The same study indicated that the Fabaceae family has a high seed mass, possibly as an adaptation to nutrient-poor soils (ter Steege et al. 2006). On a more local scale of analysis, Michalski et al. (2007) assessed the influence of forest disturbance on floristic composition and the abundance of tree functional groups in 21 separate forest fragments and two continuous forest sites in Brazilian Amazonia. They found that large fragments retained more hardwood species while small-seeded softwood ‘pioneer’ species were favored in smaller fragments (Michalski et al. 2007). This data is also broadly congruent with the recruitment hypothesis given that larger fragments are likely to have more closed canopies, generating stronger selection for tree species with larger seeds.

In this study, we analyze the macrogeographic distribution of seed size in Amazonia and, following Malhado et al. (2009a,b; 2010; 2012), test for associations between trait values and climate variables. Specifically, we test the hypothesis that genera with larger seeds are associated with higher temperatures, higher precipitation and lower seasonality. Our reasoning is that these variables will be associated with more closed canopies where competition for light is stronger. Conversely, we predict that Amazonian trees with small seeds will be associated with lower temperatures, lower precipitation and higher seasonality.

## 4.2 MATERIAL AND METHODS

### 4.2.1 Study Area and Building of the Database

The study area was defined by the geographical limits of Amazon basin. This is the largest continuous area of tropical forest and the most species-rich biome on the planet (Hoorn et al. 2010; Malhado et al. 2013). Data collection were performed in three distinct phases: i) retrieval of seed size information for Amazonian trees; ii) construction of a geospatial database for Amazonian trees for which seed size data were available, and; iii) retrieval of environmental data.

Generally, approaches to quantify the seed size can be divided into two classes: those that use qualitative categories size (e.g., small, medium, large, etc.) and those that use quantitative measurements (e.g. volume, weight). Although quantitative values would allow a more powerful analysis, they are not available for the vast majority of Amazonian trees. Consequently, we use four ordinal size categories as described in Cornejo and Janovec's (2010) recent book "Seeds of Amazonian Plants": very small (<0.5cm), small (0.5-0.99cm), medium (1-1.99cm), large (>2cm).

Data were collected at the genus level for two reasons: i) species within a genus typically have similar seed size and analysis at the species level may therefore bias the dataset (c.f. Harvey et al. 1995); ii) data often do not exist at the species level. Genera that have a wide range of seed sizes (e.g., *Acacia*, *Eugenia* and *Strychnos*) were excluded from the analysis.

### 4.2.2 Collection of climatic variables

The choice of climatic variables was performed according to the adaptive assumptions used in this study and represents some importance functional characteristics of seeds. Variables used are in accordance with the methodology of Malhado et al. (2009a, 2009b). We list the following variables for this study: Precipitation, Seasonality (coefficient of variation of seasonal rainfall) and temperature. Spatial variation of seed size and associated biophysical parameters was explored through GBIF (Global Biodiversity Information Facility) - <http://www.gbif.org/> - records.

For each point of latitude and longitude that identifies the location of a tree that we collect in GBIF, the values of climate variables WorldClim Global Database -

<http://www.worldclim.org/bioclim> - (Hijmans et al. 2005) were obtained. Of the 19 variables that database – called “bioclimatic” variables – were analyzed temperature (°C), precipitation (mm year<sup>-1</sup>) and coefficient of variation of seasonal rainfall (%). Climatic data WorldClim were obtained by interpolation of data observed between 1950 and 2000 (mean of the last 50 years) with a spatial resolution of 30 seconds (~ 1km<sup>2</sup> in Ecuador) covering the latitudes of 90° -60°.

#### 4.2.3 Statistical Analysis

The Fabaceae are exceedingly species diverse and numerically dominant in many regions of the Amazon. Thus, following Malhado et al. (2010) we conducted the analysis on two separate datasets: i) all valid genera, and; ii) all valid genera except the Fabaceae. There was insufficient data to test for associations between climatic variables and seed size within the Fabaceae. The relationship between seed size categories and climate metrics (temperature, precipitation and seasonality) were investigated using one way analysis of variance (ANOVA). Significant differences between seed size categories were assessed by Tukey post-hoc tests. All analyses were performed using STATISTICA (version 10.0). Significance level was set at 5% (0.05) for all inferential statistics.

### 4.3 RESULTS

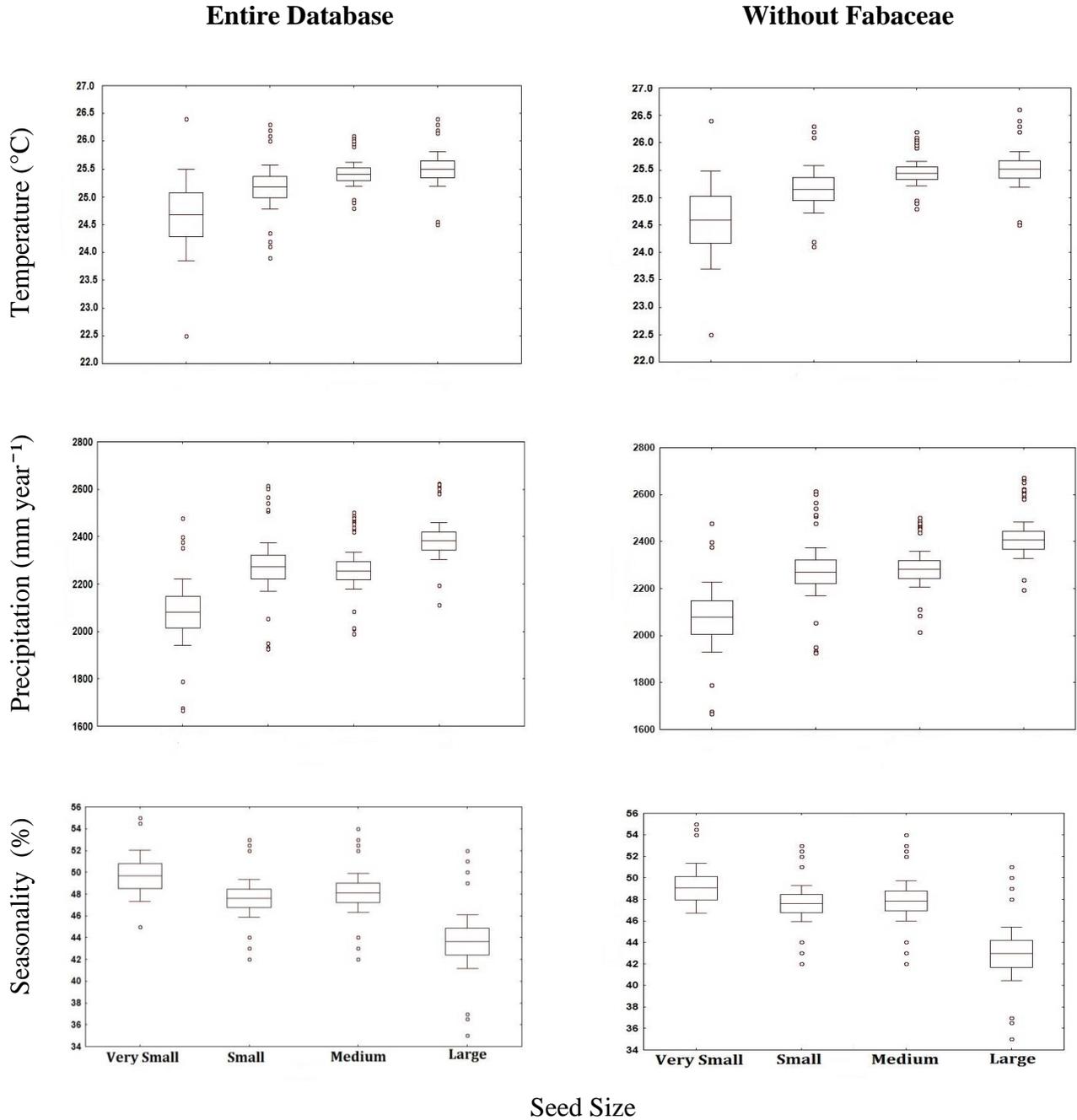
Seed category data were retrieved for 208 Amazonian tree genera distributed among 75 families. Of these genera, 13.2% were classified as possessing very small seeds, 21.9% small seeds, 40.1% medium seeds and 24.6% large seeds. We retrieved 330,403 records of individual trees from the GBIF distributed throughout the Amazon basin. Of these records, 14.5% had very small seeds, 10.7% small seeds, 34.9% medium seeds and 39.8% large seeds. *Fabaceae* (n=16); *Annonaceae* (n=12); *Euphorbiaceae* (n=12) and *Rubiaceae* (n=11) were the families with the more frequent genera in the database.

Within the *Fabaceae*, 13.3% of genera had very small seeds, 33.3% had small seeds, 33.3% had medium seeds and 20.0% had large seeds. A total of 105,512 *Fabaceae* were retrieved from the GBIF, of which 21.3% had very small seeds, 25.7% had small seeds, 34.8% had medium seeds and 18.3% had large seeds.

For the entire database, seed size was significantly associated with temperature (F=2.822, DF=3, P=0.04), precipitation (F=4.446, DF=3, P=0.005) and seasonality (F=4.867,

DF=3, P=0.003). Tukey tests revealed that genera classified as having very small seeds occurred, on average, in significantly colder, drier and more seasonal sites (Figure 1). Likewise, the same pattern of association of seed size with temperature (F=3.291, DF=3, P=0.022), precipitation (F=5.328, DF=3, P=0.002) and seasonality (F=5.332, DF=3, P=0.002) was found for the database that did not include the Fabaceae. Genera with very small seeds were, on average, associated with significantly colder and drier sites than genera with medium or large seeds, and with sites of greater seasonality than genera with large seeds (Figure 1).

**Figure 8 - Mean climatic conditions (temperature, precipitation, seasonality) experienced by genera grouped by seed size characteristics (very small, small, medium and large): a,b,c = entire database; d,e,f = database with Fabaceae excluded. See text for details.**



Fonte: Autor da dissertação, 2014.

#### 4.4 DISCUSSION

Our study found a relatively higher frequency of genera within the Fabaceae. In general, this pattern was expected, in agreement with other studies on Amazonian trees, given that this family is, in fact, the most abundant and may have a quarter of all trees in the Amazon region (ter Steege et al. 2006). Silva et al. (1989) estimate that in the Amazon, the family Fabaceae can contain about 1200 species distributed in about 140 genera represented by shrub forms, trees, vines, herbaceous and aquatic plants. In terms of global biodiversity, Lewis et al. (2005) estimated 19.325 species distributed in 727 genera. However, these numbers may still underestimate the total of Fabaceae species present in the region given their prevalence, plasticity, adaptability, endemism, etc.

Our results clearly show that Amazonian tree genera with smaller seeds tend to be found in sites with lower temperature, lower annual precipitation and more seasonality. Conversely, genera with larger seeds are associated with warmer, wetter sites with less seasonality. To interpret these results it is necessary to place them within the bioclimatic context of Amazonia. Lowland forests of the region have a mean annual temperature of 26 °C and a mean annual precipitation of approximately 2400 mm (Malhi & Wright 2004). However, whereas temperature is generally stable across the region, precipitation shows considerable spatial variation, ranging from >3000 mm in North West Amazonia to <1500 mm at forest–savanna transition zones (Malhi & Wright 2004; Malhi et al. 2009). Amazonian seasonal tend to have higher annual precipitation (>1500) but diverge from rainforest in having a higher maximum climatological water deficit (Malhi et al. 2009). Based on these findings, it seems probable that Amazonian tree genera with smaller seeds occur more frequently in transitional or seasonal forests and genera with large seeds are associated with more climatically stable rainforests.

If the above supposition is correct then the results of this study could be broadly interpreted as supporting the “recruitment hypothesis”: large seeds have a competitive advantage under closed canopies (Eriksson 2008). Seed size is typically positively correlated with nutrient reserves, germination success, and seedling size (Leishman et al. 2000). Thus, the increased reserves in larger seeds may provide a competitive advantage, especially in habitats (such as closed canopy rainforest) where competition between seedlings for light gaps is intense (Eriksson 2008). Seasonal forest and transitional forests necessarily have more light gaps, potentially shifting the optimal strategy, *ceteris paribus*, in favour of greater production of smaller seeds.

The above hypothesis, while plausible, rests on the assumption that contemporary climatic conditions broadly represent historic conditions to the degree that the spatial distribution of the trait of interest reflects past selection (Malhado et al. 2009a; Malhado et al. 2009b; Malhado et al. 2010). The rapidly changing climate in the Amazon (Malhi et al. 2008) weakens this assumption and, by extension, adds considerable noise to the data. Moreover, the frequent co-existence of both large and small seeded genera within sites clearly indicates that many other factors, especially growth form and dispersal mode (Moles et al. 2005), play an important role in the evolution of seed size. Nevertheless, the strong patterns uncovered in the present study suggest that, even within a biome, variation in basic climatic parameters may be sufficient to influence spatial variation in seed size.

Even though a strong environmental signal was detected, there is a need for further studies beyond the necessarily crude analysis adopted herein. For example, data quality would be augmented considerably if a quantitative data on seed size was available for the majority of Amazonian tree species. Moreover, GBIF records are, inevitably, spatially biased and there are huge swathes of the Amazon which are poorly sampled or even unknown (Hopkins 2007). The GBIF is also biased in terms of the representation of different taxa within the database – a more systematic analysis of the environmental correlates of seed size would be possible if such data could be retrieved for trees within one of the extensive permanent plot networks within the Amazon, such as RAINFOR (Peacock et al. 2007) or ATDN (Stropp et al. 2009). Finally, it would also be interesting to explore associations of seed size with other climatic and biophysical variables. Nevertheless, despite these weaknesses the strongly significant results obtained in the current study suggest that climatic conditions have contributed to seed size evolution among Amazonian trees and, by extension, seed size may be a useful predictor of vulnerability/resilience to the climatic changes currently sweeping through the world's largest tropical forest.

## REFERENCES

- Arellano, G. & Peco, B. (2012). Testing the role of seed size in annual legume seedling performance under experimental autumn moisture conditions. *Journal of Vegetation Science*, 23, 690-697.
- Baker, H.G. (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53, 997-1010.
- Baraloto, C., Forget, P.M. & Goldberg, D.E. (2005). Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, 93, 1156-1166.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*, Academic Press, New York.
- Benkman, C.W. (1995). Wind dispersal capacity of pine seeds and the evolution of different seed dispersal modes in pines. *Oikos*, 73, 221-224.
- Carlson, J.E., Holsinger, K.E. & Prunier, R. (2011). Plant responses to climate in the Cape Floristic Region of South Africa: evidence for adaptive differentiation in the Proteaceae. *Evolution*, 65, 108-124.
- Cornejo, F. & Janovec, J. (2010). *Seeds of Amazonian plants*, Princeton University Press, Princeton.
- Eriksson, O. (2008). Evolution of seed size and biotic seed dispersal in angiosperms: paleoecological and neoecological evidence. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 863-870.
- Eriksson, O., Friis, E.M. & Löfgren, P. (2000). Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the Early Cretaceous to the Late Tertiary. *The American Naturalist*, 156, 47-58.
- Gyllenberg, M., Kisdi, É. & Utz, M. (2008). Evolution of condition-dependent dispersal under kin competition. *Journal of mathematical biology*, 57, 285-307.
- Hanley, M.E., Unna, J.E. & Darvill, B. (2003). Seed size and germination response: a relationship for fire-following plant species exposed to thermal shock. *Oecologia*, 134, 18-22.
- Harvey, P.H., Read, A.F. & Nee, S. (1995). Why ecologists need to be phylogenetically challenged. *Journal of Ecology*, 83, 535-536.

- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hopkins, M.J. (2007). Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 34, 1400-1411.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., ... Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. & Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2, 31-57.
- Lewis, G.P.; Schrire, B.; Mackinder, B.; Lock, M.(2005). *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, U.K.
- Malhado, A. C. M., Ladle, R., Whittaker, R., Oliveira-Neto, A., Malhi, Y., & ter Steege, H. (2013). The Ecological Biogeography of Amazonia. *Frontiers of Biogeography*, 5, 103-112.
- Malhado, A.C.M., Malhi, Y., Whittaker, R.J., Ladle, R.J., ter Steege, H., Fabre, N.N., Phillips, O., Laurance, W.F., Aragao, L., Pitman, N.C.A., Ramirez-Angulo, H. & Malhado, C.H.M. (2012). Drip-tips are Associated with Intensity of Precipitation in the Amazon Rain Forest. *Biotropica*, 44, 728-737.
- Malhado, A.C.M., Whittaker, R.J., Malhi, Y., Ladle, R.J., ter Steege, H., Phillips, O., Aragao, L., Baker, T.R., Arroyo, L., Almeida, S., Higuchi, N., Killeen, T.J., Monteagudo, A., Pitman, N.C.A., Prieto, A., Salomao, R.P., Vasquez-Martinez, R., Laurance, W.F. & Ramirez-Angulo, H. (2010). Are compound leaves an adaptation to seasonal drought or to rapid growth? Evidence from the Amazon rain forest. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 852-862.
- Malhado, A.C.M., Malhi, Y., Whittaker, R.J., Ladle, R.J., ter Steege, H., Phillips, O.L., Butt, N., Aragao, L., Quesada, C.A., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Peacock, J., Lopez-Gonzalez, G., Baker, T.R., Anderson, L.O., Almeida, S., Higuchi, N., Killeen, T.J., Monteagudo, A., Neill, D., Pitman, N., Prieto, A., Salomao, R.P., Vasquez-Martinez, R. & Laurance, W.F. (2009a). Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees. *Biogeosciences*, 6, 1563-1576.

- Malhado, A.C.M., Whittaker, R.J., Malhi, Y., Ladle, R.J., ter Steege, H., Butt, N., Aragao, L., Quesada, C.A., Murakami-Araujo, A., Phillips, O.L., Peacock, J., Lopez-Gonzalez, G., Baker, T.R., Anderson, L.O., Arroyo, L., Almeida, S., Higuchi, N., Killeen, T.J., Monteagudo, A., Neill, D.A., Pitman, N.C.A., Prieto, A., Salomao, R.P., Vasquez, R., Laurance, W.F. & Ramirez, H. (2009b). Spatial distribution and functional significance of leaf lamina shape in Amazonian forest trees. *Biogeosciences*, *6*, 1577-1590.
- Malhi, Y., Aragão, L.E., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C. & Meir, P. (2009). Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*, 20610-20615.
- Malhi, Y., Roberts, J.T., Betts, R.A., Killeen, T.J., Li, W. & Nobre, C.A. (2008). Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, *319*, 169-172.
- Malhi, Y. & Wright, J. (2004). Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *359*, 311-329.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T. (1999). Disturbance response in vegetation—towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, *10*, 621-630.
- McLachlan, A.J. & Ladle, R.J. (2011). Barriers to adaptive reasoning in community ecology. *Biological Reviews*, *86*, 543-548.
- Michalski, F., Nishi, I. & Peres, C.A. (2007). Disturbance-Mediated Drift in Tree Functional Groups in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica*, *39*, 691-701.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Pitman, A.J. & Westoby, M. (2005). Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*, 10540-10544.
- Peacock, J., Baker, T., Lewis, S., Lopez-Gonzalez, G. & Phillips, O. (2007). The RAINFOR database: monitoring forest biomass and dynamics. *Journal of Vegetation Science*, *18*, 535-542.
- Silva, M. F.; Carreira, L. M. M.; Tavares, A. S.; Ribeiro, I. C.; Jardim, M. A. G.; Lobo, M.G.A. and Oliveira, J.O. (1989). As leguminosas da Amazônia Brasileira. *Acta Botânica Brasílica*, *2*, 193-237.

- Stearns, S.C. (1992). *The evolution of life histories*, Oxford University Press, New York.
- Stropp, J., Ter Steege, H. & Malhi, Y. (2009). Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography*, 32, 46-54.
- Ter Steege, H., Pitman, N.C., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.-F., Prévost, M.-F., Spichiger, R. & Castellanos, H. (2006). Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443, 444-447.
- Tungate, K.D., Susko, D.J. & Rufty, T.W. (2002). Reproduction and offspring competitiveness of *Senna obtusifolia* are influenced by nutrient availability. *New Phytologist*, 154, 661-669.
- Venable, D.L. & Brown, J.S. (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, 131, 360-384.
- Weiner, J., Martinez, S., Muller-Scharer, H., Stoll, P. & Schmid, B. (1997). How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*. *Journal of Ecology*, 133-142.

## 5. CONCLUSÃO

Este estudo se propôs a investigar a hipótese de que o tamanho da semente é correlacionado com variáveis climáticas (temperatura, precipitação e sazonalidade). Encontramos uma relação significativa entre gêneros de árvores com sementes grandes e maior temperatura e precipitação, e sementes pequenas mostraram uma forte associação com regiões mais sazonais da Floresta Amazônica. Com base nos resultados, parece provável que gêneros de árvores da Amazônia com sementes menores ocorrem mais pontualmente em florestas de transição ou sazonais (temperaturas relativamente mais baixas e mais secas) e gêneros com sementes grandes são associados com as florestas tropicais climaticamente mais estáveis (relativamente mais quentes e úmidas).

Os resultados deste estudo foram congruentes com a “hipótese de recrutamento” que diz que sementes grandes têm uma vantagem competitiva em dosséis fechados (Eriksson 2008). Pelo fato de que sementes maiores possuem mais reservas e isto fornece uma vantagem competitiva em habitats (como florestas de dossel fechado) onde a concorrência entre as plântulas por luz é intensa (Eriksson 2008).

Entretanto, fica claro a necessidade de outros estudos envolvendo essa temática. Por exemplo, usando dados quantitativos de tamanho da sementes para as espécies arbóreas da Amazônia ou explorando associações de tamanho de sementes com outras variáveis climáticas e edáficas.

Este trabalho mostrou fortes padrões, o que sugere que mesmo dentro de um bioma, a variação dos parâmetros climáticos podem ser suficientes para influenciar a variação espacial do tamanho da semente. Além disso, as fortes correlações sugerem que as condições climáticas contribuíram para a evolução no tamanho da semente nas árvores da Amazônia, e por isto, o tamanho da semente pode ser um preditor útil da vulnerabilidade ou alterações na dinâmica florestal sob as mudanças climáticas que podem atingir a maior floresta tropical do mundo.

## REFERÊNCIAS

- Eriksson, O. (2008). Evolution of seed size and biotic seed dispersal in angiosperms: paleoecological and neoecological evidence. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 863-870.

## APÊNDICES

### Apêndice A - Lista dos gêneros coletados no Guia Seeds of Amazonian Plants

| Gêneros       | Gêneros          | Gêneros      | Gêneros            | Gêneros          |
|---------------|------------------|--------------|--------------------|------------------|
| Abarema       | Chrysophyllum    | Grias        | Mucoa              | Schoenobiblus    |
| Abuta         | Clitoria         | Guarea       | Myrcia             | Senefeldera      |
| Acalypha      | Coccoloba        | Guatteria    | Myrciaria          | Senna            |
| Aegiphila     | Connarus         | Guazuma      | Naucleopsis        | Simaba           |
| Agonandra     | Copaifera        | Gustavia     | Neea               | Simarouba        |
| Aiouea        | Cordia           | Gymnosporia  | Neocouma           | Siparuna         |
| Alchornea     | Couepia          | Hebepetalum  | Ocotea             | Socratea         |
| Alibertia     | Couroupita       | Hedyosmum    | Onychopetalum      | Sorocea          |
| Amaioua       | Coussapoa        | Helicostylis | Ormosia            | Sparattanthelium |
| Amanoa        | Coussarea        | Herrania     | Osteophloeum       | Sterculia        |
| Ampelocera    | Coutarea         | Hevea        | Otoba              | Styloceras       |
| Anacardium    | Croton           | Hirtella     | Ouratea            | Stylogyne        |
| Aniba         | Cupania          | Huerteia     | Oxandra            | Symphonia        |
| Apeiba        | Cybianthus       | Hyeronima    | Pachira            | Tabernaemontana  |
| Apuleia       | Cyphomandra      | Hymenaea     | Parahancornia      | Talauma          |
| Astrocaryum   | Dacryodes        | Ilex         | Paullinia          | Tapura           |
| Attalea       | Dendrobangia     | Iriarteia    | Pausandra          | Tetragastris     |
| Bactris       | Dendropanax      | Iryanthera   | Pentagonia         | Theobroma        |
| Banara        | Dialium          | Jacaratia    | Perebea            | Tonteia          |
| Bathysa       | Dialypetalanthus | Klarobelia   | Phenakospermum     | Trattinnickia    |
| Batocarpus    | Dicranostyles    | Kotchubaea   | Picramnia          | Trema            |
| Bauhinia      | Diospyros        | Lacmellea    | Piper              | Trichilia        |
| Beilschmiedia | Diplokeleba      | Laetia       | Poraqueiba         | Trigynaea        |
| Bertholletia  | Diploon          | Lecointea    | Porcelia           | Trymatococcus    |
| Bixa          | Diptotropis      | Licania      | Posoqueria         | Turpinia         |
| Borojoa       | Dipteryx         | Lindackeria  | Pourouma           | Unonopsis        |
| Botryarrhena  | Discophora       | Loreya       | Prockia            | Urera            |
| Brosimum      | Doliocarpus      | Mabea        | Pseudobombax       | Vantanea         |
| Buchenavia    | Drypetes         | Macoubea     | Quararibea         | Virola           |
| Bunchosia     | Duroia           | Macrosamanea | Quina              | Vismia           |
| Byrsonima     | Dussia           | Malmea       | Randia             | Vitex            |
| Cabralea      | Endlicheria      | Manilkara    | Rauvolfia          | Xylopia          |
| Caesalpinia   | Erythrina        | Maprounea    | Rheedia            | Zanthoxylum      |
| Calatola      | Erythroxyllum    | Maquira      | Rhodognaphalopsis  | Ziziphus         |
| Calliandra    | Eschweilera      | Marcgravia   | Rhodostemonodaphne |                  |
| Calophyllum   | Eschweilera      | Markea       | Richeria           |                  |
| Carpotroche   | Faramea          | Matayba      | Rinorea            |                  |
| Caryocar      | Ferdinandusa     | Matisia      | Rinoreocarpus      |                  |
| Casearia      | Ficus            | Mauritia     | Rollinia           |                  |
| Cassipourea   | Fusaea           | Mauritiella  | Roucheria          |                  |
| Castilla      | Garcinia         | Maytenus     | Rourea             |                  |
| Cecropia      | Gavarretia       | Mendoncia    | Rudgea             |                  |
| Celtis        | Geissospermum    | Miconia      | Ruizodendron       |                  |
| Cestrum       | Genipa           | Mimosa       | Sacoglottis        |                  |
| Cheiloclinium | Gloeospermum     | Minquartia   | Salacia            |                  |
| Chelyocarpus  | Glycydendron     | Mollinedia   | Sapindus           |                  |
| Chomelia      | Gnetum           | Mouriri      | Sarcaulus          |                  |
| Chrysochlamys | Goupia           | Moutabea     | Schefflera         |                  |

